CAMPBELL

BİYOLOJİ

DOKUZUNCU BASKIDAN ÇEVİRİ



Jane B. Reece
Berkeley, California

Lisa A. Urry
Mills College, Oakland, California

Michael L. Cain
Bowdoin College, Brunswick, Maine

Steven A. Wasserman
University of California, San Diego

Peter V. Minorsky
Mercy College, Dobbs Ferry, New York

Robert B. Jackson
Duke University, Durham, North Carolina

Çeviri Editörleri

Prof. Dr. Ertunç Gündüz

Prof. Dr. İsmail Türkan



PALME YAYINCILIK
Ankara, 2013

PALME YAYINLARI: 774

CAMPBELL BİYOLOJİ / Dokuzuncu Baskıdan Çeviri

Yazarları	: Jane B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, Robert B. Jackson
Çeviri Editörleri	: Prof. Dr. Ertunç Gündüz, Prof. Dr. İsmail Türkan
Palme Yayıncılık © 2013	
Yayın Koordinatörü	: H. İbrahim Somyürek
Yayına Hazırlama	: PALME Dizgi-Grafik Tasarım Birimi / Davut Öztürk
Yayıncı Sertifika No	: 14142
ISBN	: 978-605-355-147-8
Baskı	: MRK Matbaacılık (Tel: 312 354 54 57)
Basımevi Sertifika No	: 14338

Kitabın Özgün Adı	: CAMPBELL BIOLOGY, Ninth Edition
Yazarlar	: JANE B. REECE, LISA A. URRY, MICHAEL L. CAIN, STEVEN A. WASSERMAN, PETER V. MINORSKY, ROBERT B. JACKSON
Yayıncı Firma	: PEARSON EDUCATION, Inc, puplishing as Benjamin Cummings, One Lake Street, Upper Saddle River, NJ 07458 USA Authorized translation from the English language edition, entitled CAMPBELL BIOLOGY, 9th Edition by JANE REECE; LISA URRY; MICHAEL L. CAIN; STEVEN A. WASSERMAN; PETER MINORSKY; ROBERT JACKSON, puplished by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright©2011 Bu kitap; JANE REECE; LISA URRY; MICHAEL L. CAIN; STEVEN A. WASSERMAN; PETER MINORSKY; ROBERT JACKSON tarafından yazılan ve Pearson Education, Inc, Yayıncılık Kuruluşunca yayınlanmış, 2011 telif hakkı Benjamin Commings'e ait olan CAMPBELL BİYOLOJİ 9. İngilizce Baskısından çeviridir.
Orijinal ISBN	: 9780321558237
Türkçe Basım	: TURKISH language edition published by PALME YAYINCILIK, Copyright© 2013. Türkçe baskısı, PALME YAYINCILIK tarafından yayınlanmıştır. Telif hakkı, 2013.

İngilizce Orjinal Baskısına Katkıda Bulunanlar:

Editor-in-Chief: *Beth Wilbur*
Executive Director of Development: *Deborah Gale*
Acquisitions Editor: *Josh Frost*
Senior Editorial Manager: *Ginnie Simione Jutson*
Supervising Editors: *Beth N. Winickoff, Pat Burner*
Developmental Editors: *Matt Lee, John Burner, Mary Catherine Hager*
Developmental Artists: *Hilair Chism, Carla Simmons, Andrew Recher, Jay McElroy*
Senior Supplements Project Editor: *Susan Berge*
Associate Editor: *Brady Golden*
Assistant Editor: *Logan Triglia*
Executive Managing Editor: *Erin Gregg*
Managing Editor: *Michael Early*
Senior Production Project Manager: *Shannon Tozier*
Production Management and Composition: *S4Carlisle Publishing Services*
Illustrations: *Precision Graphics*
Senior Photo Editor: *Donna Kalal*
Photo Researcher: *Maureen Spuhler*
Design Director: *Mark Ong*
Interior and Cover Design: *Hespenheide Design*
Director of Editorial Content, MasteringBiology®: *Natania Mlawer*
Developmental Editors for MasteringBiology®: *Sarah Jensen, Mary Catherine Hager, Alice Fugate*
Senior Media Producer: *Jonathan Ballard*
Web Developer: *Josh Gentry*
Director of Marketing: *Christy Lawrence*
Executive Marketing Manager: *Lauren Harp*
Manufacturing Buyer: *Michael Penne*
Cover Printer: *Moore Langen Printing*
Printer and Binder: *Courier/Kendallville*

Kapak Resmi Alıntısı: "Succulent I" ©2005 Amy Lamb, www.amlylamb.com



PALME

YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.

Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
www.palmeyayinevi.com e-mail: bilgi@palmeyayinevi.com

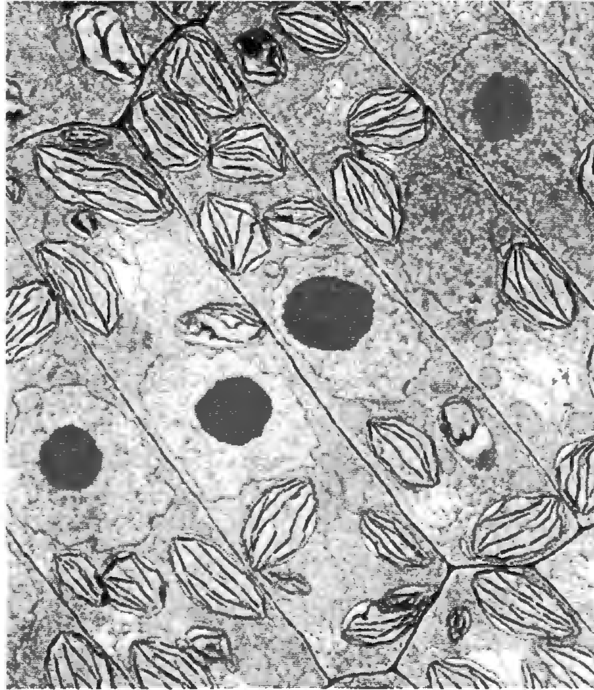
Ankara Şubesi	: Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA	Tel: 0.312 417 95 28 Faks: 0.312 419 69 64
İzmir Şubesi	: Kazım Dirik Mah. Ankara Cad. No: 259/C Bornova/İZMİR	Tel: 0.232 343 10 77 Faks: 0.232 343 10 78

Ayrıntılı İçerik

Carl Schaefer *(University of Connecticut)*
Maynard H. Schaus *(Virginia Wesleyan College)*
Renate Scheibe *(University of Osnabrück)*
David Schimpf *(University of Minnesota, Duluth)*
William H. Schlesinger *(Duke University)*
Mark Schlissel *(University of California, Berkeley)*
Christopher J. Schneider *(Boston University)*
Thomas W. Schoener *(University of California, Davis)*
Robert Schorr *(Colorado State University)*
Patricia M. Schulte *(University of British Columbia)*
Karen S. Schumaker *(University of Arizona)*
David J. Schwartz *(Houston Community College)*
Christa Schwintzer *(University of Maine)*
Erik P. Scully *(Towson State University)*
Robert W. Seagull *(Hofstra University)*
Edna Seaman *(Northeastern University)*
Duane Sears *(University of California, Santa Barbara)*
Orono Shukdeb Sen *(Bethune-Cookman College)*
Wendy Sera *(Seton Hill University)*
Timothy E. Shannon *(Francis Marion University)*
Joan Sharp *(Simon Fraser University)*
Victoria C. Sharpe *(Blinn College)*
Elaine Shea *(Loyola College, Maryland)*
Stephen Sheckler *(Virginia Polytechnic Institute and State University)*
Richard Sherwin *(University of Pittsburgh)*
Lisa Shimeld *(Crafton Hills College)*
James Shinkle *(Trinity University)*
Barbara Shipes *(Hampton University)*
Richard M. Showman *(University of South Carolina)*
Peter Shugarman *(University of Southern California)*
Alice Shuttey *(DeKalb Community College)*
James Sidie *(Ursinus College)*
Daniel Simberloff *(Florida State University)*
Rebecca Simmons *(University of North Dakota)*
Anne Simon *(University of Maryland, College Park)*
Robert Simons *(University of California, Los Angeles)*
Alastair Simpson *(Dalhousie University)*
Susan Singer *(Carleton College)*
Roger Sloboda *(Dartmouth University)*
John Smarrelli *(Le Moyne College)*
Andrew T. Smith *(Arizona State University)*
Kelly Smith *(University of North Florida)*
Nancy Smith-Huerta *(Miami Ohio University)*
John Smol *(Queen's University)*
Andrew J. Snope *(Essex Community College)*
Julio G. Soto *(San Jose State University)*
Mitchell Sogin *(Woods Hole Marine Biological Laboratory)*
Susan Sovonick-Dunford *(University of Cincinnati)*
Frederick W. Spiegel *(University of Arkansas)*
John Stachowicz *(University of California, Davis)*
Amanda Starnes *(Emory University)*
Karen Steudel *(University of Wisconsin)*
Barbara Stewart *(Swarthmore College)*
Gail A. Stewart *(Camden County College)*
Cecil Still *(Rutgers University, New Brunswick)*
Margery Stinson *(Southwestern College)*
James Stockand *(University of Texas Health Science Center, San Antonio)*
John Stolz *(California Institute of Technology)*
Richard D. Storey *(Colorado College)*
Stephen Strand *(University of California, Los Angeles)*
Eric Strauss *(University of Massachusetts, Boston)*
Antony Stretton *(University of Wisconsin, Madison)*
Russell Stullken *(Augusta College)*
Mark Sturtevant *(University of Michigan, Flint)*
John Sullivan *(Southern Oregon State University)*
Gerald Summers *(University of Missouri)*
Judith Sumner *(Assumption College)*
Marshall D. Sundberg *(Emporia State University)*
Lucinda Swatzell *(Southeast Missouri State University)*
Daryl Sweeney *(University of Illinois, Champaign-Urbana)*
Samuel S. Sweet *(University of California, Santa Barbara)*
Janice Swenson *(University of North Florida)*
Michael A. Sypes *(Pennsylvania State University)*
Lincoln Taiz *(University of California, Santa Cruz)*
Samuel Tarsitano *(Southwest Texas State University)*
David Tauck *(Santa Clara University)*
Emily Taylor *(California Polytechnic State University, San Luis Obispo)*
James Taylor *(University of New Hampshire)*
John W. Taylor *(University of California, Berkeley)*
Martha R. Taylor *(Cornell University)*
Thomas Terry *(University of Connecticut)*
Roger Thibault *(Bowling Green State University)*
William Thomas *(Colby-Sawyer College)*
Cyril Thong *(Simon Fraser University)*
John Thornton *(Oklahoma State University)*
Robert Thornton *(University of California, Davis)*
William Thwaites *(Tillamook Bay Community College)*
Stephen Timme *(Pittsburg State University)*
Eric Toolson *(University of New Mexico)*
Leslie Towill *(Arizona State University)*
James Traniello *(Boston University)*
Paul Q. Trombley *(Florida State University)*
Nancy J. Trun *(Duquesne University)*
Constantine Tsoukas *(San Diego State University)*
Marsha Turell *(Houston Community College)*
Robert Tuveson *(University of Illinois, Urbana)*
Maura G. Tyrrell *(Stonehill College)*
Catherine Uekert *(Northern Arizona University)*
Claudia Uhde-Stone *(California State University, East Bay)*
Gordon Uno *(University of Oklahoma)*
Lisa A. Urry *(Mills College)*
Saba Valadkhan *(Case Western Reserve University School of Medicine)*
James W. Valentine *(University of California, Santa Barbara)*
Joseph Vanable *(Purdue University)*
Theodore Van Bruggen *(University of South Dakota)*
Kathryn VandenBosch *(Texas A&M University)*
Gerald Van Dyke *(North Carolina State University)*
Brandi Van Roo *(Framingham State College)*
Moira Van Staaden *(Bowling Green State University)*
Steven D. Verhey *(Central Washington University)*
Kathleen Verville *(Washington College)*
Sara Via *(University of Maryland)*
Frank Visco *(Orange Coast College)*
Laurie Vitt *(University of California, Los Angeles)*
Neal Voelz *(St. Cloud State University)*
Thomas J. Volk *(University of Wisconsin, La Crosse)*
Leif Asbjørn Vøllestad *(University of Oslo)*
Susan D. Waaland *(University of Washington)*
William Wade *(Dartmouth Medical College)*
D. Alexander Wait *(Southwest Missouri State University)*
John Waggoner *(Loyola Marymount University)*
Jyoti Wagle *(Houston Community College)*
Edward Wagner *(University of California, Irvine)*
Dan Walker *(San Jose State University)*
Robert L. Wallace *(Ripon College)*
Jeffrey Walters *(North Carolina State University)*
Linda Walters *(University of Central Florida)*
Nickolas M. Waser *(University of California, Riverside)*
Margaret Waterman *(University of Pittsburgh)*
Charles Webber *(Loyola University of Chicago)*
Peter Webster *(University of Massachusetts, Amherst)*
Terry Webster *(University of Connecticut, Storrs)*
Beth Wee *(Tulane University)*
Andrea Weeks *(George Mason University)*
Peter Wejksnora *(University of Wisconsin, Milwaukee)*
Kentwood Wells *(University of Connecticut)*
David J. Westenberg, *(University of Missouri, Rolla)*
Richard Wetts *(University of California, Irvine)*
Matt White *(Ohio University)*
Ernest H. Williams *(Hamilton College)*
Kathy Williams *(San Diego State University)*
Stephen Williams *(Glendale Community College)*
Elizabeth Willott *(University of Arizona)*
Christopher Wills *(University of California, San Diego)*
Paul Wilson *(California State University, Northridge)*
Fred Wilt *(University of California, Berkeley)*
Peter Wimberger *(University of Puget Sound)*
Robert Winning *(Eastern Michigan University)*
E. William Wischusen *(Louisiana State University)*
Susan Whittemore *(Keene State College)*
Clarence Wolfe *(Northern Virginia Community College)*
Vickie L. Wolfe *(Marshall University)*
Robert T. Woodland *(University of Massachusetts Medical School)*
Joseph Woodring *(Louisiana State University)*
Denise Woodward *(Pennsylvania State University)*
Patrick Woolley *(East Central College)*
Sarah E. Wyatt *(Ohio University)*
Ramin Yadegari *(University of Arizona)*
Paul Yancey *(Whitman College)*
Philip Yant *(University of Michigan)*
Linda Yasui *(Northern Illinois University)*
Hideo Yonenaka *(San Francisco State University)*
Gina M. Zainelli *(Loyola University, Chicago)*
Edward Zalisko *(Blackburn College)*
Zai Ming Zhao *(University of Texas, Austin)*
John Zimmerman *(Kansas State University)*
Miriam Zolan *(Indiana University)*
Uko Zylstra *(Calvin College)*



8 Metabolizmaya Giriş 142



9 Hücre Solunumu ve Fermentasyon 163

10 Fotosentez 184







Populasyonların Evrimi 469



24 Türlerin Kökeni 488



Dünyadaki Yaşamın Tarihi 507

ÜNİTE



5 Biyolojik Çeşitliliğin Evrimsel Tarihi 28

Söyleşi: W. Ford Doolittle



Filogeni ve Yaşam Ağacı 536



32 Hayvan Çeşitliliğine Genel Bakış 654

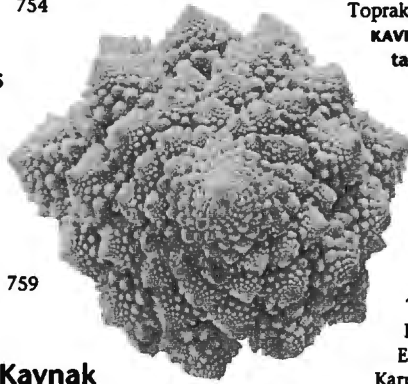
33 Omurgasızlara Giriş 666

34 Omurgalıların Kökeni ve Evrimi 697

ÜNİTE 6 Bitki Yapı ve İşlevi 736

Söyleşi: Luis Herrera-Estrella

35 Bitki Yapısı, Büyüme ve Gelişme 738



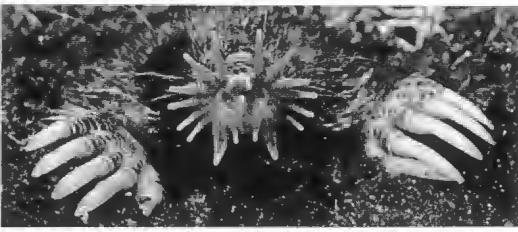
36 İletim Demetli Bitkilerde Kaynak Kullanımı ve Taşınım 764

37 Toprak ve Bitki Beslenmesi 785

38 Angiospermlerde Üreme ve Biyoteknoloji 801







50 Duyusal ve Motor Mekanizmalar 1085

51 Hayvan Davranışları 1118

ÜNİTE 8

Ekoloji 1142

Söyleşi: Camille Parmesan

52 Ekolojiye Giriş ve Biyosfer 1144



53 Populasyon Ekolojisi 1170

Giriş: Canlılığın İncelenmesiyle İlgili Konular



▲ Şekil 1.1 **Bu sedef bitkisi yaşadığı ortama nasıl uyum sağlamıştır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

1.1 Bu kitaptaki konular, biyolojinin farklı dalları arasında bağlantı sağlamaktadır

1.2 Çekirdek Konu: Evrim, canlılardaki bütünlük ve çeşitliliğinin nedenini açıklar

1.3 Bilim insanları doğa ile ilgili çalışmalarda gözlemler yapar ve daha sonra hipotezlerini sınarlar

1.4 Bilim, işbirliği yapma yaklaşımından ve farklı görüşlerden yararlanır

GENEL BAKIŞ

Canlılığın İncelenmesi

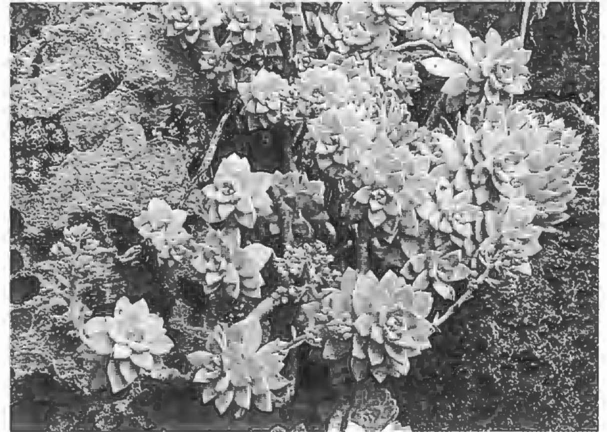
Sedef bitkisi ya da hayalet bitkisi (**Şekil 1.1** ve kapaktaki) Kuzey Meksiko'da sadece tek bir dağda yaşamaktadır. Bu bitkinin etsi ve sulu yaprakları, bitkinin su depolamasını ve suyu korumasını sağlar. Yağmur yağsa bile, bitkinin su bulabilmesi güçtür. Çünkü bu bitki, yağmur suyunu tutamayacak kadar az toprak içeren kaya çatlaklarında yaşamaktadır (**Şekil 1.2**). Bitkinin suyu koruyabilme özelliği, bu kuytu yerde ve çatlaklarda yaşamasına yardım etmektedir. Kurak ortamlarda yaşayan pek çok bitki benzer özelliklere sahiptir. Bu özellikler, bu tür bitkilerin yağmurun öngörülemediği yerlerde yaşayabilmelerini sağlar.

Suyun korunmasını sağlayan adaptasyonlar gibi, bir organizmanın yaşadığı ortama adaptasyonları **evrimin** bir sonucudur. Bir değişim süreci olan evrim, Dünya'daki yaşamı, ilk başlangıcından günümüzde yaşayan organizma çeşitliliğine, değiştirmiştir. Evrim, biyolojinin başlıca düzenleyici ilkesi ve bu kitabın çekirdek konusudur.

Her ne kadar biyologlar, Dünya üzerindeki yaşam hakkında pek çok şey biliyor olsalar da, hala pek çok şey gizemini sürdürmektedir. Örneğin, buradaki fotoğrafı çekilmiş bir bitkideki gibi, bitkilerde çiçeğin oluşumuna ne yol açmıştır? Canlılar dünyasına ilişkin soruların sorularak bu soruların bilime dayalı yanıtlanması, bilimsel sorgulama–biyolojinin esas etkinliğidir. **Biyoloji,** canlılığın bilimsel olarak araştırılmasıdır. Biyologlar iddialı sorular sormaktadır? Tek bir hücrenin bir ağaç veya köpeğe nasıl dönüştüğünü, insan aklının nasıl çalıştığını ya da bir ormandaki farklı yaşam formlarının nasıl etkileştikleri gibi sorular sorabilirler. Pek çok insan çevresinde yaşayan organizmaları merak eder. Evinizin dışında, doğal ortamdayken, olasılıkla pek çok ilginç soru aklınıza gelebilir. Bunları yapınca, o insanlar bir biyolog gibi düşünmeye başlamışlar demektir. Dahası, biyoloji yaşamın doğasına ilişkin bir araştırma, yani sürüp giden bir sorgulamadır.

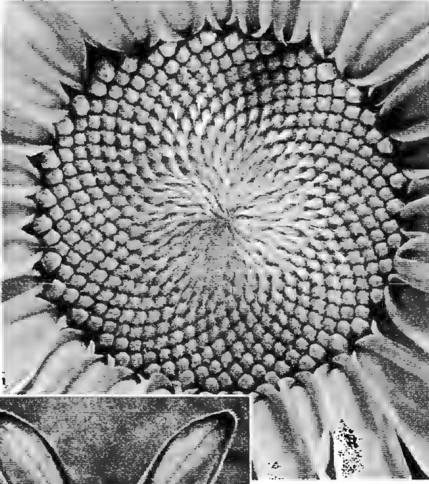
Yaşam nedir? Küçük bir çocuk bile, bir kaya veya çim kesme makinesinin cansız, buna karşılık bir köpek veya bitkinin canlı olduğu gerçeğini anlayabilir. Yaşamı, canlıların ne yaptıkları ile tanımlayabiliriz. Bir sonraki sayfadaki, **Şekil 1.3**'te yaşamla ilişkili bazı özellikler ve süreçler verilmiştir.

Görüntüsü kısıtlı olsa da, Şekil 1.3, canlılar dünyasınının şaşılacak çeşitlilikte olduğunu hatırlatmaktadır. Biyologlar



▲ Şekil 1.2 **Sedef bitkisi (*Graptopetalum paraguayense*).** Bitkinin kalın yaprakları suyu tutarak, bitkinin toprağın kıt olduğu bir ortamda yaşamasını sağlar. Burada görüldüğü gibi, yaprakların rengi değişiklik gösterir.

▼ **Düzen.** Ayçiçeği bitkisi çiçeğinin yakından görünümü, çok düzenli bir yapı göstermektedir. Bu, yaşamın ortak özelliklerindendir.







▲ **Ortama yanıt verilmesi.** Bu böcekkapan, açık bir tuzağa konan bir turuncu kızböceğinin uyartısını alınca, tuzağını hızla kapatır.

▲ **Evrimsel adaptasyon.** Bu pigme denizatının görüntüsü, hayvanın yaşadığı ortamda kendini kamufle etmesini sağlar. Bu tür adaptasyonlar, ortama en uygun kalıtsal özelliklere sahip bireylerin üreme başarılarına bağlı olarak nesiller boyu ortaya çıkar.







▶ **Üreme.** Organizmalar (canlılar) benzerlerini üretirler. Burada, annesinin yanında duran yavru bir zürafa görülmektedir.



▲ **Düzenleme.** Bu dağ tavşanının kulaklarının kan damarlarında kan akışının düzenlenmesi, hava ile ısı alışverişini ayarlar. Böylece vücut sıcaklığı sabit kalır.

▲ **Enerjinin Kullanılması.** Bu sinekkuşu, çiçeklerden nektar formunda yakıt (enerji) elde etmektedir. Sinekkuşu, aldığı besinde depolanmış kimyasal enerjiyi uçma ve diğer işlemlerde kullanacaktır.

◀ **Büyüme ve gelişme.** Bu Nil timsahında olduğu gibi, genlerle taşınan kalıtsal bilgi büyüme ve gelişim planını belirler.

▲ **Şekil 1.3 Canlıların bazı özellikleri.**

bu çeşitliliği ve gelişmişliği nasıl algılamaktadırlar? Bu açılış bölümünde, bu sorunun yanıtı aranmaktadır. Bölümün birinci kısmında, bazı bütünleştirici konuların çevresinde düzenlenmiş biyolojik "manzaraya" panoramik bir bakış sağlanmıştır. Daha sonra, Charles Darwin'i bu kurama götüren nedenleri anlatarak, biyolojinin çekirdek konusunu oluşturan evrim üzerinde duracağız. Bundan sonra ise bilimsel araştırmayı inceleyeceğiz - bilim insanlarının doğal dünya hakkında nasıl sorular sorduklarını ve bunlara nasıl yanıt bulmaya çalıştıklarını. Son olarak, bilim kültürünü ve toplum üzerindeki etkilerini inceleyeceğiz.

KAVRAM **1.1**

Bu kitaptaki konular, biyolojinin farklı dalları arasında bağlantı sağlamaktadır

Biyolojinin kapsamı çok geniştir. Her gün haberlerde heyecan verici yeni buluşlar verilmektedir. Bu dev konunun gerçek ayrıntılarını basitçe hatırlamak, yaşamla ilgili kapsamlı bir görüş oluşturmak için en iyi yol olmayabilir. Daha

aktif bir rol almak daha iyi bir yaklaşımdır. Bu da, bütün biyolojiyi kapsayan, öğrenmiş olduğunuz pek çok şey arasında bağlantı kurmakla olur. Bazı büyük düşünceler üzerine odaklanmak- şu andan itibaren on yıllarca gerçekliğini koruyacak, yaşamla ilgili düşünme yolları- biyoloji öğrenirken karşılaşacağınız bütün bilgileri düzenlemenize ve anlam kazandırmanıza yardım edecektir. Bu kitabı okudukça size yardımcı olmak için, mihenk taşı olarak iş görebilecek sekiz adet bütünleştirici konu seçtik.

Konu: Biyolojik Hiyerarşinin Her Düzeyinde Yeni Özellikler Ortaya Çıkar

Biyoloji, organizmaları oluşturan mikroskobik büyüklükteki molekül ve hücreler ile küresel ölçekte, bütün canlılar dünyası ile ilgilenir.

Uzaydan, yeryüzündeki yaşama giderek daha yakından bakmak için büyütme yaptığınızı düşünün. Ontario, Kanada'da ilkbahar gelmiş ve biz bir yerel ormandayız. Bu ormanda yetişen bir akçaağaç yaprağını, moleküler düzeye kadar inceleyeceğiz. Bundan sonraki iki sayfada yer alan Şekil 1.4'te, yaşamla ilgili bu gezinti anlatılmaktadır. Şekilde verilen sayılar, sizi, fotoğraflarda gösterilen biyolojik organizasyon düzeylerine götürecektir.

Yeni Ortaya Çıkan Özellikler

Eğer şu an Şekil 1.4'teki moleküler düzeyden geriye doğru bir büyütme yaparsak, her bir basamakta yeni özelliklerin ortaya çıktığını görebiliriz. bu özellikler bir önceki düzeyde bulunmaz. Gelişmişlik düzeyinin artmasının bir sonucu olan, bu **yeni ortaya çıkan özellikler**, parçaların düzenlenmesi ve ilişkisine bağlıdır. Örneğin, fotosentez izole edilmemiş bir kloroplastta oluşsa da, bir deney tüpünün içindeki klorofil ve diğer kloroplast moleküllerinin karışımı fotosentez yapamaz. Fotosentezin gerçekleşmesi için, bu moleküllerin kloroplastlarda özel olarak düzenlenmesi gerekir. Diğer bir örneği inceleyelim. Eğer başa alınan bir darbe insan beyninin karmaşık yapısını bozarsa, beyindeki dokuların hepsi bulunsa bile, aklımız düzgün çalışamaz. Düşüncelerimiz ve hatıralarımız, sinir hücrelerinin oluşturduğu karmaşık bir ağın oluşturduğu özelliklerdir. Biyolojik organizasyonun daha üst düzeylerinde-ekosistem düzeyinde- karbon gibi, yaşam için önemli kimyasal elementlerin döngüsü, birbirleriyle, toprak, su ve hava ile etkileşen çeşitli organizma ağlarına bağlıdır.

Yeni ortaya çıkan özellikler sadece yaşama özgü değildir. Bir bisikletin parçalarının bulunduğu bir bisiklet kutusu sizi hiçbir yere götüremez. Fakat eğer bu parçalar belirli bir şekilde düzenlenirlerse, gideceğiniz yere pedal çevirebilirsiniz. Ve bir "kurşun" kalemdeki grafit ve evlilik yüzüğündeki elmasın her ikisinin de saf karbon olmalarına karşın, içerdikleri karbon atomunun düzenlenişi nedeniyle çok farklı görünüm ve özelliktedirler. Bu örneklerin her ikisi de, düzenlenmenin önemini göstermektedir. Bununla birlikte, bu tür cansız örneklerle karşılaştırıldığında, biyolojik sistemlerin eşsiz karmaşıklığı, yaşamın yeni ortaya çıkan özelliklerinin araştırılmasını özellikle zorlaştırır.

İndirgemeci Yaklaşımın Gücü ve Getirdiği Sınırlamalar

Yaşamın özellikleri karmaşık bir düzenlenme sonucu ortaya çıktığından, biyolojik sistemleri araştıran bilim insanları bir ikilemle karşılaşırlar. Diğer yandan, daha üstteki bir düzeyi kısımlarına ayırarak bütünüyle açıklayamayız. Parçalarına ayrılmış bir hayvan işlev yapamaz; canlı bir sistemin bozulması onun işlevini de bozar. Diğer yandan, bir organizma ya da bir hücre gibi nesne, kısımlarına ayrılmaksızın analiz edilemez.

İndirgemecilik- karmaşık sistemleri çalışılması daha kolay olan daha basit bileşenlerine indirgeme yaklaşımı- biyolojide kullanılan güçlü bir stratejidir. Örneğin, hücrelerden elde edilmiş DNA'nın moleküler yapısını araştıran James Watson ve Francis Crick, 1953'te, bu molekülün, kalıtımın kimyasal temeli olarak iş görebileceği sonucuna varmışlardır. Bununla birlikte, bilim insanları DNA'nın diğer moleküller ile etkileşimini çalışmaya başladıklarında, hücrelerde ve organizmalarda DNA'nın oynadığı merkezi rol daha iyi anlaşılmıştır. Yeni ortaya çıkan özellikleri anlamak için, biyologların indirgeyici stratejiyi, daha büyük ölçekli bütünsel nesne ile dengelemeleri gerekir- hücrenin kısımları, organizmalar ve ekosistemler gibi daha yüksek düzeyler, birlikte nasıl çalışmaktadırlar. Bu, sistem biyolojisi olarak isimlendirilen ve son 50 yılda geliştirilmiş bir yaklaşımın amacını oluşturur.

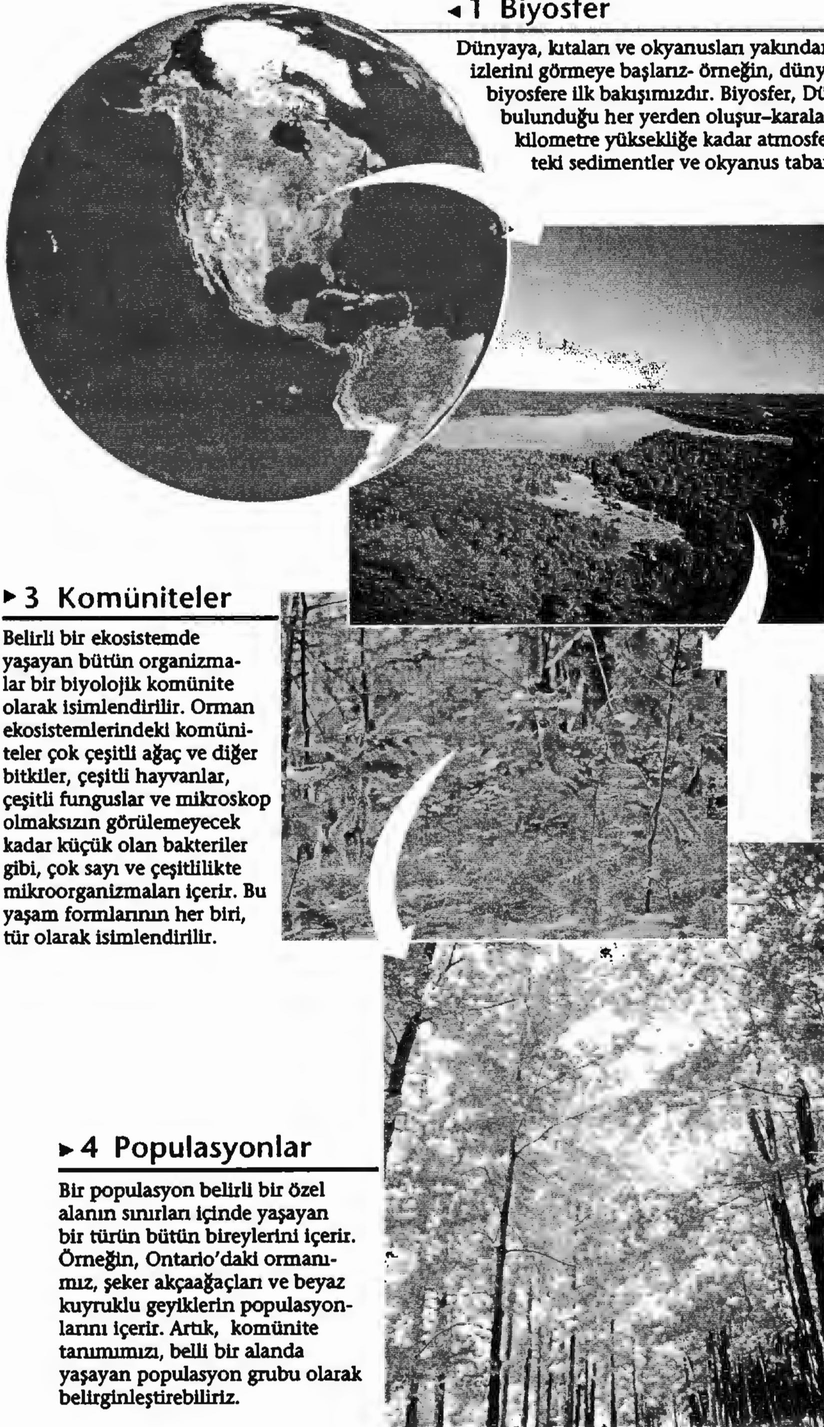
Sistem Biyolojisi

Bir sistem, basitçe, birlikte iş gören bileşenlerin bir karışımıdır. Bir biyolog bir sistemi herhangi bir organizasyon düzeyinde çalışabilir. Tek bir hücre, bir kurbağa, bir karınca topluluğu veya bir çöl ekosistemi bir sistem olarak görülebilir. Bu tür sistemlerin nasıl çalıştığını anlamak için bütün "parçaların bir listesine" sahip olmak bile yetmez. Şu an, pek çok araştırıcı bütün sistemleri çalışmak için, indirgeyicilik yaklaşımını yeni stratejilerle birleştirmişlerdir. Bakış açısındaki bu değişiklik, yerel trafiği gözleyebileceğiniz yerdeki bir cadde köşesinden, ayrılıp şehirdeki bütün trafiği etkileyen saat, inşaat projeleri, kazalar ve trafik lambaları gibi değişkenleri gözlemleyebileceğiniz, şehrin üzerindeki bir helikoptere binmenize benzer.

Sistem biyolojisi, bütün biyolojik sistemlerin dinamik davranışını modellemeye çalışan bir yaklaşımdır. Bu yaklaşım, sistemin parçaları arındaki ilişkilerin araştırılmasına dayanır. Başarılı modeller, biyologların, bir ya da birden fazla değişkendeki bir değişimin diğer bileşenleri ve bütün sistemi nasıl etkilediğini öngörmelerini sağlar. Bu nedenle, sistem yaklaşımı yeni soruların sorulmasını sağlar. Kan basıncını düşüren bir ilaç insan vücudundaki organların çalışmasını nasıl etkileyebilir? Bir kültür bitkisine daha fazla su verilmesi, insan beslenmesi için önemli moleküllerin depolanması ile bitkinin işlevlerini nasıl etkileyebilir? Atmosferde karbon dioksit miktarındaki göreceli bir artış, ekosistemleri ve bütün biyosferi nasıl etkileyebilir? Sistem biyolojisinin en son amacı, sonuncusu gibi, büyük ölçekli sorulara yanıt bulmaktır.

▼ Şekil 1.4

İnceleme Biyolojik Organizasyon Düzeyleri



◄ 1 Biyosfer

Dünyaya, kıtaları ve okyanusları yakından görebilecek kadar yaklaştığımızda, hayatın izlerini görmeye başlarız- örneğin, dünya ormanlarının yeşil mozaiğinde. Bu, bizim, biyosfere ilk bakışımızdır. Biyosfer, Dünyadaki bütün yaşam formlarından ve yaşamın bulunduğu her yerden oluşur–karaların ve su kaynaklarının çoğu, yerden birkaç kilometre yüksekliğe kadar atmosfer ve Dünya yüzeyinden kilometrelerce derinlikteki sedimentler ve okyanus tabanı.

◄ 2 Ekosistemler

Ontario'ya bir göz atmak için Dünya yüzeyine yaklaştıkça, yapraklarını bir mevsim kaybedip öbür mevsim açan (yaprak döken ağaçlar) bir ormanı görmeye başlayabiliriz. Bu tür bir yaprak döken orman, bir ekosistem örneğidir. Çayırlar, çöller ve okyanustaki mercan resifleri ise diğer ekosistem tipleridir. Bir ekosistem, toprak, su, atmosferdeki gazlar ve ışık gibi canlıların etkileştiği cansız bileşenler ile birlikte, belirli bir bölgedeki bütün canlılardan oluşur. Dünya ekosistemlerinin hepsi biyosferi oluşturmak üzere birleşirler.

► 3 Komüniteler

Belirli bir ekosistemde yaşayan bütün organizmalar bir biyolojik komünite olarak isimlendirilir. Orman ekosistemlerindeki komüniteler çok çeşitli ağaç ve diğer bitkiler, çeşitli hayvanlar, çeşitli funguslar ve mikroskop olmaksızın görülemeyecek kadar küçük olan bakteriler gibi, çok sayı ve çeşitlilikte mikroorganizmaları içerir. Bu yaşam formlarının her biri, tür olarak isimlendirilir.

► 4 Populasyonlar

Bir populasyon belirli bir özel alanın sınırları içinde yaşayan bir türün bütün bireylerini içerir. Örneğin, Ontario'daki ormanımız, şeker akçaağaçları ve beyaz kuyruklu geyiklerin populasyonlarını içerir. Artık, komünite tanımımızı, belli bir alanda yaşayan populasyon grubu olarak belirginleştirebiliriz.

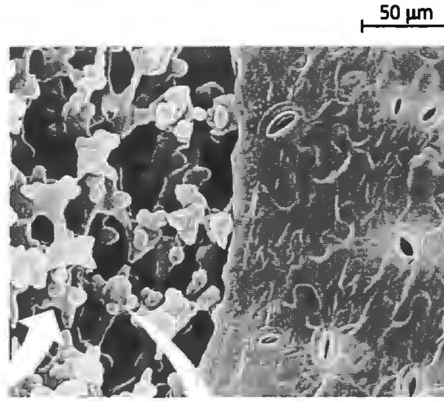
▲ 5 Organizmalar

Canlılar tek tek, organizmalar olarak isimlendirilir. Akçaağaç ve diğer organizmaların her biri bir organizmadır. Dolayısıyla geyik, sincap, kurbağa ya da güve gibi hayvanların her biri de bir organizmadır. Toprakta bakteriler gibi, bol miktarda mikroorganizma bulunur.

▼6 Organlar ve Organ Sistemleri

Daha karmaşık yapılı organizmaları inceledikçe, yaşamdaki yapısal hiyerarşi gözler önüne serilmeye devam etmektedir. Bir akçaağaç yaprağı bir organ örneğidir. Organ, vücutta belirli bir işlevi gerçekleştiren bir vücut parçasıdır. Gövdeler ve kökler, bitkilerin diğer başlıca organlarıdır. Beyin, kalp ve böbrek ise insan organı örnekleridir. İnsan, gelişmiş yapılı diğer hayvan ve bitkilerin organları, organ sistemleri şeklinde düzenlenmişlerdir. Organ sistemlerinin her biri, daha büyük bir işlevi gerçekleştirmek için işbirliği yapan bir organ takımıdır. Örneğin, insan sindirim sisteminde dil, mide ve bağırsaklar gibi organlar bulunur. Organlar, birden fazla dokudan oluşurlar.





◄7 Dokular

Bundan sonraki ölçeğimiz-bir yaprağın dokusunu görebilmek-mikroskop gerektirir. Her bir doku, özelleşmiş bir işlevi gerçekleştirmek için birlikte çalışan bir hücre grubundan oluşur. Burada gösterilen yaprak, bir açıdan kesilmiştir. Yaprağın iç kısmında bal peteği şeklindeki doku (fotoğrafın sol kısmı) fotosentezin gerçekleştiği başlıca bölgedir. Işık enerjisi, fotosentezle şekerlere ve diğer besinlerdeki kimyasal enerjiye dönüştürülür. Bu yaprak kesitine, yaprak yüzeyindeki yapboz benzeri "deriyi" görebilecek açıdan bakmaktayız. Bu doku, epidermis olarak isimlendirilir (fotoğrafın sağ kısmı). Epidermisteki porlar, şeker üretiminde bir hammadde olan gaz formundaki karbon dioksitin yaprağın içindeki, fotosentez yapabilen dokulara ulaşmasını sağlar. Bu büyütmede, her bir dokunun belirgin bir hücre yapısına sahip olduğunu da görebiliriz.

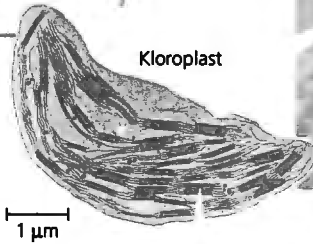


◄8 Hücreler

Hücre, yaşamın yapı ve işlevinin temel birimidir. Amipler ve bakterilerin çoğunu oluşturan bazı organizmalar tek hücrelidir. Bitkiler ve hayvanlar dahil, diğer organizmalar çok hücrelidir. Canlılığın bütün özelliklerini gerçekleştiren tek bir hücrenin aksine, çok hücreli bir organizmanın özelleşmiş hücreleri aralarında işbirliği yapar. Bir insan vücudu, kas ve sinir hücreleri gibi çok çeşitli tipte trilyonlarca mikroskobik hücreden oluşmuştur. Bu hücreler çeşitli dokular şeklinde düzenlenmişlerdir. Örneğin, kas dokusu kas hücresi demetlerinden oluşur. Sol üstteki resimde, bir yaprak dokusunda çok büyütülmüş bazı hücrelerin görüntüsü verilmektedir. Bir hücrenin iki ucu arasındaki uzaklık sadece 40 mikrondur (mikrometre). Bir bozuk paranın bir ucundan diğer ucuna ulaşılabilmesi için, bu yaklaşık 500 hücre gerekir. Bu hücreler çok küçük olsalar da, her birinin fotosentezden sorumlu olan ve kloroplast olarak isimlendirilen çok sayıda yeşil yapılar içerdiklerini görebilirsiniz.

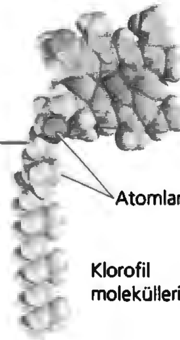
►9 Organeller

Kloroplastlar organellere örnek oluşturur. Organeller hücrelerdeki çeşitli tipteki işlevsel bileşenlerdir. Bu fotoğrafta, elektron mikroskop olarak isimlendirilen çok güçlü bir cihaz, tek bir kloroplastı çok belirginleştirmiştir.



►10 Moleküller

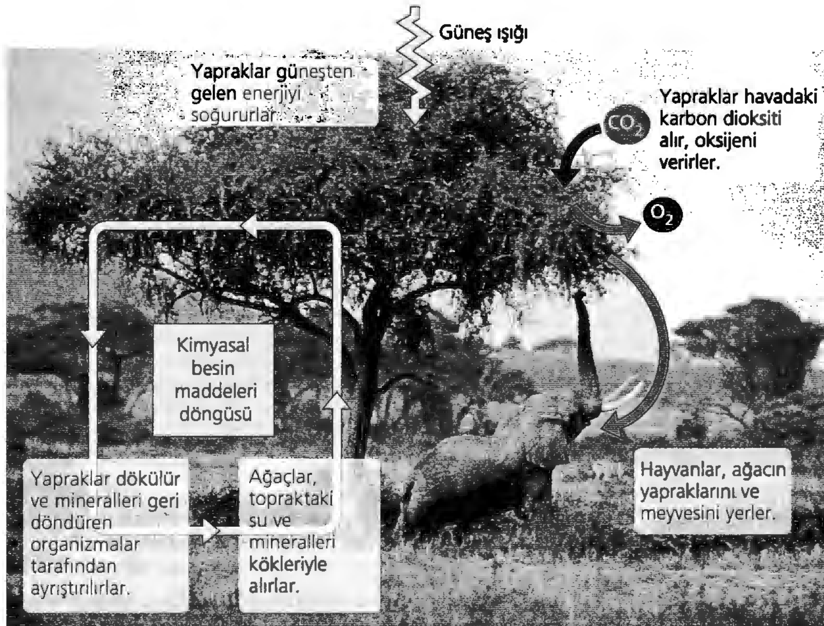
Son ölçek değişikliği, canlılığı (yaşamı) moleküler düzeyde görebilmemiz için bizi bir kloroplasta götürmektedir. Bir molekül, atom olarak isimlendirilen, iki ya da daha fazla kimyasal birimden oluşan kimyasal bir yapıdır. Bir klorofil molekülünün bilgisayarda çizilen bu görüntüsünde atomlar bilyeler şeklinde gesterilmiştir. Klorofil, bir akçaağaç yaprağına yeşil rengini veren bir pigment molekülüdür. Dünya üzerindeki en önemli moleküllerden biri olan klorofil, fotosentezin ilk evresinde güneş ışığını soğurur. Her bir kloroplastın içinde, yardımcı moleküller ile birlikte, milyonlarca klorofil molekülü bulunur. Bu moleküller, ışık enerjisini besinlerdeki kimyasal enerjiye dönüştüren bir ekipman şeklinde düzenlenmiştir.



Bütün yaşam düzeyleri, sistem biyolojisi yaklaşımı ile çalışılabilir. 20 YY'ın başlarında, hayvan vücutlarının nasıl çalıştığını araştıran biyologlar (hayvan fizyologları), çok sayıdaki organın, kandaki şeker derişiminin düzenlenmesi gibi süreçlerin koordinasyonunu nasıl sağladıklarına ilişkin verileri bir araya getirmeye başlamışlardır. 1960'larda, ekosistemleri araştıran bilim insanları, matematiksel olarak daha gelişmiş bir sistem yaklaşımına öncülük etmişlerdir. Bu daha gelişmiş modeller, tuzlu bataklıklar gibi ekosistemlerde, organizmalar ve ekosistemin cansız bileşenleri arasındaki ilişkileri göstermektedir. Sistem biyolojisi daha yeni olarak, pek çok türün DNA dizisinin çıkarılması ile hücresel ve moleküler düzeylerde etki yapmaktadır. Bu etkileri DNA'yı tartışırken, daha sonra göreceğiz.

Konu: Organizmalar Diğer Organizmalar ve Ortamları ile Etkileşirler

Bu kez ormana odaklanıp tekrar Şekil 1.4'e dönelim. Bir ekosistemde, her bir organizma, diğer organizmaları ve fiziksel faktörleri içeren çevre ile sürekli olarak etkileşir. Örneğin, bir ağacın yaprakları güneşten gelen ışığı soğurur, havadan karbon dioksit alır ve oksijen verir (**Şekil 1.5**). Hem organizma ve hem de çevre bu ikisi arasındaki ilişkilerden etkilenir. Örneğin, bir bitki kökleriyle topraktan su ve mineralleri alırken, kökler kayaları ayrıştırarak toprağın oluşmasına yardım eder. Küresel ölçekte, havadaki oksijenin tamamını bitkiler ve fotosentez yapabilen diğer organizmalar üretmişlerdir.



▲ **Şekil 1.5 Afrika'da yaşayan bir akasya ağacının diğer organizmalar ve fiziksel ortam ile etkileşimleri.**

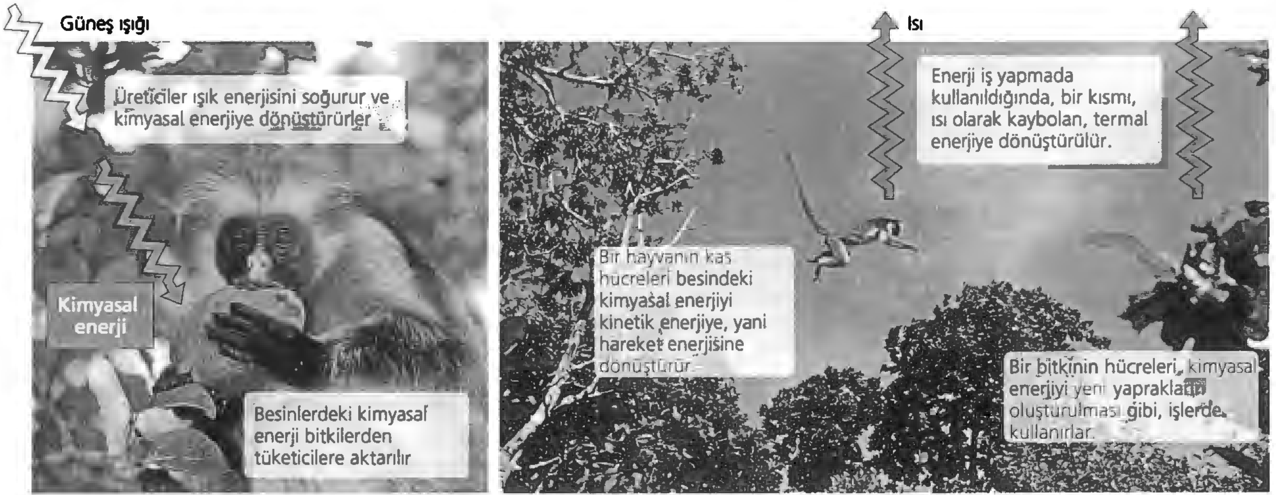
Bir ağaç, onun köklerinde yaşayan toprak mikroorganizmaları, ağaçta yaşayan böcekler ve o ağacın yaprak ve meyvelerini yiyen hayvanlar gibi diğer organizmalarla etkileşir. Sonunda, organizmalar arasındaki bu ilişkiler, ekosistemlerde besin maddelerinin yenilenmesini sağlar. Örneğin, bir ağacın elde ettiği mineraller yaprak döküntüsü, ölü kökler ve diğer organik artıkları ayrıştıran diğer organizmalarla toprağa geri döner. Daha sonra mineraller yeniden bitkiler tarafından alınabilir hale gelirler.

Diğer organizmalar gibi, biz insanlar da çevremizle etkileşiriz. Maalesef, bizim etkileşmemiz bazen kötü sonuçlar doğurmuştur. Örneğin, fosil yakıtlar (kömür, petrol ve gaz) 1800'lerde sanayi devriminin başlamasından bu yana, daha önce hiç olmadığı kadar artmıştır. Bunun sonucunda, çok büyük miktardaki karbon dioksit (CO_2) dahil, gaz halindeki çeşitli bileşikler atmosfere karışmaktadır. İnanların ürettiği CO_2'in yaklaşık yarısı atmosferde kalarak bir sera gibi iş görür. Bu sera, dünyayı ısıtan ışınların girmesine izin verirken, ısının uzayın dış kısımlarına çıkmasını engeller. Bilim insanları sera etkisi nedeniyle Dünya'nın ortalama sıcaklığının, 1900'dan beri 1°C arttığını hesaplamışlardır. 21. yüzyılda, ortalama küresel sıcaklıkta en az 3°C'lik bir artış öngörülmektedir.

Küresel iklim değişikliğinin önemli bir özelliğini oluşturan bu küresel ısınma, şu ana kadar Dünya üzerindeki yaşam formları ve habitatları üzerinde doğrudan bazı etkiler yapmıştır. Örneğin, kutup ayıları avlandıkları buz platformlarının önemli bir kısmını kaybetmişlerdir. Kuş populasyonları göç takvimlerini değiştirmişler, küçük kemirgenler ve bitki türleri ise yaşama alanlarını daha yüksek enlemlere kaydırmışlardır. Bu değişikliklerin sonuçları zamanla görülecektir. Bilim insanları, fosil yakıtların kullanımı bugün durdurulsa bile, CO_2 düzeylerinin, sanayi devrimi öncesi düzeylerine dönmesinin birkaç yüzyılı alacağını öngörmektedir. Bu senaryo olasılık dışı değildir. Küresel iklim değişikliğinin Dünya ve Dünyadaki populasyonlar üzerindeki bütün etkilerini öğrenmek bir zorunluluktur. Gezegenimizin kamarotları olarak, bu sorunu çözme yollarını bulmak zorundayız.

Konu: Yaşam, Enerjinin Aktarılması ve Dönüştürülmesini Gerektirir

Şekil 1.5'te görmüş olduğumuz gibi, bir ağacın yaprakları güneş ışığını soğurur. Güneşten enerji girişi yaşamın sürmesini sağlar: faaliyetlerini sürdürmek için enerji kullanmaları, canlı organizmaların temel özellikleridir. Hareket etme, büyüme, üreme ve diğer yaşam etkinlik-



(a) Güneş ışığındaki enerji üreticilerden tüketicilere aktarılır **(b) Enerjinin iş yapımında kullanımı**

▲ **Şekil 1.6 Bir ekosistemde enerji akışı.** Bu tehlike altındaki Kırmızı Colobus maymunu Tanzanya'da yaşamaktadır.

leri bir iştir; iş ise enerji gerektirir. Canlı organizmalar, aktiviteleri sırasında çoğunlukla bir enerjiyi diğerine dönüştürürler. Ağaç yapraklarının içindeki klorofil molekülleri güneş ışığını toplar ve fotosentezde için kullanır. Karbon dioksit ve su, fotosentezde şeker ve oksijene dönüştürülür. Daha sonra, şekerdeki enerji, bitkiler ve diğer fotosentez yapan organizmalardan (üreticiler) tüketicilere geçirilir. Tüketiciler, üreticiler ve diğer tüketicilerle beslenen hayvanlar gibi organizmalardan oluşur (**Şekil 1.6a**).

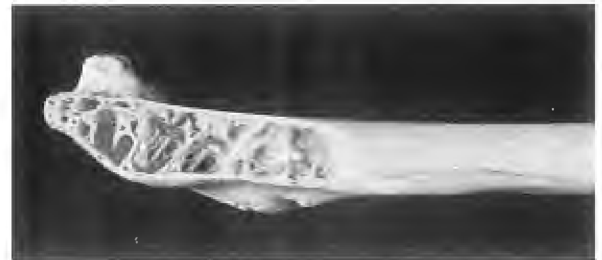
Bir hayvanın kas hücreleri, şekeri, harekete enerji sağlamak için kullanır. Bu sırada kimyasal enerji, hareket enerjisine, yani kinetik enerjiye dönüştürülür (**Şekil 1.6b**). Bir yaprağın hücreleri şekeri, yaprak büyümesi sırasında hücre çoğalma sürecini gerçekleştirmek için kullanır. Böylece depolanmış kimyasal enerji, hücre tarafından iş yapımında kullanılmış olur. Her iki durumda, enerjinin bir kısmı, çevreye ısı olarak yayılan termal enerjiye dönüştürülür. Bir ekosistemde, sürekli olarak yenilenen kimyasal besin elementlerinin aksine, enerji akar. Enerji genellikle, ışık olarak girip ısı olarak çıkar.

Konu: Yapı ve İşlev, Biyolojik Organizasyonun Bütün Düzeylerinde Birbiriyle İlişkilidir

Şekil 1.4'te açık olan diğer bir konu, günlük yaşantınızda da görebileceğiniz gibi, yapının işlev ile uygunluk göstermesidir. Örneğin bir tornavida, vidaları sıkılaştırmaya ya da gevşetmeye, bir çekiç ise çivileri çakmaya uygundur. Bir aletin çalışması yapısı ile ilişkilidir? Bu konu biyolojiye uygulandığında, bütün yapısal düzeylerde yaşamın anatomisine rehberlik eder. Şekil 1.4'ten bir örnek olarak yaprağı alalım: yaprağın ince, geniş olması yapraktaki kloroplastların güneş ışığını soğurmalarını sağlar. Bir biyolojik yapının incelenmesiyle, o yapının ne işe yaradığı ve nasıl çalıştığı ile ilgili ipucu verir. Bunun aksine, bir şeyin işlevinin bilinmesi yapısına ilişkin bir görüş kazandırır. Hayvanlar aleminden bir örnek verilecek olursa, bir kuşun kanadı, yapı-işleve ilişkin diğer bir örneği oluşturur (**Şekil 1.7**). Yaşamı farklı yapısal düzeylerde incelerken, her seferinde işlev ile ilgili bir güzelliği keşfedeceğiz.



(a) Bir kuşun kanatlarının şekli aerodinamiktir.



(b) Kanat kemikleri, sağlam, fakat hafiftir ve iç yapısı bal peteğine benzer.

▲ **Şekil 1.7 Bir martının kanatlarının yapısı işlevi ile uyumludur. (a)** Bir kuşun kanatlarının şekli **(b)** ve kemiklerinin yapısı uçmasını sağlar.

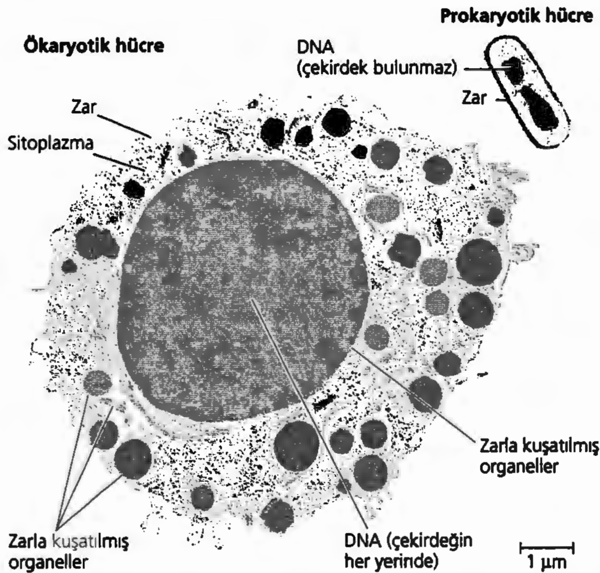
? *Bir insan elinin, yapısı işlevi ile nasıl uygunluk gösterir?*

Konu: Hücre, Bir organizmanın Yapı ve İşlevinin Temel Birimidir

Yaşamın yapısal hiyerarşisinde, hücre, yaşam için gereken bütün faaliyetleri gerçekleştirebilen en düşük organizasyon düzeyi olarak, özel bir yere sahiptir. Ayrıca, organizmaların bütün aktiviteleri hücrelerin aktivitelerine dayanır. Örneğin, bu satırı okurken, gözlerinizin hareketi, kas ve sinir hücrelerinin aktivitelerine dayanır. Karbon döngüsü gibi küresel bir süreç bile, yaprak hücrelerinin kloroplastlarında gerçekleşen fotosentez dahil, hücresel faaliyetlerin toplam ürünüdür. Hücrelerin nasıl çalıştıklarının anlaşılması biyolojik araştırmaların başlıca konusudur.

Bütün hücreler ortak özellikleri paylaşırlar. Örneğin, her hücre, hücre ve ortam arasında maddelerin geçişini düzenleyen bir zarla kuşatılmıştır. Ve her hücre kalıtım bilgisi olarak DNA'yı kullanır. Bununla birlikte, başlıca iki tip hücre bulunur: prokaryotik hücreler ve ökaryotik hücreler. Bakteriler (tekili *bacterium*) ve arkea (tekili, *archaean*) olarak isimlendirilen iki grup mikroorganizmanın hücreleri prokaryotiktir. Bitkiler ve hayvanlar dahil, diğer bütün yaşam formları ökaryotik hücrelerden oluşmuştur.

Bir **ökaryotik hücre,** alt birimlerden oluşan bölmelere sahiptir. Bu bölmeleri içsel zarlarla kuşatılmış organeller oluşturur (**Şekil 1.8**). Ökaryotik hücrelerin çoğunda, en büyük organel çekirdektir. Çekirdek hücrenin DNA'sını içerir. Diğer organeller sitoplazmada yerleşmiştir. Sitoplazma, çekirdek ve hücrenin dış zarı arasındaki bütün bölgeyi kapsar. Şekil 1.4'te görmüş olduğunuz kloroplast, fotosentez yapan ökaryotik hücrelerin bir organelidir. Prokaryotik hücreler daha basit yapılı ve genel olarak, Şekil 1.8'de görülen ökaryotik hücrelerden daha küçüktürler. Bir **prokaryotik hücrede,** DNA, zarla kuşatılmış bir çekirdek tarafından hücrenin geri kalan kısmından ayrılmaz. Ayrıca, zamanda prokaryotik hücreler, ökaryotik hücrelere özgü olan zarla kuşatılmış diğer organelleri içermezler. Prokaryotik ya da ökaryotik, bütün organizmaların özellikleri hücrelerin yapı ve işlevilerine dayanır.



▲ **Şekil 1.8 Ökaryotik ve prokaryotik hücrelerin boyut ve gelişmişlik açısından karşılaştırılması**

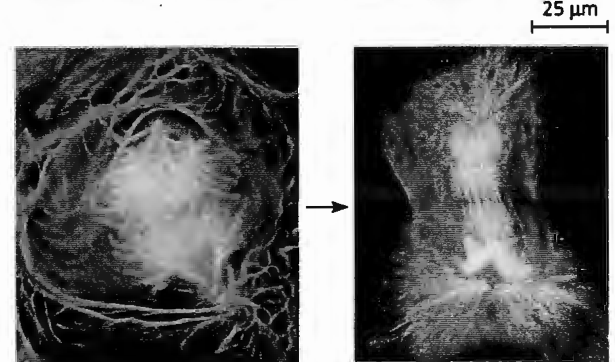
Konu: DNA Formundaki, Kalıtımla Geçirilen Bilgi, Yaşamın Sürekliliğini Sağlar

Hücrelerin, yeni hücreler oluşturmak için bölünmesi, çok hücreli organizmalarda üreme, büyüme ve onarma işlemleri için temeldir. **Şekil 19'da,** bölünmekte olan bir hücrenin içindeki kromozom olarak isimlendirilen yapıları görebilirsiniz. Kromozomlar canlı mavi renkte boyanmıştır. Kromozomlar hücrelerin kalıtım maddesini oluşturan DNA'nın (deoksiribonükleik asidin kısaltılmışı) yaklaşık hepsini içerir. DNA, ebeveynlerden yavrulara bilgi aktaran kalıtım birimlerini oluşturan **genlerin** maddesidir. Örneğin, kan gruplarınızı, (A,B,AB veya O) ebeveynlerinizden kalıtımla almış olduğunuz belirli genler belirler.

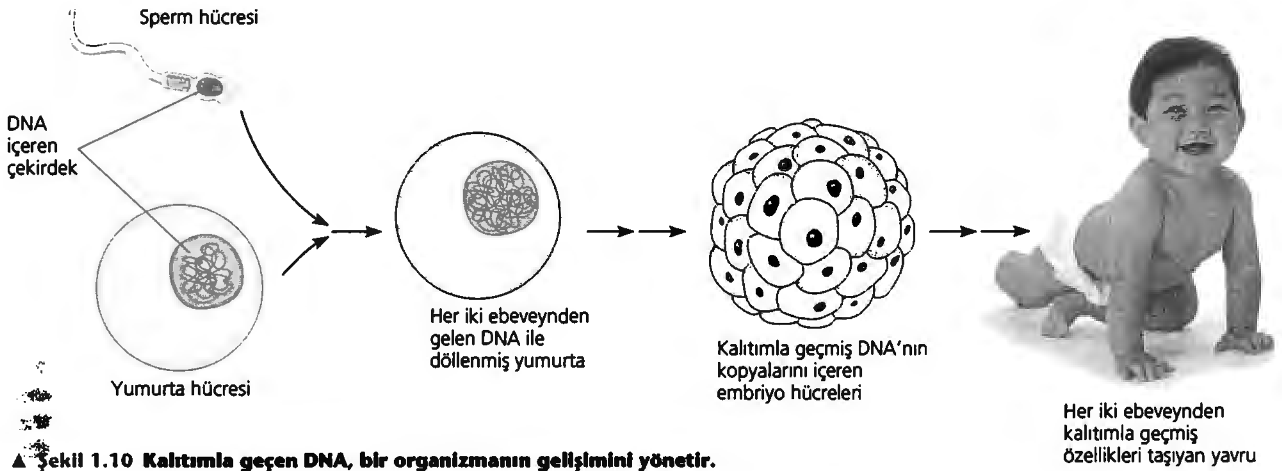
DNA'nın yapı ve İşlevi

Her bir kromozom çok uzun bir DNA molekülü içerir. Bu uzun DNA molekülü boyunca yüzlerce ya da binlerce gen yer alır. Bu genler, başta proteinler olmak üzere, hücredeki diğer moleküllerin oluşturulması için gerekli bilgiyi kodlar. Yapısal rollerin dışında, proteinler, hücrenin iş yapmasından da sorumludurlar. Dolayısıyla, bir hücrenin kimliğini oluştururlar.

Bir hücre, bölünme hazırlığı yapmaya başlayınca, kromozomların DNA'sı kendini çoğaltır. Oluşan iki yavru hücrenin her biri, kalıtımla, ebeveyn hücreninkinin bir eşi olan, bir gen setini alır. Her birimiz hayata tek bir hücre olarak başlarız. Bu hücrenin içerisinde ebeveynlerimizden aldığımız DNA depolanmıştır. Her hücre bölünmesi sırasında, DNA'nın kendini eşlemesi, DNA'nın kopyalarının trilyonlarca hücreye geçmesini sağlar. DNA, organizmanın gelişimini ve bakımını, dolaylı olarak ise, organizmanın yaptığı her şeyi denetler (**Şekil 1.10**). DNA, merkezi bir veritabanı olarak iş görür.



▲ **Şekil 1.9 Bir semenderin akciğer hücresi, daha küçük iki hücreye bölünür. Bu hücreler büyüyüp tekrar bölünürler.**

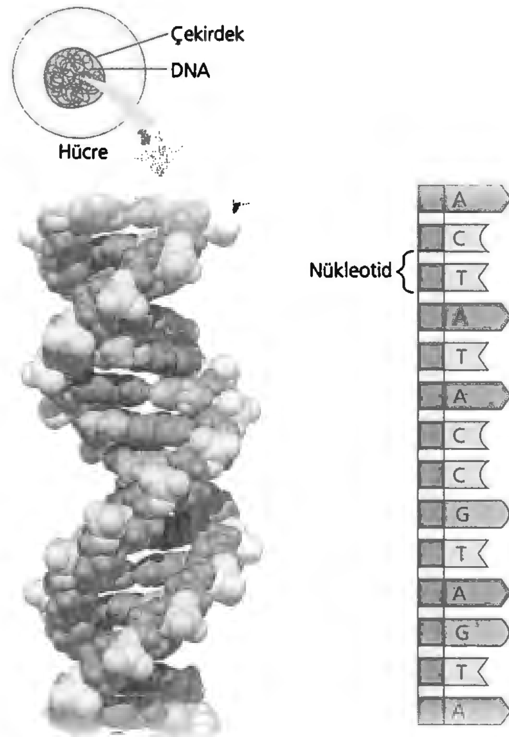


▲ **Şekil 1.10 Kalıtımla geçen DNA, bir organizmanın gelişimini yönetir.**

DNA'nın bilgi depolama yeteneği moleküler yapısına dayanır. Her bir DNA molekülü, çift sarmal şeklinde düzenlenmiş, iki uzun zincirden yapılmıştır. Bu zincir, iplikler olarak isimlendirilir. Zincirin her biri, nükleotid olarak isimlendirilen, dört çeşit kimyasal yapıtaşından oluşmuştur. Nükleotidler A, T, C ve G olarak kısaltılır (**Şekil 1.11**). DNA'nın bilgi kodlama şekli, bizim, alfabenin harflerini özel anlamlar taşıyacak biçimde belli bir sıraya göre dizmemize benzer. Örneğin, sıçan (rat) kelimesi bir kemirgeni ifade eder; aynı harfleri içeren katran (*tar*) ve sanat (*art*) kelimeleri ise çok farklı anlamlar taşır. Nükleotidleri, kalıtımın, dört harften oluşan alfabesi olarak düşünebiliriz. Bu dört nükleotid harfi, ardışık olarak düzenlenerek, genlerdeki bilgiyi kodlar. Bu bilgi yüzlerce veya binlerce nükleotid uzunluğunda olabilir.

DNA, proteinlerin üretilmesi için tasarlanmış bir baskı sağlar. Proteinler, hücrenin yapımı, bakımı ve faaliyetlerinin gerçekleştirilmesinde başlıca oyuncudur. Örneğin, bir bakteri geninde taşınan bilgi, bakterinin hücre zarındaki belirli bir proteine özgüdür. Buna karşın, bir insan genindeki bilgi, büyümeyi teşvik eden bir proteine özgü olabilir. Diğer insan proteinleri, kasılmayı sağlayan bir kas hücresindeki proteini ve antikorlar olarak isimlendirilen savunma proteinlerini içerir. Özel kimyasal reaksiyonları katalize eden (hızlandıran) enzimler de genellikle proteindir. Bu enzimler bütün hücreler için yaşamsal önem taşırlar.

Genlerdeki DNA, protein üretimini dolaylı olarak denetler. Bunu, bir aracı olarak iş gören ve RNA olarak isimlendirilen bir çeşit molekülü kullanarak yapar. Bir gendeki nükleotid dizisi transkripsiyonla RNA'ya geçirildikten sonra, translasyonla özel bir protein oluşturulur. Bu proteinin şekil ve işlevi özgündür. Bir gendeki bilginin hücrede belirli bir ürünün oluşmasını yönettiği bu sürecin tamamı, **gen ifadesi (gen ekspresyonu)** olarak isimlendirilir. Genlerin proteinlere translasyonla geçirilmesinde, bütün yaşam formları, esasen, aynı genetik kodu kullanırlar. Bir organizmadaki belirli bir nükleotid dizisi, diğer organizmada da aynı şeyi ifade eder. Organizmalar arasındaki farklılık, genetik kodlar arasındaki farklılıktan çok, nükleotid dizileri arasındaki farklılığı yansıtır.



(a) DNA çift sarmalı. Bu model, her bir DNA segmentindeki her bir atomu göstermektedir. Nükleotidler olarak isimlendirilen yapıtaşlarının iki uzun zincirinden oluşan bir DNA molekülü üç boyutlu bir çift sarmal yapısını alır.

(b) Tek DNA ipliği. Bu geometrik şekiller ve harfler, bir DNA molekülünün bir zincirinin küçük bir bölgesindeki nükleotidlerin basit sembolleridir. Genetik bilgi, dört tip nükleotidin özel dizilerinde kodlanmıştır. (Bu nükleotidlerin isimleri, A, T, C ve G'dir.)

▲ **Şekil 1.11 DNA: genetik madde.**

Hücredeki bütün DNA molekülleri translasyon ile protein oluşturmaz; bazı RNA'lar diğer önemli işlevleri gerçekleştirir. Bazı RNA çeşitlerinin, proteinleri oluşturan hücresel makinenin bir parçası olduğu onlarca yıldan beri bilinmektedir. Son yıllarda, bilim insanları, hücrede diğer roller oynayan RNA sınıfları keşfetmişledir. Bu RNA'lar protein kodlayan genlerin işlevlerini düzenlerler. Bütün bu RNA'ların özgünlüğü, genler tarafından belirlenir. RNA'ların transkripsiyon süreçleri de gen ifadesi olarak isimlendirilir. Protein ve RNA yapımının bilgisini taşıyan ve her bir hücre bölünmesinde kendini eşleyen DNA, kalıtsal bilginin kuşaktan kuşağa güvenli bir şekilde aktarılmasını sağlar.

Genomik: DNA Dizilerinin Büyük Ölçekli Analizi

Bir organizmanın kalıtımla geçirdiği genetik bilgilerin oluşturduğu bütün "kütüphane" **genom** olarak isimlendirilir. Tipik bir insan hücresinde aynı kromozomdan iki set bulunur. Setlerin herbiri yaklaşık 3 milyar nükleotid çifti içerir. Eğer bir nükleotid dizisi için bir harflik kısaltma, şu an okumakta olduğunuz harf büyüklüğünde yazılmış olsaydı, genetik kitabı, bu kitabın büyüklüğünde yaklaşık 600 kitabı doldururdu. Nükleotid dizilerinin oluşturduğu bu genetik kütüphanede yaklaşık 75,000 tip protein kodlayan, protein kodlamayan ve sayısı henüz bilinmeyen RNA molekülünü kodlayan genler bulunmaktadır.

1990'ların başından beri, genomları sekanslayabilme (genlerdeki nükleotid dizilerinin belirlenmesi) hızımız, teknolojideki devrim sayesinde inanılmaz bir hızda artmıştır. Bunu, **Şekil 1.12**'de gösterilenler gibi, yeni yöntemler ve DNA sekanslama makineleri sağlamıştır. Şu an, insan genomundaki bütün gen dizileri bilinmektedir. Ayrıca, bakteriler, arkeler, funguslar, bitkiler ve diğer hayvanlar dahil, diğer pek çok organizmanın genom dizisi de belirlenmiştir.

İnsan genomunun sekanslanması, 1969 yılında *Apollo* astronotlarının aya inmesi kadar önemli bir bilimsel ve teknolojik başarı haberi olarak verilmiştir. Fakat bu başarı, daha büyük bir araştırma çabasını başlatmıştır. Bu çabanın sonucunda, DNA tarafından kodlanan çok sayıda proteinin aktivitesinin hücrelerde ve bütün bir organizmada nasıl koordine edildiğininin öğrenilmesi, amaçlanmaktadır. Şu an bilim insanları, hücresel ve moleküler düzeyde bir sistem yaklaşımı uygulamaktadırlar. Bu, genom sekanslama projeleri ve protein işlevleri ile ilgili pek çok verinin anlam kazanabilmesi için önemlidir. Bu araştırıcılar, belirli bir zamanda bir geni incelemekten çok, bir türün bütün genlerinin yanı sıra, farklı türlerin genomlarını karşılaştırmaya başlamışlardır-bu yaklaşım **genomik** olarak isimlendirilmektedir.



▲ **Şekil 1.12 Bir informatik bilimi olarak biyoloji.** Otomatik DNA dizi makineleri ve bilgisayarın gücü, bir genomun sekanslanmasını sağlar. Kaliforniya; Walnut Creek 'teki bu işletme, ortak genom Enstitüsünün bir bölümüdür.

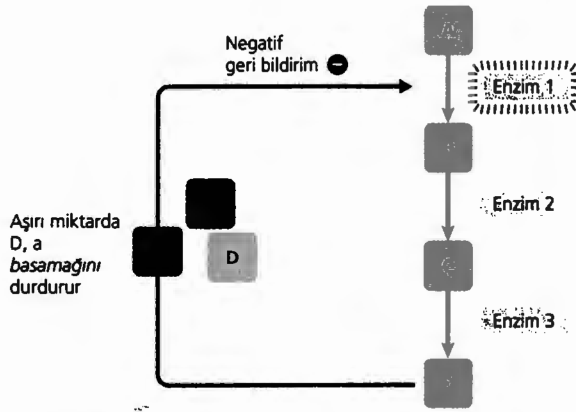
Araştırmalardaki üç önemli gelişme genomik yaklaşıma zemin hazırlamıştır. Bunlardan ilki, "yüksek verimlilikle" çalışan teknoloji, yani biyolojik materyalleri çok hızlı analiz edebilen ve çok bol veri üretebilen cihazların mevcut olmasıdır. İnsan genomunun sekanslanmasını sağlayan DNA sekanslama makineleri, bu yüksek çıktılı aygıtlara bir örnek oluşturmaktadır (bakınız 1.12). İkinci büyük gelişme **biyoinformatiktir.** Biyoinformatik, bu yüksek çıktılı yöntemlerden elde edilen dev hacimdeki verinin depolanması, organize edilmesi ve analizinde bilgisayarların kullanılmasıdır. Üçüncü büyük anahtar gelişme, uluslararası araştırma gruplarının ortaya çıkmış olmasıdır- bilgisayarcılar, matematikçiler, mühendisler, kimyacılar, fizikçiler ve kuşkusuz, çeşitli alanlardan biyologları içine alan çeşitli ülkelerden, çeşitli uzmanların bir araya gelerek oluşturduğu gruplar.

Konu: Geri Bildirim Mekanizmaları Biyolojik Sistemleri Düzenler

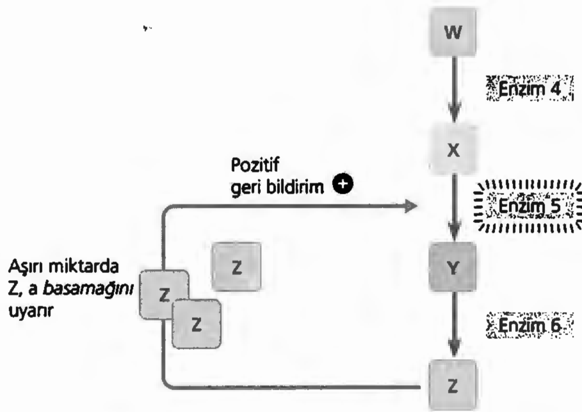
Nasıl ki trafik akışının koordineli kontrolü, bir şehrin düzgün işlemesi için gerekliyse, biyolojik süreçlerin düzenlenmesi de canlı istemlerin çalışması için yaşamsal önemdedir. Örneğin, kaslarınızı düşünün. Egzersiz sırasında kaslarınızın enerji gereksinimi arttığında, enerji veren şeker moleküllerini daha fazla tüketir. Bunun aksine, dinlendiğinizde, ihtiyaç fazlası şeker, bir dizi kimyasal reaksiyonla depo moleküllerine dönüştürür.

Şekerin parçalanmasını ya da depolanmasını hızlandıranlar gibi, hücrenin kimyasal süreçlerinin çoğu, proteinler tarafından katalizlenir. Bu proteinler enzim olarak isimlendirilir. Her bir enzim özel bir kimyasal reaksiyonu katalizler. Çoğu durumda, bu reaksiyonlar kimyasal reaksiyonlarla ilişkilidir. Bu kimyasal reaksiyonların her bir basamağının kendine özgü enzimi vardır. Hücre, çeşitli kimyasal yolları nasıl koordine etmektedir? Şekerin kullanılması ile ilgili örneğimizde, birbirinin zıttı olan, hücrede şeker tüketimi ve depolanmasını düzenleyerek, gereksinimini nasıl karşılamaktadır? Burada ipucu, pek çok biyolojik sürecin geri bildirim olarak isimlendirilen bir mekanizma ile kendini düzenleyebilme yeteneğinde olmasıdır.

Geri bildirim düzenlemesinde, bir sürecin çıktısı ya da ürünü, pek çok süreci düzenler. Canlı sistemlerde en yaygın düzenleme şekli **negatif geri bildirimdir.** Negatif geri bildirimde, bir sürecin son ürünlerinden birinin birikmesi o süreci yavaşlatır. Örneğin, hücrede şekerin parçalanması sonucunda enerji üretilir. Bu enerji ATP olarak isimlendirilen bir madde formundadır. Bir hücre kullandığından daha fazla ATP üretirse, aşırı ATP "geri besler". Bunun sonucunda, yolun başlarında yer alan bir enzim engellenir (**Şekil 1.13a**).



(a) Negatif geri bildirim. Bu üç basamaklı kimyasal yolda, A maddesi D maddesine dönüştürülmektedir. Özel A enzimi her bir kimyasal reaksiyonu katalizlemektedir. Son ürününü birikimi (D), dizideki ilk enzimi engeller ve D'nin üretimini yavaşlatır.



(b) Pozitif geri bildirim. Bir pozitif geri bildirim tarafından düzenlenen bir biyokimyasal yolda, bir ürün, reaksiyon dizisindeki bir enzimi uyarır. Bunu, bir ürünün üretimini hızlandırarak yapar.

▲ **Şekil 1.13 Geri bildirim mekanizmaları ile düzenleme.**

? *Eğer 2. enzim eksik olsaydı, geri bildirim mekanizması nasıl etkilenirdi?*

Negatif geri bildirim süreci kadar yaygın olmamasına karşın, **pozitif geri bildirim** mekanizması tarafından da düzenlenen çok sayıda biyolojik süreç vardır. Pozitif geri bildirimde, son ürün kendi üretim hızını *artırır* (**Şekil 1.13b**). Bir zarara karşı kanınızın pıhtılaşması bunun bir örneğidir. Bir kan damarı zarar gördüğünde, kanda trombositler olarak adlandırılan yapılar o bölgede kümelenmeye başlar. Trombositler tarafından salgılanan kimyasallar *daha fazla* trombositi çektikçe, pozitif geri bildirim ortaya çıkar. Daha sonra trombosit, bir pıhtı ile yaranın kapanmasını sağlayan karmaşık bir süreci başlatır.

Geri bildirim, moleküler düzeyden ekosistemlere ve biyosfere, bütün düzeylerde yaşamın ortak düzenleyici bir motifidir. Bu tür bir düzenleme, bir bütünleştirme örneğidir. Bu bütünleştirme, canlı istemleri, o canlı istemin kısımlarından çok daha büyük yapar.

Evrim, Biyolojinin Her Şeyi Kapsayan Bir Konusudur

Bu kitapta geçen diğer bütün konuları gördükten sonra, şimdi biyolojinin çekirdek konusu olan evrime dönelim. Evrim, canlı organizmalara ilişkin bildiğimiz her şeye anlam katan bir düşüncedir. Dünya üzerindeki yaşam milyarlarca yıldan beri gelişmektedir. Bunun sonucunda, geçmişte ve günümüzde yaşamış, çok çeşitli organizmalar ortaya çıkmıştır. Fakat çeşitlilikle birlikte, ortak pek çok özellik bulmaktayız. Örneğin, Şekil 1.3'teki denizatı, ada tavşanı, sinekkuşu, timsah ve zürafalar çok farklı görünse de, iskeletleri temelde benzerdir. Bu bütünlük ve çeşitliliğin bilimsel açıklaması- ve organizmaların ortamları için uygunluğu-evrimdir: Günümüzde, dünya üzerinde yaşayan organizmaların, o organizmaların ortak atalarının değişime uğramış nesilleri olduğu düşüncesi (görüşü). Başka bir deyişle, iki organizmanın paylaştığı özellikleri, bu özelliklerin ortak bir atadan kökenlenmiş oldukları düşüncesi ile açıklayabiliriz. İkisi arasındaki farklılıkları ise, yol boyunca ortaya çıkmış kalıtsal değişikliklere bağlayabiliriz. Evrimin ortaya çıkışını ve nasıl gerçekleştiğini açıklayan evrim teorisine ilişkin çok sayıda kanıt vardır. Bundan sonraki kısımda, temel bir kavram olan evrim üzerinde daha ayrıntılı duracağız.

KAVRAM KONTROLÜ 1.1

1. Şekil 1.4'teki her bir biyolojik düzey için bir cümle yazınız. Bu cümle bir sonraki "alt" düzeyi kapsamalıdır. Örnek: "Bir komünite özel bir bölgede yaşayan çeşitli *populasyonlardan* oluşur."
2. Hangi konu ya da konular, bir kirpinin keskin dikenleri (a), tek bir hücreden bir bitkinin elde edilmesi (b) ve uçmak için yakıt olarak şekeri kullanan bir sinekkuşu (c) tarafından temsil edilmektedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bu kısımda tartışılan her konu için, bu kitapta değinilmeyen bir örnek veriniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 1.2

Çekirdek Konu: Evrim, canlılardaki bütünlük ve çeşitliliğinin nedenini açıklar

EVRİM Kavram 1.1'de tartışılan biyolojik konular listesi mutlak değildir; bazı insanlar daha kısa veya uzun listeleri daha kullanışlı bulabilir. Bununla birlikte, biyolojinin çekirdek konusunun ne olduğuna ilişkin olarak biyologlar görüş birliğindedirler. Bu çekirdek konu evrimdir. Modern evrimsel kuramın kurucularından biri olan Theodosius Dobzhansky'e göre, "evrimin ışığı olmaksızın, biyolojide hiçbir şey anlam ifade etmez".

Biyoloji, moleküllerden biyosfere, hiyerarşik büyüklüğü içermesinin yanı sıra, daha önce Dünyada yaşamış büyük tür çeşitliliğini de içine alır. Dobzhansky'in görüşünü anla-

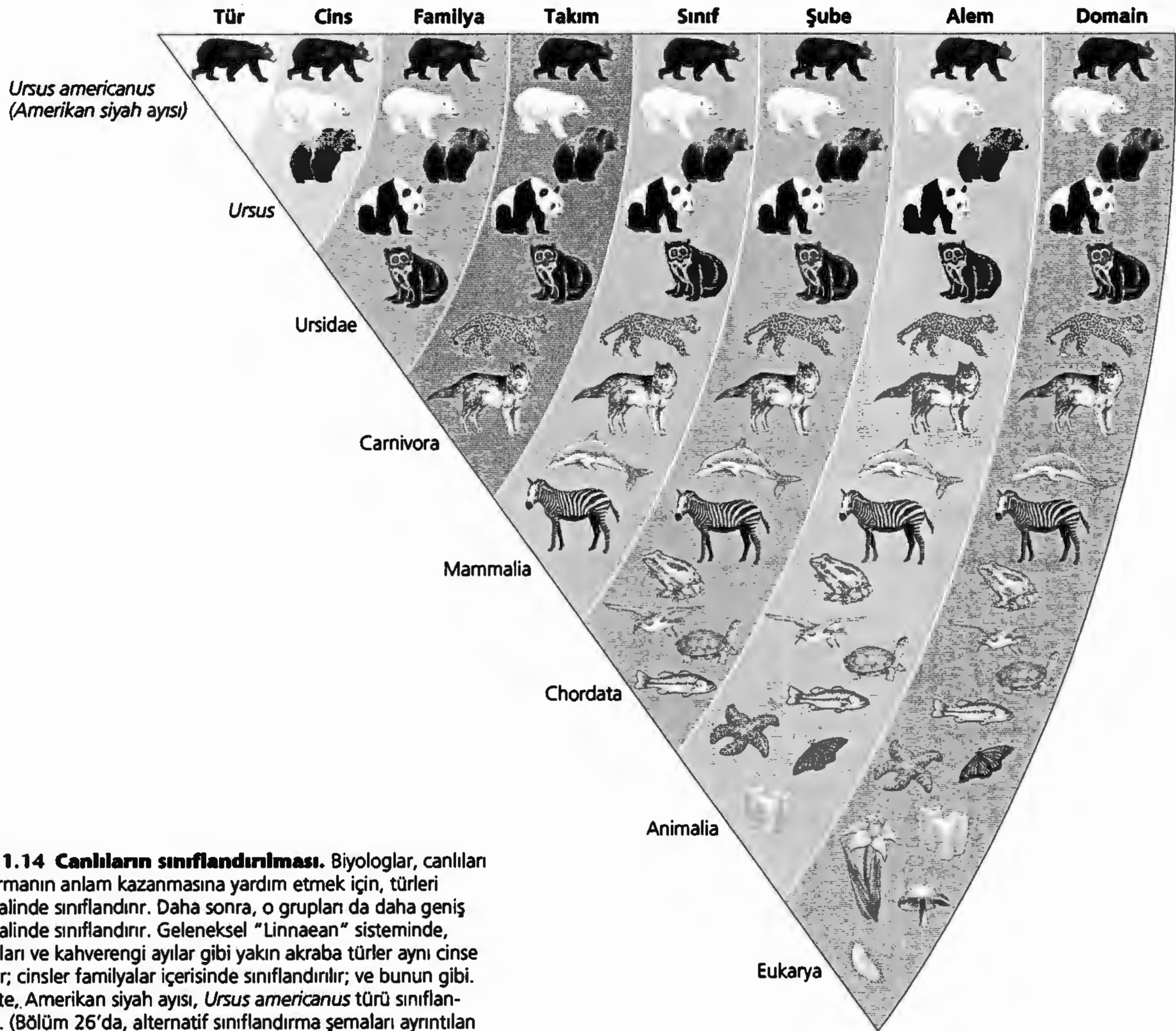
mak için, biyologların bu çok büyük çeşitlilikle ilgili görüşlerinin tartışılması gerekir.

Yaşam Çeşitliliğinin Sınıflandırılması

Çeşitlilik, canlılığın ayırt edici bir özelliğidir. Biyologlar şu ana değin, yaklaşık 1.8 milyon türü tanımlamış ve isimlendirmiştir. Bugüne kadar, canlılardaki bu çeşitliliğin, 100.000 fungus türü, 290.000 bitki türü, 52.000 omurgalı türü (omurgalı hayvanlar) ve 1 milyon böcek türünü (bilinen bütün yaşam formlarının yarısından daha fazla) içerdiği bilinmektedir. Bu arada, engin sayıdaki tek hücreli organizma çeşitliliğinden söz edilmemiştir. Araştırıcılar her yıl binlerce yeni tür bulmaktadır. Toplam tür sayısının 10 milyon ila 100 milyonun üzerinde olduğu tahmin edilmektedir. Gerçek sayı ne olursa olsun, devasa sayıdaki canlı çeşitliliği biyolojinin bakış açısını çok fazla arttırmaktadır. Bu çeşitliliğe anlam kazandırmak için çabalayan biyologlar, büyük bir zorlukla karşılaşmaktadırlar.

Türlerin gruplandırılması: Temel Düşünce

İnsanlarda, çeşitlilik gösteren nesneleri benzerliklerine ve birbirleriyle olan ilişkilerine göre gruplandırma eğilimi vardır. Örneğin, her bir grupta pek çok farklı türün bulunduğunu bilmemize rağmen, bu grupları "sincaplar" veya "kelebekler" olarak ifade ederiz. Hatta grupları, kemirgenler (sincapları içine alan) ve böcekler (kelebekleri içine alan) gibi daha geniş sınıflara yerleştirebiliriz. Türleri isimlendiren ve sınıflandıran biyoloji dalı taksonomidir. Taksonomi, türlerin daha geniş gruplarlarda düzenlenmesine şekil verir. Bu düzenlenme, türlerin paylaştıkları özelliklerin derecesine dayandırılır (**Şekil 1.14**). Bölüm 26'da bu taksonomik şemanın ayrıntılarına ilişkin daha fazla şey öğreneceksiniz. Şimdi,



▲ **Şekil 1.14 Canlıların sınıflandırılması.** Biyologlar, canlıları sınıflandırmanın anlam kazanmasına yardım etmek için, türleri gruplar halinde sınıflandırır. Daha sonra, o grupları da daha geniş gruplar halinde sınıflandırır. Geleneksel "Linnaean" sisteminde, kutup ayıları ve kahverengi ayılar gibi yakın akraba türler aynı cinse yerleştirilir; cinsler familyalar içerisinde sınıflandırılır; ve bunun gibi. Bu örnekte, Amerikan siyah ayısı, *Ursus americanus* türü sınıflandırılmıştır. (Bölüm 26'da, alternatif sınıflandırma şemaları ayrıntılarıyla tartışılacaktır.)

alemler ve domainler gibi en geniş sınıflandırma birimlerini dikkate alarak büyük resme bakacağız.

Canlıların Üç Domaini

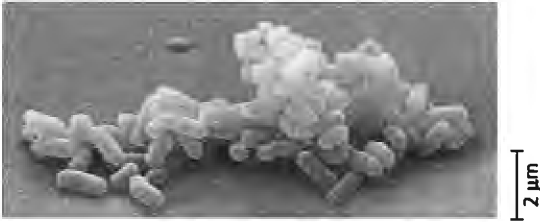
Bilim insanları, tarihsel olarak canlıların yaşam formlarını alemler ve daha küçük gruplar halinde sınıflandırmıştır. Bu sınıflandırmayı, yapı, işlev ve gözle görülebilir diğer özellikleri titizlikle karşılaştırarak yapmışlardır. Son birkaç on yılda, DNA dizilerinin karşılaştırılması gibi türlerin akrabalıklarını ölçen yeni yöntemler, alemlerin sayı ve sınırlarının yeniden değerlendirilmesini sağlamıştır. Araştırıcılar, altı adet alem yerine, düzinelerce alem önermişlerdir. Alem düzeyinde anlaşmazlıklar sürerken, biyologlar arasında, canlılar aleminin daha yüksek sınıflandırma düzeyleri halinde gruplandırılabileceği yönünde görüş birliği bulunmaktadır. Bu sınıflandırma düzeyleri domainler olarak isimlendirilmektedir (**Şekil 1.15**).

Üç domainden ikisini oluşturan organizmaların -domain **Bacteria** ve domain **Archaea**- hepsi prokaryotiktir. Prokaryotların çoğu tek hücreli ve mikroskobiktir. Daha önce, hücre yapılarının prokaryotik özellik göstermesi nedeniyle, bakteriler ve arkeler tek bir alemde toplanmıştır. Fakat yeni elde edilen, daha çok kanıt, bakterilerin ve arkelerin, prokaryotik yaşamın çok belirgin iki dalını temsil ettiği görüşünü desteklemektedir. Bu farklılıklar, Bölüm 27'de öğrenmiş olduğunuz anahtar özellikteki yollarla ilgilidir. Ayrıca, arkelerin, en azından bakteriler kadar, ökaryotik organizmalarla da akraba oldukları yolunda kanıtlar bulunmaktadır.

Bütün ökaryotik organizmalar (ökaryotik hücreli organizmalar) günümüzde **Eukarya** domaininde gruplandırılmıştır.

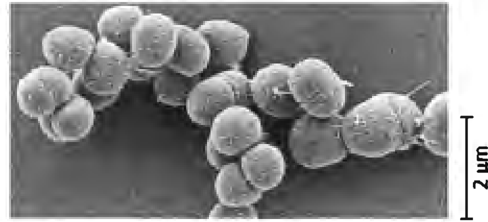
▼ **Şekil 1.15 Canlıların üç domaini.**

(a) Domain Bacteria



Çok çeşitli ve yaygın prokaryotlar olan **bakteriler**, şu an birden fazla alemde sınıflandırılmaktadır. Bu fotoğraftaki, çubuk şeklindeki yapı, bir bakteri hücresidir.

(b) Domain Archaea



Archaea olarak isimlendirilen çok sayıda prokaryot, tuzlu göller ve kaynayan kaplıcalar gibi Dünya'nın aşırı ortamlannda yaşar. Archaea çok sayıda alem içerir. Bu fotoğraftaki her yuvarlak yapı bir arke hücresidir.

(c) Domain Eukarya



▲ **Plantae alemi,** ışık enerjisini besindeki kimyasal bağ enerjisine dönüştüren fotosentez yapan karasal çok hücreli ökaryotlardır (kara bitkileri).



► **Fungi alemi,** kısmen, vücutlarının dışından besin maddelerini absorblayan üyelerinin (bu şapkalı mantar gibi) besleme şekliyle tanımlanır.



◄ **Animalia Alemi** diğer organizmaları yiyen çok hücreli ökaryotlardan oluşur.



► **Protistler,** çoğunlukla tek hücreli ökaryotlardır. Bazıları nispeten basit çok hücreli akrabalardır. Burada göl suyunda yaşayan birhücreliler görülmektedir. Bilim insanları, evrimsel ilişkilerini en gerçekçi yansıtacak biçimde, protistleri nasıl sınıflandıracaklarını tartışmaktadırlar.

Bu domain, çok hücreli üç ökaryotik canlıyı içermektedir: Plantae, Fungus ve Animalia alemleri. Bu üç alem, kısmen beslenme şekillerine göre sınıflandırılır. Bitkiler kendilerine ait şekerleri ve diğer besin moleküllerini fotosentezle üretir. Funguslar, çözünmüş besin maddelerini çevrelerinden absorblar; pek çoğu ölü organizmaları, organik atıkları (yaprak döküntüleri ve hayvan dışkıları gibi) ve mineralleri bu kaynaklardan absorblar. Hayvanlar besinlerini diğer organizmaları yiyerek ve sindirerek elde eder. Kuşkusuz, bizim de içinde yer aldığımız Animalia da benzer şekilde beslenir. Fakat ne hayvanlar, ne bitkiler ve ne de funguslar, Protista olarak isimlendirdiğimiz, tek hücreli ökaryotlar kadar çeşitlilik göstermez. Her ne kadar, bir zamanlar Protista üyeleri tek bir alemde gruplandırılmış olsa da, günümüzde biyologlar bunların tek bir doğal tür grubu oluşturmadıklarını anlamışlardır. Elde edilen son kanıtlar, bazı, protista gruplarının birbirlerinden çok, hayvanlar ve funguslar gibi çok hücreli ökaryotlarla daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. Dolayısıyla, son taksonomik eğilim, Protista üyelerini birkaç gruba ayırmak olmuştur.

Canlı Çeşitliliğindeki Bütünlük

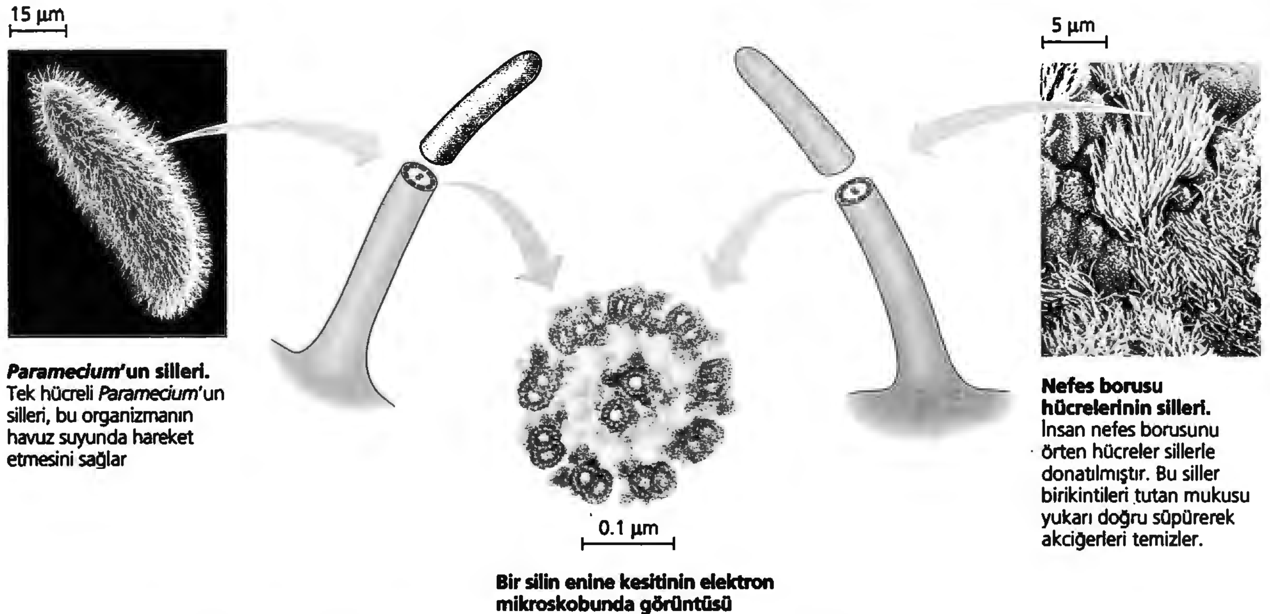
Canlılar çeşitli oldukları kadar, belirgin bir de bütünlük gösterirler. Daha önce, hem farklı omurgalıların iskelet benzerliklerinden ve hem de DNA'nın evrensel genetik dilinden söz etmiştik. Aslında, organizmalar arasındaki benzerlikler biyolojik hiyerarşinin bütün düzeylerinde belirgindir. Örneğin, bütünlük, hücre yapısının pek çok özelliğinde de görülebilir **(Şekil 1.16)**.

Canlıların bütünlük ve çeşitlilikten oluşan ikili özelliğini nasıl açıklayabiliriz? Bundan sonra açıklanmış olan evrim süreci, canlılar dünyasındaki benzerlik ve farklılıkları açıklar ve biyolojinin başka bir boyutunu tanıtır: tarihsel süreç.

Charles Darwin ve Doğal Seçilim Teorisi

Fosiller ve diğer kanıtlara dayanan canlılar tarihi, yaşı milyarlarca yıl olan ve değişen dünyanın bir efsanesidir. Dünya bu süreçte, çeşitli zamanlarda ortaya çıkan canlı formlarını barındırmıştır **(Şekil 1.17)**. Charles Robert Darwin'in Kasım 1859'da, daha önce yazılmamış, en önemli ve etkileyici kitaplardan birini yayınlamasından sonra, canlılıkla ilgili evrimsel görüş üzerinde keskin bir şekilde odaklanılmıştır. Başlığı, *Doğal Seçilim Yoluyla Türlerin Kökeni* olan Darwin'in kitabı, kısa sürede en fazla satan kitap unvanını kazanmıştır. Kısa bir süre sonra da "Darwinizmi", o zaman isimlendirildiği gibi, evrim kavramı ile neredeyse tamamen bütünleştirmiştir **(Şekil 1.18)**.

Türlerin kökeninde iki ana nokta açıkça belirtilmiştir. Bunlardan birincisi, günümüzde yaşayan türler birbirini izleyen atalardan kökenlenmiştir. Darwin bu düşünceyi pek çok kanıt ile desteklemiştir. (Evrimle ile kanıtları Bölüm 22 'de tartışacağız.). Darwin, türlerin bu evrimsel geçmişlerini, "değişimler geçirerek kökenlenme" olarak isimlendirmiştir. Değişimler geçirerek kökenlenme, canlılığın hem bütünsellik ve hem de çeşitliliğini kapsadığından, kolay anlaşılabilen bir sözcük olmuştur-ortak atalardan kökenlenmiş türler arasındaki akrabalıktaki bütünlük, ortak atalarından dallanmış bir



***Paramecium*'un silleri.** Tek hücreli *Paramecium*'un silleri, bu organizmanın havuz suyunda hareket etmesini sağlar

Bir silin enine kesitinin elektron mikroskobunda görüntüsü

Nefes borusu hücrelerinin silleri. İnsan nefes borusunu örten hücreler sillerle donatılmıştır. Bu siller birikintileri tutan mukusu yukarı doğru süpürerek akciğerleri temizler.

▲ **Şekil 1.16 Canlılığın çeşitlenmesinin altında yatan bir bütünlük örneği.** Siller (tekili, *cilium*) harekette iş gören hücre uzantılarıdır. *Paramecium*'dan insanlara, çeşitli ökaryotlarda bulunur. Hatta organizmalar çok farklı olsa da, sahip oldukları siller ortak bir özellik paylaşır. Bu özellik, sillerin karmaşık tubüllerden oluşmasıdır. Bu tubüller, enine kesitlerde belirgin olarak gözükürler.



▲ **Şekil 1.17 Geçmişi kazımak.** Paleontologlar, Madagaskar'daki kayaçlardan uzun boyunlu bir dinozorun (*Rapetosaurus krasuei*) arka ayak fosilini çıkarmak için dikkatlice kazmaktadırlar.

tür olarak ortaya çıkmış olan değişimlerdeki çeşitlilik (**Şekil 1.19**). Darwin'in ikinci ana düşüncesi, aynı soydan, değişim yoluyla kökenlenme konusunda bir mekanizma ileri sürmesidir. Darwin, bu evrimsel mekanizmayı "doğal seçilim" olarak isimlendirmiştir.

Darwin, doğal seçilim teorisini, ne yeni ne de çok derin olan gözlemler sonucunda sentezlemiştir. Diğer bilim insanlarının, bulmacanın parçalarına sahip olmalarına karşın, Darwin bunların birbirine olan uygunluğunu görmüştür. Darwin işe, doğada yaptığı üç gözlem ile başlamıştır: Bu gözlemlerden birincisi, bir populasyondaki bireyler taşıdıkları özellikler açısından değişiklik gösterirler. Bu değişikliklerin çoğu kalıtsaldır (ebeveynlerden yavrulara geçmiş). İkincisi, bir populasyon, varlığını yavru üretmek için sürdüren çok fazla yavru üretebilir. Birey sayısı ortamın destekleyebileceğinin üstüne çıkınca, rekabet kaçınılmazdır. Üçüncüsü, türler genel olarak ortamlarına uygunluk gösterirler–başka bir deyişle ortamlarına uyum sağlamışlardır.



▲ **Şekil 1.18 Charles Darwin'in gençliği.**

Örneğin, ana besin kaynağı sert tohumlardan oluşan kuşlar arasında özellikle kuvvetli gagaya sahip olmak yaygın bir adaptasyon şeklidir.

Darwin, evrim kuramına ulaşmak için, bu gözlemlerden sonuç çıkarmış ve daha az uyum gösteren bireylere göre, yerel ortama en iyi uyum sağlamış kalıtsal özelliklere sahip bireylerin yaşama ve üreme olasılıklarının daha büyük olduğu sonucuna varmıştır. Nesiller boyunca, bir populasyondaki giderek artan sayıda birey, avantaj sağlayan bu özelliklere sahip olacaktır. Bireyler arasındaki eşit olmayan üreme başarısı, ortam aynı kaldığı sürece, sonucunda, o ortamda adaptasyona yol açar. Bunun sonucunda da evrim oluşur.

Darwin, bu evrimsel adaptasyon mekanizmasını **doğal seçilim** olarak isimlendirmiştir. Çünkü doğal ortam, bir populasyondaki doğal olarak ortaya çıkan değişken özelliklerin çoğalmasını "seçer". **Şekil 1.20**'deki örnek, doğal seçilimin, bir populasyonda renk ile ilgili, kalıtımla geçen değişiklikleri







◄ **Şekil 1.19 Orkide familyasında bütünlük ve çeşitlilik.** Bu üç orkide, ortak bir çiçek teması üzerindeki değişiklikleri göstermektedir. Örneğin, bu çiçeklerin her biri tozlaştırıcı böcekleri cezbeden (çeken) ve tozlaştırıcıların konması için bir platform oluşturan, dudak benzeri bir petale sahiptir.









❶ Değişken kalıtsal özelliklere sahip populasyon

❷ Belirli özellikleri olan bireylerin ortadan kalkması

❸ Yaşayanların üremesi

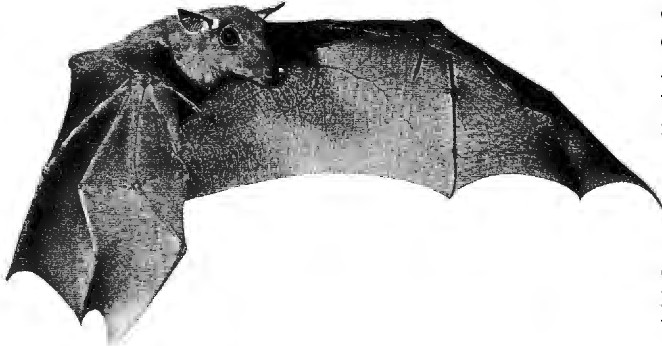
❹ Yaşama ve üreme başarısını arttıran özelliklerin sıklığı artar

▲ **Şekil 1.20 Doğal seçilim.** Bu temsili güve populasyonu, yeni oluşmuş bir yangın sonucunda rengi siyahlaşmış bir toprakta yaşamaktadır. Başlangıçta, populasyonda, bireylerin kalıtıma bağlı renklerinde büyük bir çeşitlilik görülmektedir. Bireylerin rengi, açık gri ile kömür rengi arasında değişmektedir. Güvelerle beslenen aç kuşlar için açık renkli güveleri saptamak çok kolaydır.

nasıl "düzenlediğini" göstermektedir. Doğal seçilimin ürünlerini, çeşitli organizmaların özel yaşam şekillerine ve içinde yaşadıklara ortamlara gösterdikleri mükemmel adaptasyonlarda görebiliriz. **Şekil 1.21**'de gösterilen yarasanın kanatları mükemmel adaptasyon örnekleridir.

Yaşam Ağacı

Şekil 1.21'deki yarasa kanatlarının iskelet yapısını tekrar inceleyelim. Önayaklar aslında uçmaya uyum sağlamışlarsa da, aynı kemiklere, bağlara, sinirlere ve kan damarlarına sahiptirler. Bunların hepsi, insan kollarından, atların önayaklarına ve balinaların yüzgeçlerine kadar diğer uzuvlarda da bulunur. Gerçekten, memelilerin bütün önayakları, ortak bir yapının anatomik varyasyonlarıdır. Bu varyasyonlar, Şekil. 1.19'daki çiçeklerde, orkide temasının altında yatan varyasyonlara benzer. Bu tür akrabalık (benzerlik) örnekleri, canlıların çeşitliliğinde görülen bütünlüğü, Darwin'in, değişimler sonucu ortak bir atadan kökenlenme kavramı ile

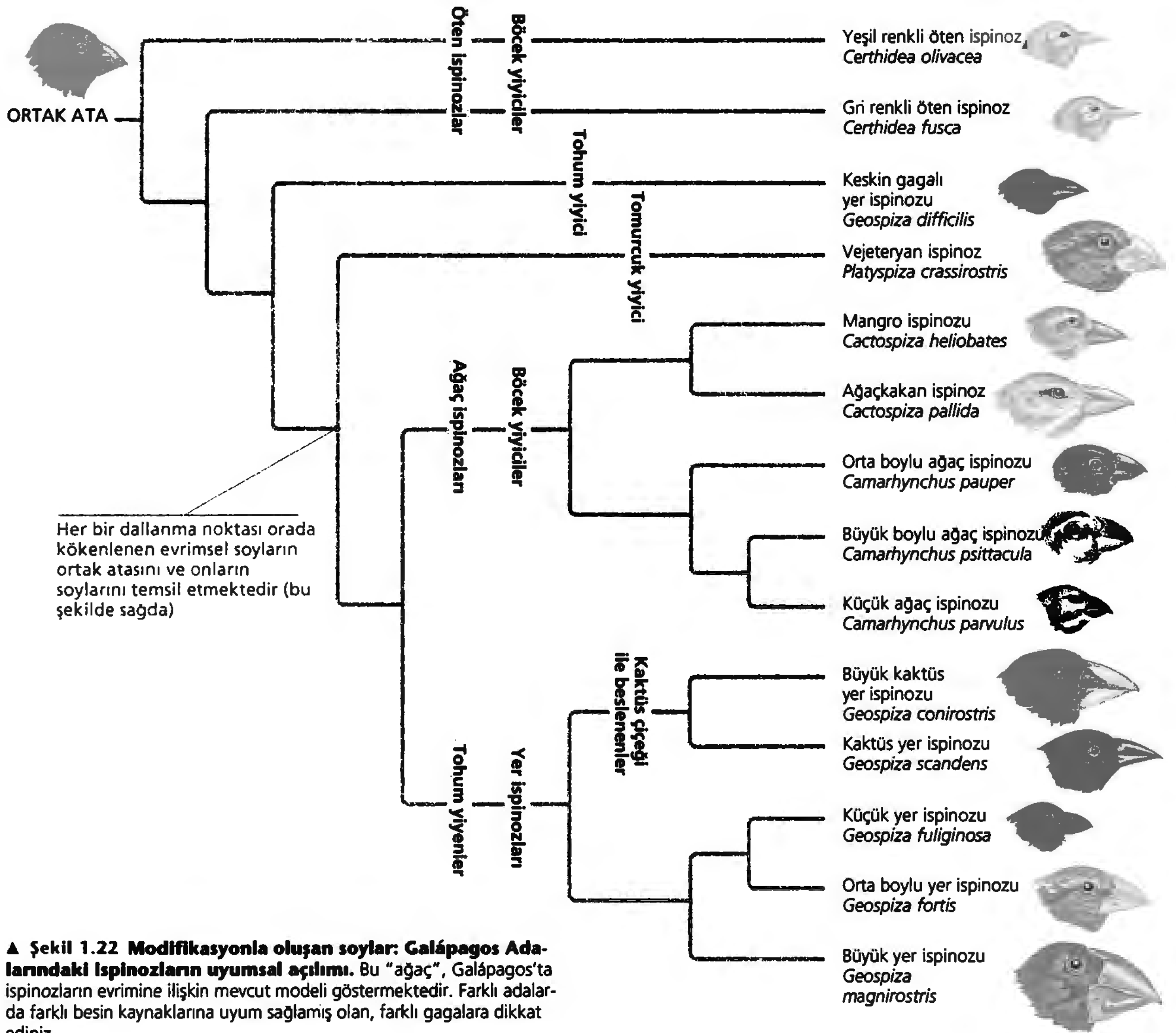


▲ **Şekil 1.21 Evrimsel adaptasyon.** Uçabilen tek memeli olan yarasalar, uzamış "parmaklar" arasındaki ağları bulunan kanatlara sahiptir. Yaşamla ilgili Darwin'ci görüşe göre, bu tür adaptasyonlar doğal seçilim sonucu zamanla mükemmelleşmiştir.

birleştirir. Bu görüşe göre, bir memeli uzvunun anatomik yapısındaki bütünlük, o yapının ortak bir atadan- diğer bütün memelilerin kökenlendiği "prototip" memeli- kalıtımla geldiğini gösterir. Memelilerin ön ayaklarındaki bu çeşitlilik, farklı ortamlarda milyonlarca nesil boyunca iş gören doğal seçilime bağlı değişimler sonucunda gelişmiştir. Fosiller ve diğer kanıtlar, memelilerin ortak bir atadan kökenlendikleri görünüşünün desteklenmesinde anatomik bütünlüğü doğrulamaktadır.

Darwin, doğal seçilimin uzun zaman diliminde oluşan toplam etkisiyle, atasal bir türden iki veya daha fazla yeni tür oluştuğunu ileri sürmüştür. Örneğin, eğer bir populasyon farklı ortamlarda izole olmuş alt populasyonlara parçalanmışsa, bu gerçekleşmektedir. Doğal seçilimin birbirinden ayrı bu alanlarında, bir tür göreceli olarak birden fazla tür şeklinde açılabilir. Bu açılım, coğrafik olarak izole populasyonlar nesiller boyu farklı çevresel koşullara uyum sağladığında, gerçekleşir.

Şekil 1.22'deki 14 ispinoza ait "soy ağacı", yeni türlerin ortak bir atadan adaptasyonla açılımına ilişkin bilinen bir örneği göstermektedir. Darwin, bu kuşları 1835'te, Güney Amerika'nın pasifik kıyılarına 900 kilometre (km) uzaklıktaki Galápagos Adaları'na ziyareti sırasında toplamıştır. Bu nispeten genç, volkanik adalar, Galápagos'ta yaşayan organizmaların çoğu Güney Amerika anakarasında yaşayan türlerle akraba olsalar da, dünyada herhangi bir başka yerde yaşamayan bitki ve hayvan topluluklarını barındırmaktadır. Birkaç milyon yıl önce, volkanik patlama sonucunda Galápagos adaları oluştuktan sonra, ispinozlar olasılıkla, herhangi bir yerden şans eseri takımadalara ulaşmış ortak bir atadan çeşitli adalar üzerinde çeşitlenmişlerdir. (Bir zamanlar, bu ortak atanın, Galápagos'ta yaşayan pek çok organizma gibi anakaradan kökenlendiği, düşünülmüştü, fakat şu an, atasal ispinozun, Batı Hint adalarından- bir zamanlar Galápagos'a şimdi olduğunda daha yakın olan Karayip ada-



▲ **Şekil 1.22 Modifikasyonla oluşan soylar: Galápagos Adalarındaki ispinozların uyumsal açılımı.** Bu "ağaç", Galápagos'ta ispinozların evrimine ilişkin mevcut modeli göstermektedir. Farklı adalarda farklı besin kaynaklarına uyum sağlamış olan, farklı gagalara dikkat ediniz.

lafından- gelmiş oldukları düşünülmektedir.). Araştırıcılar, Darwin'in Galápagos'taki ispinozları toplamasından yıllar sonra, ispinoz kuşları arasındaki akrabalıkları araştırmaya başlamışlardır. İlk olarak anatomik ve coğrafik verileri, sonra da DNA dizilerini karşılaştırmışlardır.

Günümüz biyologları, ağaçları, genellikle Şekil 1.22'deki gibi, yana doğru çevirmiş olsalar da, biyologların kullandıkları evrimsel akrabalık diyagramları genel olarak ağaç şeklindedir. Ağaç şeklindeki diyagramlar anlamlıdır: nasıl ki bir birey, bir soy ağacına benzeyen bir soy kütüğüne sahip ise, her bir tür, yaşam ağacının bir dalını oluşturur. Bu yaşam ağacı en uzak akrabaya kadar uzanır. Galápagos ispinozları gibi birbirlerine çok benzeyen türler, hayat ağacının üzerinde yeni sayılabilecek bir dalda, ortak bir ataya sahiptir. Bununla birlikte, ispinozlar, çok daha eski bir zamanda yaşamış olan bir atanın aracılığıyla, serçeler, şahinler, penguenler ve bütün diğer kuşlarla akrabadırlar. Ve kuşlar, memeliler ve diğer omurgalılar, daha da eski bir ortak ataya sahiptirler. Bütün ökaryotlardaki sillerin benzer yapıda olmaları gibi benzerliklere bakarak, daha geniş ilişkiler görebiliriz (bakınız Şekil 1.16).Yeteri kadar geriye gidilince, sadece 3.5 milyar yıl önce Dünya'da yaşayan tarih öncesi prokaryotların fosillerini görebiliriz. Bu canlıların izlerini kendi hücrelerimizde görmek mümkündür-örneğin, evrensel genetik bilgi gibi. Bütün canlılar, uzun evrimsel geçmişleri ile birbirine bağlıdırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 1.2

1. Bir posta adresi ile biyolojideki hiyerarşik taksonomik sistem arasında ne tür bir benzerlik vardır?
2. "Düzeltme", doğal seçilimin, bir populasyondaki kalıtımla geçebilen özellikler üzerinde iş görmesi için niçin uygun bir benzetmedir, açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kavram 1.2'de görmüş olduğunuz üç domain, yaşam ağacında üç ana dal olarak görülebilir. Bu üç ana daldan ökaryot dalında, Plantae, Fungi ve Animalia olmak üzere, üç alt dal bulunur. Eğer funguslar ve hayvanlar, bu alemlerinin her birinin bitkilerle olan akrabalıklarına göre, - ki son kanıtların bunu kuvvetle desteklemektedir- birbirleriyle daha yakın akraba olsalar ne olurdu? Bu ökaryotik alemler arasında olduğu ileri sürülen ilişkileri sembolleştiren basit bir dal çiziniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **1.3**

Bilim insanları, doğa ile ilgili çalışmalarda gözlemler yapar ve daha sonra hipotezlerini sınarlar

Bilim sözcüğü Latincede "bilmek" anlamına gelir. Bilim, bir öğrenme yoludur-doğal dünyayı anlama yaklaşımı. **Bilim,** kendimiz, diğer yaşam formları ve gezegenimize duyduğumuz merakımız sonucu ortaya çıkmıştır. Anlamaya çalışmak temel içgüdülerimizden biridir.

Bilimin kalbinde **sorgulama** yer alır. Sorgulama, bilgi ve açıklama getirmek için araştırma yapmaktır. Bu sırada sıklıkla özel sorulara odaklanılır. Sorgulama, Darwin'i doğada, türlerin ortamlarına nasıl uyum sağladıkları yanıtını aramaya yöneltmiştir. Ve günümüzde sorgulama, biyolojik bütünlük ve çeşitliliği moleküler düzeyde anlamamıza yardım eden genomik analizin yürütülmesini sağlayan güçtür. Aslında, sorgulayıcı düşünce, biyolojideki bütün gelişmeleri yürüten bir motordur.

Başarılı bilimsel sorgulamanın formülü yoktur. Araştırıcıların sıkı sıkıya izlemeleri gereken bir kural kitabı olan, tek bir yöntem yoktur. Bütün araştırmalarda olduğu gibi, bilim dikkatli planlama, nedenselleştirme, yaratıcılık, işbirliği, rekabet, sabır ve olumsuzlukların üstesinden gelmek için sürekliliğin yanı sıra, zorluklara karşı koyma, macera ve şans öğelerini içerir. Sorgulamanın bu denli çeşitli öğelerinin bulunması, bilimi, çoğu insanın anladığından çok daha az yapılandırmış hale sokmaktadır. Buna rağmen, bilimin, doğayı tanımlama ve açıklamanın diğer yollarından ayıran belirli özellikleri ayrıştırılabilir.

Bilim insanları, bir sorgulama süreci kullanarak, doğal olayın nasıl çalıştığını anlamaya yeltenir. Bu sorgulama süreci, gözlem yapma, mantıklı bir hipotez kurma ve bunları sınanmasını içerir. Sürecin tekrarlanabilir olması gerekir: Bir hipotezin sınanması sırasında yapılan ek gözlemler, yeni bir hipotezin kurulmasına ya da orijinal hipotezin revizyonunu gerektirebilir. Böylece, bilim insanları, doğayı yöneten yasaların en iyi şekilde öngörülmesine giderek daha fazla yaklaşırlar.

Gözlemler Yapmak

Bilim insanları çalışırlarken, dikkatlice yapılan gözlemleri ve verileri analiz ederek, mümkün olduğunca en gerçeklikle doğal yapı ve süreçleri aydınlatırlar. Gözlemler çoğunlukla kendi özelinde değerlidir. Örneğin, bir dizi ayrıntılı gözlem hücre yapısını anlamamızı, diğer bazı gözlemler ise şu an çeşitli türlerin genomuna ilişkin veri tabanının genişlemesini sağlar.

Veri Tipleri

Gözlem, bilgi toplamak için algılarımızın kullanılmasıdır. Bu, algılarımızı arttıran mikroskop gibi araçların doğrudan veya dolaylı yardımıyla yapılır. Kayda alınmış gözlemler **veri** olarak isimlendirilir. Başka bir deyişle, veriler bilimsel sorgulamaya dayalı bilgi öğeleridir.

Veri terimi pek çok insan için sayıları ifade eder. Fakat bazı veriler, sayısal ölçümlerden çok, nitelikseldir. Yani kayıt altına alınmış açıklamalar şeklindedir. Örneğin, Jane Goodall Tanzanya'daki bir ormanda yaptığı arazi çalışması sırasında şempanzelerin davranışı ile ilgili gözlemlerini kaydederken on yıllarca yıl orada kalmıştır (**Şekil 1.23**). Goodall, aynı zamanda, büyük miktarda *sayısal* veri ile hayvan davranışı alanının zenginleşmesini sağlamıştır. Bu veriler genel olarak ölçümler şeklinde kaydedilmiştir. Okulunuzun kütüphanesindeki herhangi bir bilimsel dergiye bir göz attı-



▲ **Şekil 1.23 Jane Goodall, şempanze davranışına ilişkin sayılsa veri toplarken.** Goodall, gözlemlerini çoğunlukla hayvan davranışı skeçleriyle, arazi defterine kaydetmiştir.

ğınızda, tablolar ve grafikler şeklinde düzenlenmiş, pek çok sayısal veri örneği görebilirisiniz.

Tümevarım

Gözlemlerin toplanması ve analiz edilmesi, bir çeşit mantığa dayanan önemli sonuçlara götürebilir. Bu mantık **tümevarım** olarak isimlendirilir. Tümevarım ile çok sayıdaki özel gözlemden genellemeler çıkarabiliriz. "Güneş daima doğudan doğar" buna bir örnektir. Benzer şekilde, " Bütün organizmalar hücrelerden yapılmıştır" bir diğer örnektir. Hücre teorisi olarak isimlendirilen bir teorinin parçası olan ikinci örnek, biyologların çeşitli biyolojik örneklerin hücreleri üzerinde iki yüzyıl boyunca yaptıkları gözlemlere dayanır. Tümevarım ile varılan genelleştirmeler yanında, dikkatlice yapılan gözlemler ve veri analizleri doğayı anlamamızda temel oluşturur.

Hipotez Kurma ve Sınama

Gözlemler ve tümevarım, bizi, o gözlemlerin doğal nedenlerini ve açıklamalarını aramaya teşvik eder. Galápagos Adaları'nda ispinozların çeşitlenmesine *neden olan* nedir? Bir genç bitkinin köklerinin aşağı doğru, yaprakları taşıyan sürgünün ise yukarı doğru büyümesinin *nedenleri* nelerdir? Güneş her zaman doğudan yükselir genellemesinin *açıklaması* nedir? Bilimde bu tür sorgulamalar, genellikle kuramsal açıklamaları, yani hipotezlerin kurulmasını ve bu hipotezlerin sınanmasını gerektirir.

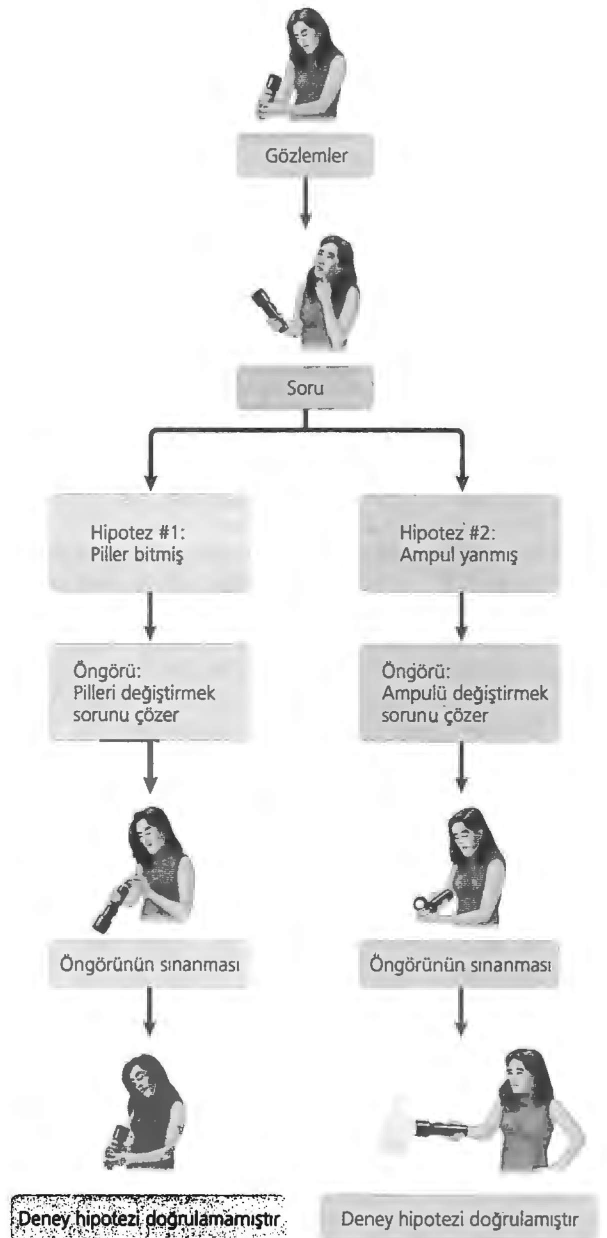
Sorgulamada Hipotezlerin Rolü

Bilimde, bir **hipotez,** iyi kurgulanmış bir soruya verilen geçici bir yanıttır-denemeye bağlı bir açıklama. Hipotez, bir dizi gözlem için yapılan gerçekçi bir açıklama olup, mevcut veri ve tümevarımının yol göstericiliğine dayanır. Bilimsel bir hipotez, ilave gözlemler ya da deneyler yapılarak, test edilebilen öngörülere götürür.

Günlük sorunlarımızın çözümünde hepimiz hipotezler kullanırız. Örneğin, bir kamp yaparken el fenerinizin söndüğünü düşünün. Bu bir gözlemdir. El feneri neden çalışmamaktadır? Deneyimlerimize dayanarak mantıklı iki hipotez ileri sürebiliriz. Bunlardan; 1. El fenerindeki piller bitmiştir; 2. ise ampul yanmıştır. Birbirinin seçeneği olan bu her iki hipotez sizi denemelerle sınayabileceğiniz öngörülere götürecektir. Örneğin, ölü pil hipotezi pillerin değiştirilmesinin sorunu çözeceğini öngörür. Kamp yerindeki bu sorgulama **Şekil 1.24**'te çizimle gösterilmiştir. Kuşkusuz, hipotezler, öngörüler ve deneylerle bir sorunu çözerken, düşünce sürecimizi nadiren bu şekilde parçalara ayırırız. Fakat bilimin doğasına dayanan hipotezler, açık bir şekilde, insanın, deneme yanılmayla, olayları açıklama eğiliminden kökenlenmektedir.

Tümdengelim ve Hipotezlerin Sınanması

Bilimde hipotezlerde kullanılmak üzere, indirgeme olarak isimlendirilen bir çeşit mantık geliştirilmiştir. İndirgeme (tümden gelim), tümevarımın zıttıdır. Hatırlayınız, tümevarım, genel bir sonuca- hipotezlerin kurulmasını besleyen bir süreç- ulaşmak için bir dizi özel gözlemlerden bir mantığın oluşturulmasıdır. **Tümdengelim,** genel olarak, hipotezler geliştirildikten sonra kullanılır ve genelden özele, zıt yönlerden akan mantık içerir. Genel önermelerden özel sonuçlara ilişkin çıkarsamalar yapabiliriz. Bunlar, genel önermelerin doğru olması halinde bekleyebileceğimiz çıkarsamalardır. Eğer bütün organizmalar hücrelerden yapılmış (önerme 1),



▲ **Şekil 1.24 Hipoteze dayalı sorgulama ile ilgili bir kamp yeri örneği.**

ve insanlar organizma iseler (önerme 2), öyleyse insanlar hücrelerden oluşmuşlardır (özel bir durum hakkında tümdengelim yaklaşımı).

Bilimsel süreçte hipotezleri kullanırken, indirgemeler (tümdengelimler), çoğunlukla hipotezin doğru olması halinde edilebilen deneysel veya gözlemsel bulgulara ait öngörülerden şekillenir. Daha sonra, bulguların öngörülen ile uygunluğunu görmek için, deneyler veya gözlemler yaparız. Bu tümdengelimli sınama,"eğer......öyleyse" mantığı şeklindedir. El feneri örneğinde: Eğer pilin bittiği hipotezi doğruysa, eski pilleri yenileriyle değiştirdiğinizde el fenerinin yanması gerekir.

El feneri ile ilgili sorgulama, bilimde hipotezlerin kullanılmasına ilişkin anahtar bir noktayı gösterir: ön gözlemler birden fazla hipotezin kurulmasına yol açabilir. En ideal olanı, olası bütün hipotezleri sınamak için deney tasarlamaktır. Şekil 1.24'te test edilen iki açıklamanın yanında, örneğin, olası diğer pek çok alternatif hipotezden biri, *hem* pillerin *ve* hem de ampulün bozuk olmasıdır. Bu hipotez, Şekil 1.24'te denemenin sonucu hakkında neyi öngörür? Birden fazla şeyin bozuk olduğunu ileri süren bu hipotezi sınamak için ilave olarak ne tür denemeler tasarlardınız?

El feneri senaryosundan bilimsel sorgulama süreci hakkında önemli başka bir ders çıkarabiliriz. Yanık ampul hipotezi en olası açıklama olarak gözükmektedir. Ancak, sınama hipotezimizin sadece doğru olduğunu kanıtlamakla değil, onun doğru olmadığını (yanlış olduğunu) ortadan kaldırmaksızın, desteklemektedir. Belki, basitçe, ilk ampul gevşek olduğundan elektrik teması kesikti ve yeni ampul uygun takılmıştı. Yanık ampul hipotezinin yanlışlığını başka bir deney yaparak gösterebiliriz-ilk ampulü çıkardıktan sonra tekrar dikkatlice yerine takarak. Eğer el feneri hala çalışmıyor ise, ampulün yanmış olduğu hipotezi geçerli olabilir. Fakat deneysel sınamaların hiçbiri, bir kuşku oluşturmaksızın bir hipotezi *destekleyemez*. Çünkü, olası bütün hipotezleri test etmek mümkün değildir. Bir hipotez, diğer alternatif hipotezler sınama yoluyla ortadan kaldırılırken (yanlış olduğunu kanıtlarken), o hipotezin yanlışlığını göstermek için girişilen birden fazla çabanın sonunda kredi kazanır.

Bilimin Yanıtlayabildiği ve Yanıtlayamadığı Sorular

Bilimsel sorgulama doğayı anlamanın güçlü yoludur. Fakat, yanıtlayabildiği soruların tipi sınırlıdır. El feneri hipotezi bilimsel hipotezin önemli iki niteliğini göstermektedir. Bunlardan ilki, bir hipotezin *test edilebilir* olmasıdır; ilgili düşüncenin kontrol edilmesi için bazı yollar olmalıdır. İkincisi, bir hipotezin *yanlışlığı* gösterilebilmelidir; böyle bir düşüncenin aslında doğru olmadığını ortaya koyabilen bazı gözlemler ya da denemeler olmalıdır. El fenerinin çalışmamasının tek nedeninin pillerin bitmiş olması olduğunu öne süren hipotezin yanlışlığı, eski pillerin yenileriyle değiştirilmesi ve el fenerinin hala çalışmadığının bulunmasıyla gösterilebilir.

Hipotezlerin hepsi bilimsel ölçütleri sağlayamaz. Gözle görülemeyen hayaletlerin sizin el fenerinizle muziplik yaptığı şeklindeki bir hipotezin yanlışlığını göstermek için bir deney kuramazsınız! Çünkü bilim, doğal olaylar için doğal açıklamalar gerektirir; bilim, hiçbir zaman, melekler, hayaletler ve iyi ya da olsun, ruhların, fırtınalara, gökkuşağı oluşmasına, hastalıklara ve şifa bulmaya neden olduklarını ne destekleyebilir ne de yanlışlığını ortaya koyabilir. Bu tür doğaüstü açıklamalar bilimin sınırları dışında olup, kişilerin inançları ile ilgili dinsel konulardır.

Bilimsel Yöntemin Esnekliği

Şekil 1.24'teki el feneri örneğinde, *bilimsel yöntem* olarak isimlendirilen, idealleştirilmiş bir süreci izlenmiştir. Bu sürecin elemanlarını bilim insanları tarafından yayınlanan pek çok araştırma makalesinde görebiliriz. Ancak nadiren böylesi yapılandırılmış bir formda görmek mümkündür. "Bilimsel yöntem isimli "ders kitabında" verilen basamak sıralarına çok az sayıda bilimsel sorgulamada sıkı sıkıya sadık kalınır. Örneğin, bir bilimci bir deney tasarlamaya başlayabilir, fakat daha sonra daha fazla ön gözlem gerektiğinin farkına vararak geri döner. Diğer durumlarda, kafa karıştırıcı gözlemler, iyi açıklanmış soruların oluşturulmasını sağlayamaz. Bu durum, diğer araştırmalar, o gözlemleri yeni bir kavrama oturtuncaya kadar geçerlidir. Örneğin Darwin, Galápagos ispinozlarının örneklerini toplamıştır. Fakat doğal seçilim düşüncesinin oluşmaya başlaması, biyologların, o kuşların geçmişine ilişkin anahtar sorular sormaya başlamasından çok uzun süre sonra olmamıştır.

Bunun dışında, bilim insanları bazen yanlış sorular sormakta olduklarının farkına vardıklarında, araştırmalarını yeniden yönlendirirler. Örneğin, yaklaşık 20 yüzyılın başında, şizofreni ve manik-depresif bozukluk (günümüzde bipolar bozukluk) üzerindeki pek çok araştırmada, daha çok bu hastalıkların oluşumunda yaşam deneyimlerinin etkisi üzerinde durulmuştur. Beyindeki belirli kimyasal dengesizliklerin akıl hastalıklarına nasıl katkıda bulunduğu sorusu üzerinde odaklanılınca, hastalığın nedeni ve tedavisi ile ilgili çalışmalardan çok daha fazla verim alınmıştır. Adil olursak, bilimsel sorgulamadaki bu tür sapma ve dönüşlerin, tarihsel açının avantajı ile daha belirgin hale gelmesine teşekkür ederiz.

Sizler açısından bilimsel yöntemin gücünü kullanarak deneyimler kazanmak- örneğin, biyoloji dersinizde bilimsel yöntemi bazı laboratuvar sorgulamalarında kullanarak- önemli olmakla birlikte, basmakalıp bilimden de uzak durmak gerekir.

Bilimsel Sorgulamada Bir Olgu Çalışması: Yılan Populasyonlarında Mimikrinin Araştırılması

Şimdiye kadar bilimsel sorgulamanın anahtar özelliklerinin altını çizmiş olduğumuzdan–gözlemler yapmak ve hipotezler oluşturup onları sınamak- gerçek bir bilimsel araştırmaya ait bir olgu çalışmasında bu özellikleri ayırt edebilirsiniz.

Hikaye, bir dizi gözlem ve tümevarımsal genellemeler ile başlar. Pek çok zehirli hayvan parlak renklidir. Bu renkler genellikler zeminin zıttı olan ayırt edici özellikler taşırlar. Bu durum, *uyarıcı renklenme* olarak isimlendirilir. Çünkü bu renklenme, tehlikeli türlerin potansiyel avcılar tarafından görülmelerini sağlar. Fakat aynı zamanda, bu renklenmenin

taklitleri de vardır. Bu taklitçiler zehirli gibi görünseler de, aslında zararsızdırlar. Bu gözlemlerden sonra ortaya çıkan soru şudur: Bu tür bir mimikrinin işlevi nedir? Bu soruya karşı geliştirilen mantıklı bir hipotez, kandırmanın evrimsel bir adaptasyon olduğudur. Bu evrimsel adaptasyon, zararsız hayvanların diğerleri tarafından avlanma riskini azaltır. Çünkü avcılar bu hayvanları zehirli sanırlar. Bu hipotez ilk olarak 1962'de İngiliz bilim insanı Henry Bates tarafından ortaya atılmıştır.

Ne denli açık gözükürse gözüksün, özellikle arazi denemeleriyle bu hipotezi sınamak zordur. Fakat, 2001'de North Carolina Üniversitesi biyologlarından David ve Karin Pfennig, William Harcombe isimli bir lisans öğrencisiyle, Bates'in mimikri hipotezini denemek için, basit, fakat zekice bir dizi arazi çalışması tasarladılar. Bu ekip Kuzey ve Güney Carolina'da yaşayan yılanlar arasında bir mimikri olgusunu araştırdılar (**Şekil 1.25**). Doğu mercan yılanı olarak isimlendirilen bir zehirli yılan, avcıları uyaran renklere sahipti: büyük, birbirini izleyen halka şeklinde kırmızı, sarı (veya beyaz) ve siyah (*Zehirli* kelimesi, zehirli bir tür, ısırarak ya da sokarak aktif bir biçimde zehrini akıttığında kullanılır). Avcılar mercan yılanlarına nadiren saldırırlar. Avcıların bu savuşturma davranışını deneme yanılma yoluyla öğrenme olasılıkları düşüktür. Çünkü bir mercan yılanıyla ilk karşılaşma genellikle ölümle sonuçlanır. Mercan yılanlarının yaşadığı bölgelerde, doğal seçilim sonucu, mercan yılanının renklenmesine karşı içgüdüsel olarak savuşturma refleksini kalıtsal olarak kazanmış avcıların sıklığı artmıştır. Kırmızı kral yılanı olarak isimlendirilen zehirsiz bir yılan, bu mercan yılanlarının halka şeklindeki renklerini taklit eder.

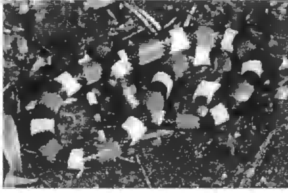
Her iki tip yılan da Carolina'da yaşar. Fakat kral yılanlarının yayılış alanları mercan yılanlarının yaşamadığı bölgelere de uzanır (bakınız Şekil 1.25). Yılanların coğrafik dağılımı, mimikri hipotezi ile ilgili kilit özellikteki bir öngörüyü sınama imkanı vermiştir. Uyarı renkleri taşıyan yılanlara karşı savunma refleksinin, sadece zehirli mercan yılanlarının yaşadığı bölgelerdeki avcı populasyonlarında görülmesi beklenir. Bu nedenle, mimikrinin, kral yılanlarını *sadece mercan yılanlarının yaşadığı bölgelerde* avcılara karşı koruması gerekir. Mimikri hipotezine göre, mercan yılanlarının uyarıcı renklerine uyum sağlamış avcılar, mercan yılanlarının bulunmadığı bölgelerdeki avcıların saldırı sıklığına göre, kral yılanlarına daha az sıklıkla saldıracaklardır.

Taklit Yılanlarla Yapılan Arazi denemeleri

Bu öngörüyü sınanmak için, Harcombe, plastik ile kaplı tellerden yüzlerce yapay yılan yapmıştır. Araştırıcı, iki tip taklit yılan üretmiştir: kral yılanlarından oluşan kırmızı, siyah ve beyaz halka özelliği taşıyan bir *deney grubu* ve karşılaştırma yapmak için düz kahverengi taklit yılanlardan oluşan bir *kontrol* grubu (**Şekil 1.26**).

Araştırıcılar, iki tip yılandan eşit sayıda bireyi, mercan yılanlarının bulunmadığı bölgeler dahil, baştan başa Kuzey ve

Kırmızı kral yılanı (zehirsiz)



Anahtar

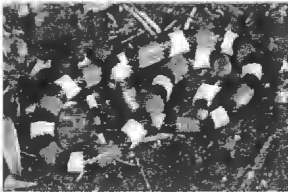
Sadece kırmızı kral yılanının yaşadığı bölge

Kırmızı kral yılanı ve doğunun mercan yılanının birbiriyle örtüşen alanları





Doğu mercan yılanı (zehirli)



Kırmızı kral yılanı (zehirsiz)

▲ **Şekil 1.25 Zehirli bir yılan ile onu taklit eden yılanın coğrafik alanları.** Kırmızı kral yılanı (*Lampropeltis triangulum*), doğu zehirli mercan yılanının (*Micrurus fulvius*) uyarıcı (*ikaz edici*) renklenmesini taklit eder.



(a) Taklit kral yılanı



(b) Saldırıya uğramış olan kahverengi yapay yılan

▲ **Şekil 1.26 Mimikri hipotezini sınamak için arazi denemelerinde kullanılan yapay yılan.** Bir ayı tarafından ısırılmış kahverengi yapay yılan **(b).**

Güney Carolina'ya yerleştirmişlerdir. Dört hafta sonra, taklit yılanları yeniden toplamışlar ve ısırık ya da yırtıkları inceleyerek kaç adet yılanın saldırıya uğradığını kaydetmişlerdir. En yaygın avcıların kurtlar, çakallar ve rakunlar olduğu belirlenmekle birlikte, siyah ayıların da yapay yılanlara saldırdıkları gözlenmiştir (bakınız Şekil 1.26b).

Bu bulgular mimikri hipotezini doğrulamaktadır. Halkalı yapay yılanlar, kahverengi yapay yılanlara göre, sadece zehirli mercan yılanlarının yaşadığı coğrafik bölgede avcılar tarafından daha az saldırıya uğramışlardır. Araştırmaların gerçekleştirildiği arazi çalışmaları **Şekil 1.27**'de özetlenmiştir. Bu şekil, aynı zamanda biyolojide bilimsel sorgulama ile ilgili diğer örneklere ilişkili olarak kitabımızda kullanacağımız bir formatı da içermektedir.

Deneysel Kontroller ve Tekrarlanabilirlik

Yılan mimikri deneyi, **kontrollü bir deney** örneğidir. Kontrollü bir deney, bir deney grubunu (bu örnekte yapay kral yılanları) bir kontrol grubu (kahverengi yapay yılanlar) ile karşılaştırmak için tasarlanır. Deney ve kontrol grupları, birlikte, hipotezi sınamak için tasarlanan denemede sadece tek bir faktör yönünden farklılık gösterirler bu örnekte, yılanların renklerinin avcı davranışı üzerindeki etkisi. Araştırıcıların, kontrol grubu olmaksızın, yapay mercan yılanlarına karşı, daha sık saldırıya neden olan diğer faktörleri- avcıların farklı sayıda olmaları ya da farklı denemenin yapıldığı farklı alanlarda sıcaklığın farklı olması gibi- ortadan kaldırmaları mümkün olamayacaktı. Akıllıca tasarlanan deney ile, mercan yılanlarının bulunduğu bölgede yapay yılanlara yapılan daha az sayıdaki saldırının tek nedeni olarak, geriye sadece renklenme bırakılmıştır. Bu denemede, yapay kral yılanlara yapılan saldırının mutlak sayısı değil, o sayılar arasındaki ve kahverengi yılanlara yapılan saldırının sayısı arasındaki fark belirlenmiştir.

Kontrollü deney teriminin, bilim insanlarının, test edilen tek değişken dışındaki her şeyi sabit tuttukları anlamına geldiğinin düşünülmesi, genel bir yanılgıdır. Arazi çalışmasında bu imkansızdır. Hatta çok iyi düzenlenmiş koşullara sahip laboratuvar ortamlarında bile bu çok gerçekçi değildir. Araştırıcılar, genellikle "istenmeyen" değişkenleri, ortamda düzenleme yaparak ortadan kaldırmak yerine, o değişkenlerin etkilerini kontrol grupları kullanarak dengelerler.

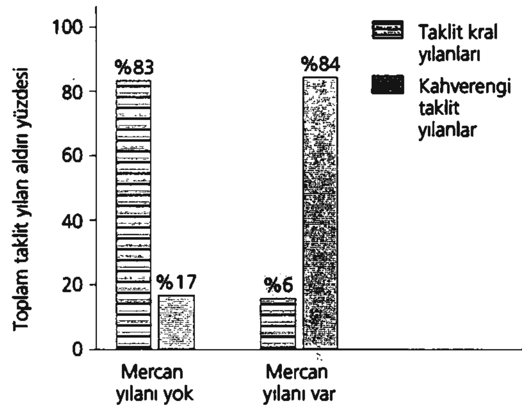
Bilimin diğer bir özelliği, gözlemlerin ve deneysel sonuçların tekrarlanabilir olmasıdır. Doğrulanmayan gözlemler ilginç ya da hatta eğlenceli olabilir. Fakat bilimsel sorgulamada kanıt olarak sayılmaz. Süpermarket ilanlarının başlıkları, insanların nadiren bir köpek başı olarak dünyaya geldikleri ve sınıftaki bazı arkadaşlarınızın dünya dışı varlıklar olduklarına sizi inandırabilir. Kanıtlanmamış şahitlikler ve bilgisayarların çizdiği resimler gülünç olabilir, fakat inandırıcı değildir. Bilimde, gözlemler ve deneylerden elde edilen kanıtlar, ancak tekrarlandıklarında da aynı sonucu verdiklerinde, inandırıcıdırlar. Carolina'da mercan yılanlarını ince-

▼ **Şekil 1.27** **SORGULAMA**

Zehirli mercan yılanlarının varlığı onları taklit eden kral yılanları üzerinde avlanmanın hızlarını etkiler mi?

DENEY David Pfennig ve arkadaşları mimikri hipotezini test etmek için yapay yılanlar yapmışlardır: mimikri hipotezine göre, kral yılanları sadece mercan yılanlarının yaşadığı bölgelerde zehirli mercan yılanlarının uyarı renklerini taklit ederek bundan avantaj sağlarlar. Araştırıcılar, arazide, yarısı iki yılanın birlikte yaşadığı, diğer yarısı ise mercan yılanlarının bulunmadığı, 14 farklı istasyona eşit sayıda taklit (yapay) kral yılanı (deney grubu) ve kahverengi taklit (yapay) yılanı (kontrol grubu) yerleştirmiştir. Dört haftanın sonunda taklit yılanlar toplanmış ve yılanlar üzerindeki diş ve ısırık izlerine göre avlanma sayısı tablo haline getirilmiştir.

BULGULAR Mercan yılanlarının yaşamadığı alanlardaki istasyonlarda, saldırıların çoğu yapay kral yılanlarına, mercan yılanların bulunduğu yerlerde ise, saldırıların çoğu kahverengi yapay yılanlara yapılmıştır.



SONUÇ Arazi çalışması, mercan yılanlarını taklit etmenin, sadece mercan yılanlarının bulunduğu bölgelerde etkili olduğu öngörüsünü çürütmeksizin, mimikri hipotezini desteklemiştir. Bu denemede alternatif bir hipotez de test edilmiştir: o da, avcıların genel olarak parlak renkli, halka desenli bütün yılanlardan kendilerini sakındıklarıdır. Elde edilen bulgular bu hipotezi doğrulamamıştır. Bu verilere göre, mercan yılanlarının bulunmadığı bölgelerde, halka şeklindeki renkler avcıları savuşturamamıştır. (Taklit yılanlar o bölgelerde daha sıklıkla saldırıya uğramışlardır. Çünkü taşıdıkları parlak renkler, kahverengi taklitlerine göre, onların daha fazla görülmelerine neden olmuştur).

KAYNAK D. W. Pfennig, W. R. Harcombe, and K. S. Pfennig, Frequency-dependent Batesian mimicry, *Nature* 410:323 (2001).

SORGULAMA EYLEMİ *Sorgulama Eylemi: Bilimsel Makalelerin Yorumlanması* isimli orijinal makaleyi okuyup analiz ediniz.

(MB) Mastering Biyoloji'de ilgili Deneysel Sorgulama Ödevini inceleyiniz.

EĞER ÖYLE İSE? Eğer avcılar Carolina'nın her yerinde, parlak renkli ve halka desenli bütün yılanlardan kendilerini sakınsa idi, bu denemeden nasıl bir sonuç elde edilmesini beklerdiniz?

leyen bilim insanları, bu deneylerini Arizona'da ki mercan yılanlarının ve kral yılanlarının farklı türleriyle tekrarladıklarında benzer bulgular elde etmişlerdir.

Bilimde Teoriler

"O sadece bir teori!" Her gün kullandığımız teori terimi test edilmemiş bir söylentiyi ifade eder. Fakat teori teriminin bilimde farklı bir anlamı vardır. Bilimsel bir teori nedir? Bir hipotez veya önemsiz bir spekülasyondan farkı nedir?

Birincisi, bilimsel bir teorinin ilgi alanı bir hipotezinkinden daha geniştir. Bu bir hipotezdir: Zehirli yılanların renklerini taklit etmek zehirsiz yılanları avcılardan koruyan bir adaptasyondur." Fakat bu ise bir teoridir. "Evrimsel adaptasyonlar doğal seçilim sonucu ortaya çıkarlar". Darwin'in doğal seçilim teorisi, mimikri dahil, çok sayıdaki çeşitliliği açıklar.

İkincisi, bir teori, test edilebilen pek çok yeni, özel hipotezi yan ürün yapmak için genelde yeterlidir. Örneğin, doğal seçilim teorisi, Prinseton Üniversitesi'nden iki araştırıcıyı, Peter ve Rosemary Grant'ı, Galápagos ispinozlarının gagalarının mevcut besin çeşidindeki değişikliklere yanıt olarak evrildikleri hipotezini sınamaya teşvik etmiştir. (bu çalışmanın sonuçları, araştırıcıların hipotezlerini doğrulamıştır; bakınız s.469.)

Ve üçüncüsü, herhangi başka bir hipotez ile karşılaştırıldığında, bir teori çok daha fazla bulgu tarafından desteklenir. Bilimde geniş kabul gören bu tür teoriler (doğal seçme teorisi gibi) çok çeşitli gözlemi açıklar ve bol miktarda kanıtla desteklenir; aslında teorilerin incelenmesi, bu teorilerin doğurduğu özel, çürütülebilir hipotezlerin test edilmesiyle sürer.

Bilim insanları, yaygın kabul gören bir teoriyi destekleyen çok sayıda kanıta rağmen, yeni araştırma yöntemleri teoriyle uygunluk göstermeyen sonuçlar ortaya çıkarınca, bazen teorileri değiştirmeli veya hatta reddetmelidir. Örneğin, bakterileri ve arkeleri birlikte, prokaryotların bir alemi olarak sınıflandıran biyolojik çeşitlilik kuramı, hücreleri ve molekülleri karşılaştıran yeni yöntemler, bu teoriye dayalı olarak, organizmalar arasındaki bazı kuramsal ilişkilerin sınamasını sağlayınca, aşınmaya başlamıştır. Eğer bilimde "gerçek" varsa, o gerçek, mevcut kanıtın ağır basmasına dayalı olarak, koşullara bağlıdır.

KAVRAM KONTROLÜ 1.3

1. Tümevarım ile tümden gelimi karşılaştırınız.
2. Yılan mimikri deneyinde değişken nedir?
3. Doğal seçilim neden bir teori olarak isimlendirilir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Yılanlarda mimikri çalışmasını, her iki tip yılanın yaşamadığı Virginia'daki bir bölgeye genişlettiğinizi varsayın. Çalışma alanınızda ne tür bulgular elde etmeyi beklerdiniz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 1.4

Bilim, işbirliği yapma yaklaşımından ve farklı görüşlerden yararlanır

Filimler ve karikatürler bazen bilim insanlarını izole laboratuvarlarda çalışan yalnız kimseler olarak gösterirler. Aslında, bilim yoğun bir sosyal etkinliktir. Bilimcilerin çoğu, genellikle lisans ve lisansüstü öğrencilerin de yer aldığı ekiplerde çalışırlar (**Şekil 1.28**). Ve iyi bir konuşmacı olmak, bilimde başarılı olmaya yardım eder. Araştırmadan elde edilen bulgular, seminerler, yayınlar ve web siteleri aracılığı ile toplumla paylaşılıncaya kadar etki yapmaz.

Başkalarının Çalışması Üzerine İnşa Etme

Büyük bilim insanı Sir Isaac Newton, bir zamanlar: bütün doğayı açıklamak herhangi bir insan veya herhangi bir yaştaki biri için zor bir iştir. ' küçük de olsa doğru ve kesin bir şey yapmak çok daha iyidir, gerisini sizden sonra gelenlere bırakın....." Doğanın nasıl çalıştığını merak ederek bilim insanı olan herhangi bir kişinin, diğerleri tarafından daha önce elde edilen bulguların oluşturduğu zengin hazineden yararlanacağı kesindir.

Aynı alanda çalışan bilim insanları, diğerlerinin açıklamalarını kontrol eder. Bunu, çoğunlukla gözlemleri doğrulamak için ya da deneyleri tekrarlayarak yapar. Eğer deneysel bulgular aynı alanda çalışan meslektaşları tarafından tekrarlanmaz ise, bu bir başarısızlık olup, yapılan ilk açıklamadaki önemli bazı zayıf yanları gösterir. Bu nedenle, ilk yapılan açıklamanın tekrar gözden geçirilmesi gerekir. Bu açıdan, bilim kendi güvenliğini sağlar. Bulguların rapor edilmesinde yüksek profesyonel standartlara bağlı kalınması, bilimsel uğraşıda esastır. Hepsinin dışında, deneysel verilerin geçerliliği, daha sonra yapılacak araştırmaların tasarlanmasında kilit özellik taşır.

Aynı araştırma konusu üzerinde birden fazla araştırıcının çalışması doğaldır. Bazı bilim insanları önemli bir keşif ya da kilit özellikteki bir deneyde ilk olmak için, meydan okumadan hoşlanırlar. Buna karşın diğerleri, aynı problem üzerinde çalışan meslektaşları ile işbirliği yapmaktan daha büyük bir mutluluk duyarlar.



▲ **Şekil 1.28 Sosyal bir süreç olarak bilim.** Laboratuvar toplantılarında, laboratuvar çalışanları verileri yorumlar, deneyleri tartışır ve bilimsel sorgulamanın daha sonraki evreleri için planlar yapar.

Bilim insanlarının, aynı organizmayı kullandıklarında, işbirliği yapmaları kolaylaşır. Bu organizma genellikle **model bir organizmadır**- laboratuarda kolay büyüyebilen ve araştırılan sorulara iyi katkı yapan bir tür. Bütün organizmalar evrimsel olarak akraba olduklarından, bir model organizmadan çıkarılan dersler genellikle yaygın kabul görür. Örneğin, Sirke sineği, *Drosophila melanogaster* ile yapılan genetik çalışmalar, insanlar dahil, diğer türlerde genlerin nasıl çalıştığı konusunda bilgiler sağlamıştır. Hardal bitkisi *Arabidopsis thaliana*, toprak solucanı *Caenorhabditis elegans*, zebra balığı *Danio rerio*, sıçan *Mus musculus* ve bakteri *Esherichia coli*, diğer popüler model organizmalardır. Bu kitapta görmüş olduğunuz gibi, bu ve diğer model organizmalar, canlılar üzerindeki araştırmalara büyük katkılar yapmışlardır.

Biyologlar ilginç sorulara farklı açılardan varabilirler. Bazı biyologlar ekosistemler üzerinde odaklanırlarken, diğerleri doğal olayları organizma ya da hücre düzeyinde çalışabilirler. Bu kitap, biyolojiye farklı açılardan bakan ünitelere ayrılmıştır. Fakat herhangi bir problem, aslında birbirinin tamamlayıcısı olan, çeşitli açılardan yanıtlanabilir.

Biyoloji eğitimine yeni başlamış bir öğrenci olarak, biyolojiden, biyolojinin farklı düzeyleri arasında bağlantı kurarak, yararlanabilirsiniz. Bazı konuların farklı ünitelerde tekrar tekrar işlendiğini anlayarak bu becerinizi geliştirebilirsiniz. Orak hücre hastalığı buna örnektir. Bu hastalık, Afrika yerlileri ve diğer sıcak iklimli bölgelerde yaşayanlar ve bu soylardan gelenler arasında genetik özelliği iyi bilinen bir hastalıktır. Bu kitapta diğer düzeylerde de ele alınan diğer bir konu, küresel iklim değişikliğidir. Daha önce bu bölümde Küresel iklim değişikliğinden söz etmiştik. Orak hücre hastalığı ve küresel iklim değişikliği, her seferinde yeni bir düzeyde olmak üzere, bu kitabın bazı ünitelerinde ele alınmıştır. Tekrarlanan bu konuların, büyük resmi aklınızda tutmanızı sağlayarak, öğrendiğiniz materyali bütünleştirmenizi ve biyolojiye olan sevginizi arttırmasını ümit ediyoruz.

Bilim, Teknoloji ve Toplum

Biyoloji camiası, büyük ölçüde zamanın kültürel ortamına katıştırılmış, toplumun bir parçasıdır. Bazı bilim filozofları, bilim insanlarının kültürel ve politik değerlerden çok fazla etkilendiklerini ve dolayısıyla bilimin doğayı anlamanın diğer yollarından daha fazla objektif olamayacağını ileri sürerler. Bilimsel teoriler hakkında konuşan diğer uçtaki insanlar ise, bilimsel teorilerin doğaya ilişkin insan yorumları olmaktan çok, doğa yasaları olduğunu belirtir. Bilimin gerçekliği, olasılıkla, bunların ikisi arasındadır-nadiren tam olarak objektifliktir; fakat gözlemlerin ve deneylerin tekrarlanabilir, hipotezlerin sınanabilir ve çürütülebilir olduğu beklendiğinden, sürekli olarak incelenir.

Bilimin toplum ile ilişkisi, bu resme teknoloji de eklenince, daha çok belirginleşir. Her ne kadar bilim ve teknoloji, bazen benzer sorgulama özelliklerini kulanırsa da, temel amaçları farklıdır. Bilimin amacı doğal bir olayı anlamaktır. Bunun aksine, **teknoloji** genel olarak bilimsel bilgiyi bazı özel amaçlar için *uygular*. Biyologlar ve diğer bilim insanları çoğunlukla "keşiflerden" söz ederken, mühendisler ve diğer teknologlar genellikle "icatlardan" söz ederler. Ve bu icatlardan, o teknolojiyi yaptıkları araştırmalarda kullanan araştırıcılar da yararlanır. Dolayısıyla, bilim ve teknoloji birbirine bağımlıdır.



▲ **Şekil 1.29 DNA teknolojisi ve suçun işlendiği yerin araştırılması.** 2008'de, bir suç mahallinden alınan DNA örneklerinin adli tıpta araştırılması sonucunda, işlemediği bir tecavüz suçu nedeniyle 27 yıl hapis yattıktan sonra, Charles Chatman serbest bırakılmıştır. Bu fotoğrafta, mahkumiyeti bittikten sonra Charles Chatman, Hakim John Creuzot Mr. Chatman'a sarılmaktadır. Adli tıpta DNA analizi yapılması Bölüm 20'de anlatılacaktır.

Bilim ve teknolojinin kuvvetli birlikteliğinin toplum üzerinde çok büyük etkileri vardır. Bazen, çok yararlı sonuçlar doğuran temel araştırmaların uygulamaları, bilimsel araştırmalar sırasında tamamen hiç beklenmedik gözlemlerden ortaya çıkar. Örneğin, 60 yıl önce, Watson ve Crick tarafından DNA'nın yapısının keşfi ve daha sonra DNA ile ilgili bilimsel gelişmeler DNA'yı değiştirme teknolojilerinin önünü açmıştır. Bu bulgular, tıp, tarım ve adli tıp gibi uygulamalı alanlarda değişikliğe neden olmuştur (**Şekil 1.29**). Belki de, Watson ve Crick, günün birinde, buluşlarının önemli uygulamaları olacağını öngörmüş olabilirlerdi. Fakat bu uygulamaların hepsini öngörmeleri mümkün değildi.

Teknolojinin aldığı yön, temel bilimi sürükleyen meraktan çok, o zaman diliminde yaşayan insanlarının ve sosyal çevrenin gereksinim ve isteklerine bağlıdır. Teknoloji konusundaki görüş ayrılıkları, daha çok, *" onu yapabilir miyizden çok" " onu yapmalı mıyız"* üzerinde yoğunlaşmaktadır. Teknolojideki gelişmeler, farklı seçimleri beraberinde getirmektedir. Örneğin, belirli bir kişinin kalıtsal hastalık genlerine sahip olup olmadıklarını bulmak için DNA teknolojisini kullanmak hangi koşullar altında kabul edilebilir bir durumdur? Bu tür deneylerin her zaman gönüllülük esasına dayanması gerekir mi ya da genetik testlerin zorunlu olması gereken durumlar var mıdır? Sigorta şirketleri ve işverenler, diğer pek çok kişisel sağlık bilgisine sahip oldukları gibi, bu

bilgilere de erişmeli midirler? Bireylerin genomlarının gen dizileri daha çabuk ve ucuza analiz edildikçe, bu tür sorular aciliyet kazanacaktır.

Bu tür etik konusu soruların bilim ve teknoloji ile olduğu kadar, politik, ekonomik ve kültürel değerleri ilgilendiren yönü de vardır. Bütün yurttaşlar- sadece bilim insanları değil- bilimin ne iş gördüğü ve teknolojinin risk ve yararları konusunda bilgilendirme sorumluluğuna sahiptir. Bilim, teknoloji ve toplum arasındaki ilişkiler herhangi bir biyoloji dersinin önemini ve değerini arttırmaktadır.

Bilimde Farklı Görüşlerin Değeri

İnsan toplumu üzerinde en büyük etkiye sahip olan teknolojik yeniliklerin çoğu, farklı kültürlerden oluşan değerli bir karışımının yeni görüşler ortaya attığı ticaret yolları üzerindeki yerleşimlerde ortaya çıkmıştır. Örneğin, bilginin bütün topluma yayılmasına yardım etmiş olan ve sonuçta elinizdeki kitabın oluşmasını sağlayan matbaa, 1440'larda Alman Johannes Gutenberg tarafından bulunmuştur. Bu buluş, kağıt ve mürekkep dahil, Çin'deki bazı teknolojik yeniliklere dayanır. Kağıt, Çin'den Bağdat'a, ticaret yolları boyunca taşınmış ve kağıdın kütlesel üretimi için gerekli teknoloji Bağdat'ta geliştirilmiştir. Bu teknoloji daha sonra, Gutenberg tarafından yağ bazlı boyaya dönüştürülmüş olan su bazlı mürekkebin Çin'den Avrupa'ya geçmesi gibi, Avrupa'ya geçmiştir. Matbaa makinesi için, farklı kültürlerin karşılıklı etkileşimine teşekkür etmeliyiz. Aynısı, diğer önemli buluşlar için de geçerlidir.

Bilim, benzer hatlar boyunca, bilim yapan kişilerin temel bilgileri ve görüşlerinin çeşitliliğinden yararlanır. Fakat, cinsiyet, ırk ve diğer özelliklere göre, bir toplumdaki bilim insanları nasıl çeşitlilik gösterirler?

Bilim camiası, büyük ölçüde, kültürel standartları ve toplumun davranışını yansıtır. Bu nedenle son yıllara kadar, kadınlar ve bazı azınlıklar dünya genelinde pek çok ülkede profesyonel bilim insanı olma konusunda büyük engellerle karşılaşmıştır. Son 50 yılda, kariyer seçimleri konusunda değişen eğilimler, biyolojide ve diğer bilimlerde kadın oranını arttırmıştır. Bunun sonucunda şu an biyoloji lisans eğitimi alanlar ve bu alanda doktora yapanların yarısı kadınlardan oluşmaktadır. Ancak, meslekte daha yukarı düzeylere çıkıldıkça, bu oran düşmektedir. Kadınlar ve de diğer pek çok etnik grup, pek çok bilim dalında hala az temsil edilmektedir. Çeşitlilikteki bu eksiklik bilimin gelişmesini engellemektedir. Masada daha fazla ses çıkması, daha güçlü, değerli ve verimli bir bilimsel etkileşimin önünü açacaktır. Bu kitabın yazarları, bu çok heyecan verici ve eğlenceli bilim alanı olan biyolojiden mutluluk duymanızı ve hoşnut kalmanızı umarak, biyoloji camiasındaki bütün öğrencilere hoş geldiniz der.

KAVRAM KONTROLÜ 1.4

1. Bilim teknolojiden nasıl farklılık gösterir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Orak anemisi hastalığına neden olan bir gen, Amerika Birleşik Devletleri'nde yaşayan Afrikalı çocuklara göre, Sahra Afrika'sında yaşayanlarda daha sık görülür. Bu genin varlığı, Sahra Afrika'sında yaygın, ciddi bir hastalık olan sıtmaya karşı bir ölçüde koruma sağlar. İki bölgenin insanlarına ait oranlardaki farklılığın nedenini açıklayan evrimsel bir süreci tartışınız.

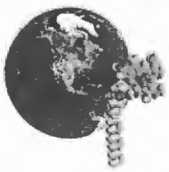
Önerilen yanıtlar için, EK A'ya bakınız.

1 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 1.1

Bu kitabın konuları biyolojinin farklı alanları arasında bağlantılar kurar (ss.2-11)



• **Konu: Biyolojik hiyerarşide her bir düzeyde yeni özellikler ortaya çıkar**
Canlılarda hiyerarşi aşağıdaki gibi ortaya çıkar: Biyosfer > ekosistem > komünite > populasyon > organizma > organ sistemi > organ > doku > hücre > organel > molekül > atom. Atomlardan yukarı çıkıldıkça, yeni özellikler ortaya çıkar. Bu özellikler, her bir basamakta daha alt düzeylerdeki elemanlar arasındaki ilişkilerin bir sonucudur. İndirgeme olarak isimlendirilen bir yaklaşımda, karmaşık sistemler, çalışılması daha kolay olan daha küçük öğelere ayrılır Sistem biyolojisinde, bilim insanları sistemin kısımları arasındaki ilişkilerin araştırılmasına dayalı olarak, bütün biyolojik sistemlerin dinamik davranışını modellemeye çalışır.



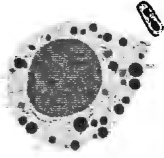
• **Konu: Organizmalar, diğer organizmalar ve çevreleriyle etkileşirler.**
Bitkiler topraktan besin maddelerini, havadan kimyasalları alır ve güneş enerjisini kullanırlar. Bitkiler ve diğer organizmalar arasındaki ilişkiler, bir ekosistemde besin maddelerinin dolaşımını sağlar. Küresel iklim değişikliği, insanın çevresi ile etkileşimlerinin zararlı sonuçlarından biridir. Fosil yakıtların yakılması ve atmosferde CO_2 derişiminin giderek artması, küresel iklim değişikliğinin nedenidir.



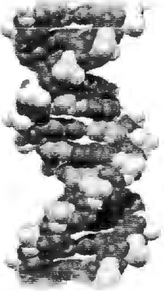
• **Konu: Canlılar, enerjinin aktarılmasına ve dönüşümüne gereksinim duyarlar**
Enerji, bir ekosistemden akar. Bütün organizmaların enerji gerektiren iş yapmaları gerekir. Güneş ışığından gelen enerji üreticiler tarafından kimyasal enerjiye dönüştürülür. Bu kimyasal enerji daha sonra tüketicilere geçirilir.



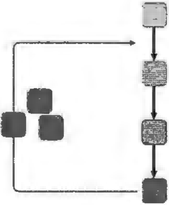
- **Konu: Yapı ve işlev, biyolojik organizasyonun bütün düzeylerinde etkileşirler**
Biyolojik bir yapının şekli, yapının işlevine, o işlev de o yapının şekline uygunluk gösterir.



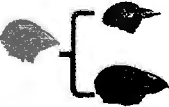
- **Konu Hücre, bir organizmanın yapı ve işlevinin temel birimidir**
Hücre, canlılık için gereken bütün aktiviteleri gerçekleştirebilen organizasyon düzeylerinin en alt düzeyinde yer alır. Ökaryotik hücreler, DNA içeren çekirdek dahil, zarla kuşatılmış organelleri içerirler. Prokaryotik hücrelerde bu tür organeller bulunmaz.



- **Konu: DNA formundaki, kalıtımla geçen bilgi yaşamın sürekliliğini sağlar**
Genetik bilgi, DNA'nın nükleotid dizilerinde kodlanır. Ebeveynden yavrulara kalıtım bilgisini DNA geçirir. DNA dizileri bir hücrenin protein üretimini programlar. Bunun için, DNA dizilerinin içerdiği bilgi ilk olarak transkripsiyonla RNA'ya ve daha sonra translasyonla özel proteinlere geçirilir. Bu işlem **gen ifadesi (ekspresyonu)** olarak isimlendirilir. Genin ifade olması sonucunda ayrıca farklı RNA'lar da oluşur. Bu RNA'lar translasyonla proteinlere dönüştürülmeyip, diğer önemli işlevler görür. **Genomik**, türler arasındaki dizilerin karşılaştırılmasının yanı sıra, bir türün DNA dizilerinin büyük ölçekli analizidir.



- **Konu:Geri bildirim mekanizmaları biyolojik sistemleri düzenler**
Negatif geri bildirimde, bir son ürünün birikimi, o ürünün üretildiği işlevi yavaşlatır. Pozitif geri bildirimde, son ürün, daha fazla ürünün üretimini teşvik eder. Geri bildirim, moleküllerden ekosistemlere, bütün düzeylerde canlılığın düzenlenmesi için gereklidir.



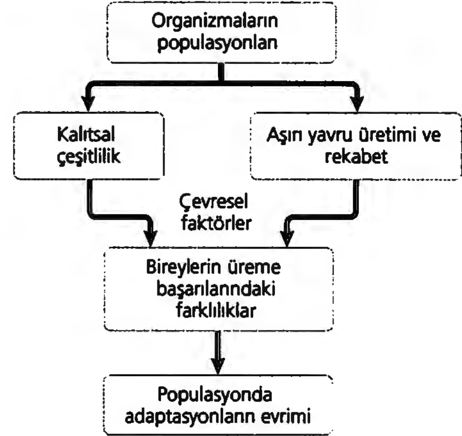
- **Evrim, biyolojinin her şeyi kapsayan bir konusudur.**
Evrim, yaşamdaki bütünlüğü ve çeşitliliği ve aynı zamanda organizmaların ortamlarına uyumlarını açıklar.

? *Evrimin, neden biyolojinin çekirdek konusu olduğu varsayılmaktadır?*

KAVRAM 1.2

Çekirdek Konu: Evrim, canlılardaki bütünlük ve çeşitliliğinin nedenini açıklar (ss. 11-18)

- Biyologlar, türleri, giderek daha fazla genişleyen bir sisteme göre sınıflandırırlar. **Bacteria** ve **Archaea** domainleri prokaryotlardan oluşur. Domain **Eukarya**, yani ökaryotlar, çeşitli protista gruplarını ve Plantae, Funguslar ve de Animalia alemlerini içerir. Canlılar çeşitlilik gösterdikleri gibi, belirgin şekilde bir bütünlük de gösterirler. Bu bütünlük, farklı organizma tipleri arasındaki benzerliklerde kendini gösterir.
- Darwin, **doğal seçilimin**, populasyonların, içinde yaşadıkları ortama evrimsel adaptasyonlarının mekanizması olduğunu öne sürmüştür.



- Her bir tür, giderek daha eskilerde yaşamış atasal türe dayanan, soy ağacının bir dalının bir sürgünüdür. Bütün canlılar uzun evrimsel geçmişleriyle birbirine bağlıdırlar.

? *Doğal seçilim, bu kitabın kapağındaki sedef bitkisinin kalın ve suyu koruyan yapraklarının evrimsel adaptasyonuna yol açmıştır.*

KAVRAM 1.3

Bilim insanları, doğa ile ilgili çalışmalarda gözlemler yapar ve daha sonra hipotezlerini sınarlar (ss. 18-23)

- Bilimsel **sorgulamada**, bilim insanları gözlemler yapar (veri toplar) ve genel bir sonuca varmak için **tümevarımı** kullanır. Tümevarım sınanabilir bir **hipotez** şeklinde geliştirilebilir. **Tümden gelim** hipotez kurmada kullanabilen öngörülerde bulunur: Eğer bir hipotez doğru ise biz o hipotezi sınar ve beklentilerimizin gerçekleşmesini bekleriz. Hipotezler doğrulanabilir ve çürütülebilir olmalıdır; bilim ne doğaüstü olayların olasılığını ve ne de dinsel inançların geçerliliğine yanıt veremez.
- Yılan populasyonlarında mimikrinin çalışılması gibi, **kontrollü deneyler** bir değişkenin doğruluğunu göstermek için tasarlanır. Bu deneyde, kontrol ve deney grupları, araştırılan o tek değişken açısından test edilir.
- Bilimsel bir **teorinin** görüş alanı geniş olup, yeni hipotezler geliştirir ve bol miktardaki kanıt tarafından desteklenir.

? *Bilimsel sorgulamada tümevarım ve tümden gelimin rolleri nelerdir?*

KAVRAM 1.4

Bilim işbirliği yapma yaklaşımından ve farklı görüşlerden yararlanır (ss. 23.25)

- Bilim sosyal bir faaliyettir. Her bir bilimcinin çalışması daha önceki bilimcilerin çalışmalarına dayanır. Bilim insanlarının diğerlerinin bulgularını tekrarlamaları gerekir, dolayısıyla, bütünlük esastır. Biyologlar sorulara farklı seviyelerde yaklaşmalıdır; bu yaklaşımlar birbirini bütünler.
- **Teknoloji**, bir yöntem ya da bir aygıttır. Teknoloji bilimsel bilgiyi toplumu etkileyen bazı **özel** amaçlar için kullanır. Temel araştırmanın son etkisi her zaman hemen görülmez.
- Bilim insanları arasındaki çeşitlilik bilimin gelişmesi sağlar.

? *Bilim insanları arasında farklı yaklaşımlar ve farklı temellerin niçin önemli olduğunu açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Kampüsünüzdeki bütün canlılar
   a. bir ekosistemdir.
   b. bir komünitedir.
   c. bir populasyondur.
   d. bir deney grubudur.
   e. bir taksonomik domaindir.

2. Bir hayvan bireyden başlayarak aşağıya doğru, yaşamın hiyerarşi seviyesi aşağıdakilerden hangisinde doğru verilmiştir?
   a. Beyin, organ sistemi, sinir hücresi, sinir dokusu
   b. Organ sistemi, sinir sistemi, beyin
   c. Organizma, organ sistemi, doku, hücre, organ
   d. Sinir sistemi, beyin, sinir dokusu, sinir hücresi
   e. Organ sistemi, doku, molekül, hücre

3. Aşağıdakilerden hangisi Darwin'in doğal seçilim teorisinin dayandığı bir gözlem ya da sonuç *değildir?*
   a. Yetersiz uyum sağlamış bireyler asla yavru üretemezler.
   b. Bireyler arasında kalıtımla geçen varyasyonlar vardır.
   c. Aşırı yavru üretildiğinden, kısıtlı kaynaklar için rekabet oluşur.
   d. Kalıtsal karakterleri sayesinde ortama en iyi uyum sağlamış bireyler genel olarak daha fazla yavru üreteceklerdir.
   e. Bir populasyon zamanla yaşadığı ortama uyum sağlayabilir.

4. Sistem biyolojisi, başlıca
   a. Farklı türlerin genomlarını analiz etmeye çabalar.
   b. Karmaşık problemleri daha küçük, ve daha az karmaşık sisteme indirgeyerek basitleştirir.
   c. Bütün biyolojik sistemin davranışını anlamaya çabalar.
   d. Biyolojik verilerin hızlı elde edilebilmesi için yüksek çıktılı makineler üretmeye çabalar.
   e. Bilimsek bilginin teknolojide uygulanmasını hızlandırır.

5. Protista üyeleri ve bakterilerin farklı domainlerde gruplandırılmasının nedeni,
   a. Protista üyelerinin bakterileri yemeleridir.
   b. bakterilerin hücrelerden yapılmış olmamasıdır.
   c. Protista üyelerinin, bakteri hücrelerinde bulunmayan, bir zarla kuşatılmış çekirdeğe sahip olmasıdır.
   d. bakterilerin Protista üyelerini parçalamasıdır.
   e. Protista üyelerinin fotosentez yapmalarıdır.

6. Aşağıdakilerden hangisi bütün organizmalar arasındaki bütünlüğü en iyi yansıtır?
   a. DNA nükleotid dizilerinin eşleşmesi
   b. Değişim sonucu kökenlenme
   c. DNA'nın yapı ve işlevi,
   d. doğal seçilim
   e. yeni oluşan özellikler

7. Bir kontrollü deney,
   a. bir bilimcinin dikkatlice ölçüm alabilmesine yetecek kadar yavaş ilerleyen bir deneydir.
   b. paralele olarak deneme ve kontrol gruplarını test eden bir deneydir.
   c. sonuçların gerçek olmasını sağlamak için pek çok kez tekrarlanan bir deneydir.
   d. bütün değişkenlerin sabit tutulduğu bir deneydir.

8. Aşağıdaki ifadelerden hangisi, bilimde teorileri hipotezlerden en iyi ayırır?
   a. Teoriler kanıtlanmış hipotezlerdir.
   b. Hipotezler tahmindir; teoriler ise doğru yanıtlardır.
   c. Hipotezlerin bakış açısı genellikle dardır; kuramların açıklama getirme gücü daha büyüktür.
   d. Hipotezler ve kuramlar esasen aynı şeylerdir.
   e. Teorilerin doğruluğu kanıtlanmıştır; hipotezler çoğunlukla yanlıştır.

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

9. Aşağıdakilerden hangisi sayısal bir veri örneğidir?
   a. Sıcaklık 20 C°'den 15 C°'ye azalmıştır.
   b. Bitkinin boyu 25 santimdir (cm).
   c. Balık zigzag şeklinde yüzer.
   d. Altı çift nar bülbülü ortalama üç yavru üretmiştir.
   e. Midenin içeriği her 20 saniyede bir karışır.

10. Aşağıdakilerden hangisi bilimsel sorgulamanın mantığını en iyi tanımlar?
    a. Eğer sınanabilir bir hipotez kurarsam, deneyler ve gözlemler bu hipotezi destekleyecektir.
    b. Eğer öngörüm doğruysa, bu öngörü beni sınanabilir bir hipoteze götürecektir.
    c. Eğer gözlemlerim doğruysa, benim hipotezimi destekleyeceklerdir.
    d. Eğer hipotezim doğruysa, kesin olan bazı deney sonuçları elde etmeyi beklerim.
    e. Eğer deneyimi doğru kurduysam, beni sınanabilir bir hipoteze götürecektir.

11. **ÇİZİNİZ** Kabaca, Şekil 1.4'tekine benzeyen bir biyolojik hiyerarşi çiziniz. Fakat, ekosistem olarak bir mercan resifini, bir organizma olarak bir balığı, organ olarak mideyi ve bir molekül olarak DNA'yı kullanınız. Hiyerarşideki bütün seviyeleri dahil ediniz.

SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    Tipik bir prokaryot hücre, DNA'sında yakiaşık 3.000 gene sahiptir. Buna karşın, bir insan hücresinde yaklaşık 25.000 gen bulunur. Bu genlerin yaklaşık 1.000'i her iki hücre tipinde de mevcuttur. Evrimle ilgili bilginize dayanarak, böylesi çeşitli organizmaların aynı gen setine nasıl sahip olabileceklerini açıklayınız. Bu ortak genler ne tür işlevler görebilirler?

13. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    Yılan mimikrisi olgu çalışmasına temelinde, araştırıcıların, araştırmalarını genişletmek için kullanabileceklerim diğer bir hipotez öneriniz.

14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Evrim Kısa bir makalede (100-150 kelimelik) Darwin'e göre, doğal seçilimin, Dünya üzerinde hem canlıların bütünlüklerini ve hem de çeşitliliklerini nasıl sağladığını açıklayınız. Açıklamalarınıza Darwin'in bazı kanıtlarını da ekleyiniz (İlgili bir skor verme skalası için Bakınız s. xv. İyi bir makale yazma ile ilgili skala ve ipuçlarını masteringBiology çalışma Alanında da bulabilirsiniz).

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1.MasteringBiology Ödevler

Deneysel Sorgulama Ödevleri Bir Cırcırböceğinin Ses Çıkarmasını Araştırırken Bilimsel Süreç ile İlgili ne Öğrenebilirsiniz?
Ev Ödevi Bilimsel Yöntem
Aktiviteler Canlı Kart Oyunu Seviyeleri • Yapı İşlev ile Uygunluk Gösterir: Hücreler • Kalıtım Bilgisi: DNA • Deneysel Tasarıya Giriş • Graf.: Grafiğe bir Giriş
Sorular Öğrencilerde Yanlış Anlamalar. Okuma sınavı • Çoktan seçmeli • Bölümün Sonu

2. eKitap

Kitabınızı online okuyunuz, araştırınız, notlar tutunuz, kitabın önemini vurgulayınız ve daha fazlası

3.Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplam test • *BioFlix* 3-D animasyonları • MP3 Ev Ödevi Seksiyonları • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab medyası • Sesli sözlük • Kelime Çalışma Araçları • Sanat

ÜNİTE

Canlı Kimyası

Susan Solomon

İle Söyleşi



Susan Solomon her ne kadar bir biyolog olmasa da, onun atmosfer kimyacısı olarak yaptığı araştırma Dünya'daki canlı yaşamı üzerinde çok derin etkiler yaratmıştır. İllinois Teknoloji Enstitüsü ve Berkeley'deki California Üniversitesi'nden aldığı derecelerden itibaren Dr. Solomon, Antarktika'daki ozon deliğinin nedenini saptayan ve Birleşmiş Milletler Hükümetlerarası İklim Değişikliği Paneli'nin (IPCC) 2007'deki raporunu hazırlayarak yeryüzü ikliminin ısındığını kesinlikle ortaya çıkaran öncü olmuştur. Bu çalışmalar ona, bilim ile siyasetçiler ve geniş toplum kitleleri arasında iletişim kurmada toplumsal bir rol kazandırmıştır. Bilimsel hizmetlerinin mükâfatı olarak, Birleşik Devletler Ulusal Bilim Madalyası (U.S. National Medal of Science), Mavi Gezegen Ödülü (Blue Planet Prize), Al Gore ve diğer IPCC üyeleri ile birlikte kazandığı Nobel Barış Ödülü ile ödüllendirilmiştir. Amerika Birleşik Devletleri Ulusal Bilimler Akademisi, Avrupa Bilimler Akademisi, Fransa Bilimler Akademisi ve Birleşik Krallık Kraliyet Derneği üyesi olan Dr. Solomon, Boulder, Colorado'daki Ulusal Okyanus ve Atmosfer Dairesi'nde (National Oceanic and Atmospheric Administration) çalışmaktadır.

Yeryüzü atmosferi canlılar için neden önemlidir?

Bugün Dünya üzerinde bulunan canlılar atmosfer olmasaydı evrimleşemezlerdi. Hepimiz biliyoruz ki, bizlerin ve diğer pek çok organizmanın atmosferdeki oksijene (O_2) ihtiyacı vardır. Bitkiler gelişmek için karbon dioksit (CO_2) kullanırlar. Atmosferde iki yerine üç oksijen atomu içeren ozon (O_3) gazı da bulunur. Atmosferin üst katmanlarında ozon tabakası ortaya çıkmamış olsaydı, organizmaların denizden çıkarak karalarda yaşayabilmesi asla mümkün olamazdı. Ozonun önemli bir özelliği, DNA'da hasara neden olan ultraviyole (UV) ışığını absorblamasıdır. UV'den kaynaklanan hasarlar deri kanseri ve katarakta yol açar. UV aynı zamanda birçok tarım bitkisine ve hatta fitoplanktona (suda yaşayan küçük fotosentetik organizmalar) zarar verir.

Mesleğinizin başlangıcında atmosferik ölçümler yapmak üzere Antarktika'ya bir keşif gezisi düzenlediniz. Bunun hakkında bize biraz bilgi verir misiniz?

British Antarctic Survey 1985'de sürpriz niteliğinde bir bulguyu rapor etti: Antarktika'da bulunan bu istasyonda bahar mevsimindeki ozon miktarı 1970'lerin sonundan itibaren %30-50 oranında düşmüş ve bir "ozon deliği" ortaya çıkmıştı. Ozon tabakasının insan etkinliklerinin neden olduğu değişikliklerden zarar görebileceği konusunda endişe duyulmaya başlanmakla birlikte, bunların küçük değişiklikler olacağı düşünülmüştü. İngiliz verilerinin doğrulanmasına yardımcı olmak ve problemi daha yakından incelemek üzere 1986'da Antarktika'ya yapılan yeni bir keşif gezisine öncülük etme şansı buldum. Biz sadece ozonu ölçmedik; ozonun *neden* yıkıldığını bulmamızı sağlayacak yaklaşık bir düzine farklı atmosferik molekülün ölçümlerini yaptık.

Sonuçta ne buldunuz?

Antarktika'daki ozon kimyasının başka yerlerde olduğundan çok farklı olduğu ortaya çıktı. Bunun nedeni Antraktika'nın çok soğuk olmasıdır –aslında Dünya'daki en soğuk yerdir-. O kadar soğuktur ki, bulutlar üst stratosferde, deniz seviyesinin yaklaşık 10-30 kilometre üstünde oluşur ve bu bulutlar kloroflorokarbonlardan (CFCler) kaynaklanan kimyasalların ozonu yıkan bileşiklere dönüşmesine yardımcı olurlar.

CFCler sadece insanlar tarafından oluşturulan sentetik bileşiklerdir. Geçmişte bunlar çeşitli amaçlarla kullanılırdı -örneğin soğutucularda, püskürtücü olarak çözücü ve spreylerde-. Her yıl tonlarca CFC salınırdı. Antarktika'daki ozon deliğinin oluşum nedeninin bu gaz ile bir yüzey arasında gerçekleşen kimyasal reaksiyonlar olduğunu düşündüm. Bu yüzey stratosferik bulutları oluşturan küçük partiküllerdi. Verilerimiz bu hipotezi doğruladı. Bu partiküller üzerindeki tepkimeler, CFClerin zararlarını yüzlerce kat artırır. Arktik bölgede de zaman zaman stratosferik bulutlar oluşur ve orada da önemli bir ozon kaybı vardır. Bu tip bulutlar Dünya'nın başka yerlerinde oluşmaz. Bu nedenle oralarda ozon deliği bulunmaz. Bilim insanları 1970'lerin ortasından başlayarak, insanların kullandığı CFClerin bir miktar ozon kaybına neden olabileceğini düşünmüşlerdi. Ancak bu kaybın 100 yıl içinde sadece %3-5 oranında olacağı bekleniyordu.

CFCler ozonu nasıl parçalar?

CFCler atmosfere ulaştığında –ki bu olay bir kaç yılda gerçekleşir- buradaki yüksek enerjili radyasyon bunları parçalayarak klor atomları ortaya çıkarır. Klor atomları ozonu katalitik olarak parçalar. Bu demektir ki bu süreçte klor atomları tüketilmez. Dolayısıyla, sadece çok küçük miktarda CFC parçalanmış ve az miktarda klor oluşmuş olsa da, bu klor muazzam miktarda ozonu parçalayabilir.

Birleşmiş Milletler'in 1987 Montreal Protokolü ile Dünya ülkeleri CFClerin üretimini durdurma konusunda anlaşmaya vardılar. Buna rağmen atmosferdeki CFCler çok yavaş yok olur ve önümüzdeki 50 ile 100 yıl içinde de atmosferde var olmaya devam edeceklerdir. Bunun anlamı şudur: Bu bileşikleri kullanmayı bırakmış olsak da, daha önce atmosfere verilmiş CFCler önümüzdeki onlarca yıl boyunca ozon deliği oluşturmayı sürdüreceklerdir. Artık global emisyonların hemen hemen sıfırlanmış olduğunu ve ozon deliğinin yavaş yavaş kaybolduğunu görmeye başlamış bulunuyoruz. Ancak bu, tümüyle muhtemelen 2060 yılı civarında yok olacaktır.

Ozon delikleri var olduğu sürece, zarar vermeye devam eder. Örneğin, Antarktika okyanusundaki fitoplanktonların artan UV'den etkilendiğine ilişkin kanıtlar vardır. Fitoplanktoniar Antarktik besin zincirinin temelini oluşturur: Bunlar krillerin besin kaynağıdır. Kriller balıkların, balıklar ise penguenlerin, fokların ve balinaların besinidir.

Şimdi biraz da diğer atmosferik değişikliklerin yani iklim değişikliğinin etkisinden söz edelim.

Gezegenimizin daha sıcak hale geldiği konusunda kuşku yok. Gezegenin 100 yıl önce olduğundan ortalama olarak 1,4°F (0,8°C) daha sıcak ve geçtiğimiz on yılın son 100 yılın en sıcak on yılı olduğunu biliyoruz. Ve yine biliyoruz ki, buzullar küçülüyor ve deniz seviyesi yükseliyor. Küresel ısınmanın yadsınamayacak bir

gerçek olduğunu gösteren, farklı tekniklerle elde edilmiş çok fazla bilimsel veri bulunmaktadır.

Isınma sera etkisi ile ilişkili, öyle değil mi?

Gezegenin sera etkisine sahip olmasından ötürü şanslıyız; çünkü eğer bu etki olmasaydı gerçekten çok üşürdük! Gezegenimiz güneş tarafından ısıtılır ve kızılötesi radyasyonun (ısı) büyük kısmı atmosferdeki "sera gazları" tarafından tutulur. Bu durum gezegeni 30°C daha sıcak hale getirir. Ancak hiç kuşkusuz her şeyin fazlası zararlıdır ve şimdi atmosferimizin sera etkisini, doğal seviyesinin üstüne çıkacak şekilde artırıyoruz. Eğer ısınmaya neden olan sera gazlarını salmaya devam edersek, gelecek yüzyılda çok önemli sıcaklık artışları göreceğiz.

Atmosfere eklediğimiz sera gazlarının en önemlisi olan CO_2'in çoğu fosil yakıtlardan, az bir kısmı da ormanların yok edilmesinden kaynaklanmaktadır. Atmosferdeki CO_2 konsantrasyonunu, son 800.000 yılda var olan değere kıyasla %63 oranında artırmış bulunuyoruz. Bu bulgu, Antarktika'daki buzul çekirdekleri delinerek ve buz içinde hapsolmuş hava kabarcıklarında gaz ölçümleri yapılarak elde edilmiştir. Dolayısıyla gezegenin atmosferini, en azından 800.000 yıldır olmadığı kadar bozduğumuzu biliyoruz. Montreal Protokolü'nün imzalanması ile, CFClerin kullanımı ve ozon parçalanmasının daha ileri boyutlara ulaşması önlenmekle kalmamış, aynı zamanda iklim değişikliğine neden olan gazların salınması da azaltılmıştır.

Dünya üzerindeki yaşam iklim değişikliğinden nasıl etkileniyor?

Şu anda görmeye ve üzerinde konuşmaya başladığımız bazı şeyler olmakla birlikte, henüz bilmediklerimizin kapsamı çok daha büyüktür. Okyanuslarda kullanılan ve karbonik aside dönüştürülen CO_2 nedeniyle okyanusların daha asidik hale geldiğini biliyoruz. Bu durum midyelerin kabuk oluşumunu etkiliyor. Asidite artışından zarar gören -örneğin mercan resiflerindeki organizmalar gibi- diğer canlılar olabileceğini düşünüyoruz. Ancak bazı deniz canlılarının –belki de istakozların- daha iyi geliştiğine ilişkin bazı kanıtlar da ortaya çıkıyor.

Bir batılı olarak ben, Amerika Birleşik Devletleri'nin batısında çambiti populasyonlarındaki büyük artış ile de çok yakından ilgileniyorum. Bu bitler çam ağaçlarını daha önce örneği görülmemiş sayılarda öldürüyorlar. Çambitleri sayısındaki bu patlamaya yol açan etmenin küresel ısınma olduğuna dair sağlam kanıtlar var. Bu tip şeyleri daha fazla göreceğimizi düşünüyorum. Bunun yanı sıra, kuş göçleri de global ısınmadan kesin olarak etkilenmekte. Küresel ısınmanın bazı hayvanların yok olmasına yol açıp açmayacağı önemli bir soru. Yok olmanın göstergesi kutup ayılarının durumu; Arktik buz denizi küçüldükçe, kutup ayılarının soyu tükenecektir. Önümüzdeki süreçte biyolojik adaptasyonun ne ölçüde mümkün olacağını bilmiyoruz. Muhtemelen orada bazı türlerin kazanağını, bazılarının ise kaybedeceğini göreceğiz. Birçok tarım bitkisi artan sıcaklıklara karşı duyarlıdır. Mısır bitkisi ile ilgili bulgulardan biri, her bir derecelik ısınmanın üründe %10'luk kayıp-çok büyük değişiklik- yarattığıdır.

Yağışların azalması ile sıcaklık artışı daima bir arada mı gerçekleşir?

Muhtemelen bazı bölgelerde yağış daha az, bazı bölgelerde ise daha fazla olacaktır. Örneğin Meksika, Akdeniz havzası, Avustralya'nın bazı kısımları gibi subtropikal ve tropikal bölgeleri kapsayan bir bandın daha kurak hale geleceğinden oldukça eminiz. Kanada ve Norveç gibi kuzey enlemlerdeki bazı yerler ise daha yağışlı hale gelecektir. Aradakilerin ne olacağını tahmin etmek güçtür.

IPCC ve sizin bu kapsamda yaptığınız çalışmalardan bahseder misiniz?

IPCC temel olarak bilim camiasından siyaset camiasına iklim değişikliği hakkında bilgi iletimini sağlayan bir mekanizmadır. İnsanların iklim değişikliği ihtimalinin gerçekten var olduğunu fark etmeye başladığı 1988 yılında kurulmuştur. Siyasetçiler bu konuda ne yapılabileceğini konuşabilmek için güvenilir bilimsel verilere ihtiyaç olduğuna karar verdiler. Yöneticiler bilim insanlarının her altı ya da yedi yılda bir bir araya gelmesini ve yayınlanmış bilimsel literatürü temel alarak neyi bilip neyi bilmediğimizi değerlendirmelerini talep ediyorlar.

IPCC ile 1992'den beri ilgilenmekteyim. 2001'de üyeler tarafından 100'den fazla hükümeti temsil etmek üzere, bilimsel değerlendirme grubunun eşbaşkanlığına seçildim. Bir kaç yıllık süreçte iklim biliminin durumunu özetleyen ayrıntılı bir rapor hazırladık. Bu rapor düzinelerce hükümet ve 600'den fazla bilim insanı tarafından incelendi. Onların 30.000 önerisinin her biri ve raporun tamamı İnternette bulunmaktadır. Bu öneriler ışığında taslağımızı tekrar tekrar gözden geçirdik ve 2007'de dökümanı tamamladık.

2007 raporunuzun temel sonuçları nelerdir?

Birbirinden bağımsız birçok araştırmaya dayanan ilk sonuç Dünya'nın ısındığıdır. Hiç kuşkusuz şu anda 100 yıl öncekinden daha sıcak bir gezegende yaşıyoruz. İkinci önemli sonuç, ısınmanın çoğunun -yarıdan fazlasının- sera gazlarının –esasen CO_2- artışından ileri geldiğinin ortaya çıkmasıdır. Kesin olmayan değerler için dikkatli analizler yaptık: Biz "çok muhtemel" dediğimizde "insan aktiviteleri ile oluşan sera gazları salınmasından kaynaklanan ısınma ihtimalinin %90 veya daha fazla olduğunu" kastediyoruz.

Küresel ısınmanın yadsınamayacak bir gerçek olduğunu gösteren farklı tekniklerle elde edilmiş çok fazla bilimsel veri bulunmaktadır.



Susan Solomon (sağda) ve Jane Reece

2

Canlıların Kimyasal İçeriği



▲ **Şekil 2.1 Bu "bahçenin" bakımını kim yapıyor?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

2.1 Madde saf kimyasal elementleri ve elementlerin bir araya gelmesiyle oluşan bileşikleri içerir

2.2 Bir elementin özellikleri onun atomlarının yapısına bağlıdır

2.3 Moleküllerin oluşumu ve işlevleri atomlar arasındaki kimyasal bağlara bağlıdır

2.4 Kimyasal tepkimeler kimyasal bağları kurar ya da kırar

GENEL BAKIŞ

Biyolojinin Kimya ile İlişkisi

Güney Amerika'daki Amazon yağmur ormanı Dünya üzerindeki canlı çeşitliliğini sergileyen bir örnektir. Rengârenk kuşlar, böcekler ve diğer hayvanlar, iç içe geçmiş ağaçların, çalıların, sarmaşıkların ve yabani çiçeklerin oluşturduğu bir ortamda yaşarlar. Bu ormanın içindeki bir akarsu ya da bir patika boyunca yapılacak keşif gezisi, çok zengin çeşitlilikteki bitki yaşamını ortaya çıkarır. Bu nedenle Peru'daki Amazon akarsuları boyunca seyahat eden ziyaretçiler, **Şekil 2.1**'deki fotoğraftakine benzer bir orman zemini ile karşılaştıklarında hayrete düşerler. Bu alan hemen hemen tümüyle tek bir bitki türü -*Duroia hirsuta* adı verilen küçük çiçekli bir ağaç- ile kaplanmıştır. Ziyaretçiler bu alanın burada yaşayan yerliler tarafından ekilip ekilmediğini merak edebilirler; ancak yerliler de ziyaretçiler gibi gizemli bir manzara ile karşı karşıyadır. Yerliler *Duroia* ağaçlarının oluşturduğu bu alanlara, ormandaki şeytanî ruha atfedilen bir efsaneden ötürü "şeytan bahçeleri" adını vermişlerdir.

Bilimsel bir açıklama arayışında olan Stanford Üniversitesi'inden bir araştırma grubu yakın zamanda "şeytan bahçelerinin" sırrını çözdü. **Şekil 2.2** onların yaptığı deneyi açıklamaktadır. Araştırıcılar bu bahçeleri oluşturan ve bakımını yapan "çiftçilerin" *Duroia* ağaçlarının boş gövdeleri içinde yaşayan karıncalar olduğunu gösterdiler. Karıncalar *Duroia* ağaçlarını dikmez, ancak istilâcılara zehirli bir kimyasal enjekte ederek, diğer bitki türlerinin bu bahçede gelişmesine engel olurlar. Bu yolla karıncalar kendilerine yuva olarak hizmet eden *Duroia* ağaçlarının gelişmesi için bir alan yaratırlar. Kendi habitatını oluşturma ve genişletme yeteneğinden ötürü tek bir karınca kolonisi yüzlerce yıl boyunca yaşayabilir.

Bahçelerindeki yabancı otları temizlemek için karıncalar tarafından kullanılan kimyasalın formik asit olduğu ortaya çıktı. Bu bileşik birçok karınca türü tarafından üretilir ve zaten ismini de Latincede karınca anlamına gelen *formica* sözcüğünden almıştır. Birçok karınca türü için formik asit muhtemelen mikrobiyal parazitlere karşı karıncaları koruyan bir dezenfektan olarak iş görür. Şeytan bahçelerinde yaşayan karıncalar, formik asidi herbisit olarak kullandıkları bulunan ilk karınca türüdür. Bu bileşik böcekler aleminde üretilen kimyasalların işlev listesine bir yenisinin eklenmesini sağladı. Bilim adamları uzun zamandır böceklerdeki çeşitli kimyasalların haberleşmede, eşlerini cezb etmede ve predatörlere karşı savunmada önemli roller oynadıklarını biliyorlar.

Şeytan bahçeleri üzerine yapılan araştırma, kimya ile canlıları konu alan çalışmalar arasındaki yakınlığı gösteren örneklerden sadece biridir. Okullardaki ders listelerinin aksine, doğa birbirlerinden bağımsız doğa bilimleri -biyoloji, kimya, fizik ve diğerleri- paketleri halinde sınırlanamaz. Biyologlar canlılar üzerindeki çalışmalarda uzmanlaşırlar. Ancak organizmalar ve onların yaşadıkları çevreler kimya ve fizik için geçerli olan kavramlara uyan doğal sistemlerdir. Biyoloji multidisipliner bir bilimdir.

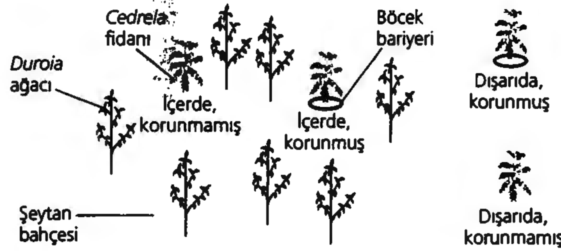
Bu ünitedeki bölümler canlılar konusundaki çalışmalarda uygulanan temel kavramları tanıtacaktır. Bölüm 1'de sunulmuş olan temalarla çok sayıda bağlantı kuracağız. Bu temalardan biri canlılığın yapısal düzeylerindeki hiyerarşik organizasyondur. Yapısal hiyerarşinin birbirini izleyen her basamağında ek özellikler kendini gösterir. Bu ünitede atomların moleküller halinde düzenlenmesi ve bu moleküllerin hücre içindeki etkileşimleri gibi biyolojik organizasyonun en alt basamaklarındaki yeni özelliklerin nasıl ortaya çıktığını göreceğiz. Moleküllerden hücreye doğru yükselirken canlı ile cansız arasındaki hayal meyal fark edilen sınırı geçeceğiz. Bu bölüm bütün maddeleri oluşturan kimyasal bileşenler üzerine odaklanacaktır.

▼ **Şekil 2.2** SORGULAMA

Yağmur ormanındaki "şeytan bahçelerini" ortaya çıkaran nedir?

DENEY Deborah Gordon'un yöneticiliğinde Michael Greene ile birlikte çalışan lisansüstü öğrencisi Megan Frederickson sadece tek bir tür yani *Duroia hirsuta* ağaçlarının oluşturduğu "şeytan bahçelerinin" nedenini araştırdı. Hipotezlerden biri bu ağaçlarda yaşayan *Myrmelachista schumanni* türü karıncaların diğer ağaç türlerini öldüren zehirli bir kimyasal ürettiği; ikinci hipotez ise *Duroia* ağaçlarının kendisinin diğer rakip ağaçları muhtemelen bir kimyasal aracılığı ile öldürdüğü idi.

Bu hipotezleri test etmek için Frederickson, Peru'da arazi deneyleri yaptı. On tane şeytan bahçesinin her birine, karıncaların konakçısı olmayan *Cedrela odorata* türüne ait ağacın ikişer fidanı dikildi. Fidanlardan birinin tabanına böcekleri engellemek için yapışkan bir bariyer uygulanırken, diğer fidana bu koruma uygulanmadı. Her bahçenin 50 metre dışına bariyer içeren ve içermeyen ikişer *Cedrela* fidanı daha dikildi.



Araştırıcılar bir gün sonra *Cedrela* yapraklarındaki karınca aktivitesini gözlemledi ve yaprak dokularındaki ölü alanların ölçümünü yaptı. Ayrıca karıncaların zehir bezlerinin içeriği, kimyasal olarak analiz edildi.

BULGULAR Karıncalar abdomenlerinin uç kısmından bahçelerindeki korunmayan fidanların yaprakları içine kimyasal enjekte etiler (fotoğrafa bakınız). Bir gün içinde bu yapraklar üzerinde ölü alanlar ortaya çıktı (grafiğe bakınız). Korunan fidanlar ve bahçe dışına dikilmiş olan fidanlarda herhangi bir zarar gözlenmedi. Karıncaların zehir bezlerinde saptanan tek kimyasal formik asitti.



SONUÇ *Myrmelachista schumanni* türü karıncalar kendi konakçıları olmayan ağaçların yapraklarına formik asit enjekte ederek onları öldürür ve böylece karınca kolonisi için uygun habitatlar (şeytan bahçeleri) oluşturur.

KAYNAK M. E. Frederickson, M. J. Greene, and D. M. Gordon, "Devil's gardens" bedevilled by ants, *Nature* 437:495-496 (2005).

SORGULAMA AKTİVİTESİ *Sorgulama Aktivitesi: Bilimsel Makalelerin Anlamı* kısmındaki orijinal makaleyi okuyun ve analiz edin.

EĞER ÖYLE İSE? Eğer şeytan bahçelerindeki korunmayan fidanların gelişememe nedeni karıncaların değil de *Duroia* ağaçlarının saldığı bir kimyasal olsaydı, bulgular ne olurdu?

KAVRAM **2.1**

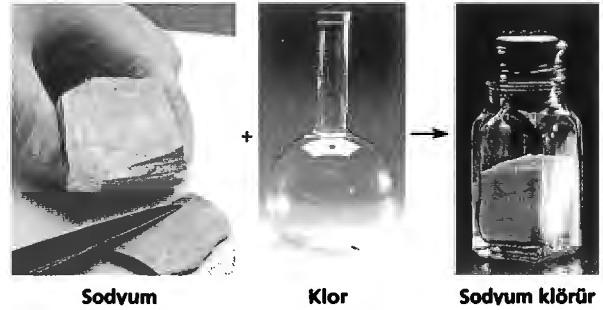
Madde saf kimyasal elementleri ve elementlerin bir araya gelmesiyle oluşan bileşikleri içerir

Organizmalar **madde**den oluşmuştur. Madde uzayda bir yer işgal eden ve kütlesi* olan her şeydir. Madde çok çeşitli biçimlerde bulunabilir ve bunların her birinin kendine özgü özellikleri vardır. Kayalar, metaller, yağlar, gazlar ve insanlar sonsuz sayıdaki madde karışımlarına ilişkin birkaç örnektir.

Elementler ve Bileşikler

Madde elementlerden oluşur. **Element** kimyasal tepkimelerle başka bileşiklere parçalanamayan maddedir. Günümüzde kimyacılar doğada bulunan 92 elementi tanımlamışlardır. Altın, bakır, karbon ve oksijen bu elementlerden bazılarıdır. Her elementin bir simgesi vardır ve bu simge genellikle o elementin adındaki ilk ya da iki harften oluşur. Bazı simgeler elementlerin Latince ya da Almanca isimlerinden türetilmiştir. Örneğin sodyumun simgesi olan Na Latince'deki *natrium* sözcüğünden türetilmiştir.

Bileşik belirli oranda bir araya gelen iki ya da daha fazla element içeren maddedir. Örneğin sofra tuzu olan sodyum klorür (NaCl), sodyum (Na) ve klor (Cl) elementlerinin 1:1 oranında birleşmesiyle oluşan bir bileşiktir. Saf sodyum bir metal, saf klor ise zehirli bir gazdır. Buna karşılık kimyasal olarak birleşen sodyum ve klor yenebilen bir bileşik oluşturur. Bir başka bileşik olan su (H_2O) hidrojen (H) ve oksijen (O) elementlerinin 2:1 oranında birleşmesiyle oluşur. Bu basit örnekler, organize olan maddenin yeni özelliklere sahip olacağını göstermektedir. Bir bileşik onu oluşturan elementlerin özelliklerden farklı özelliklere sahiptir (**Şekil 2.3**).



▲ **Şekil 2.3 Bir bileşiğin yeni ortaya çıkan özellikleri.** Sodyum metali, zehirli bir gaz olan klor ile birleşerek, yenebilecek bir bileşik olan sofra tuzu sodyum klorürü oluşturur.

*Bazen kütle yerine ağırlık terimi kullanılmakla birlikte, bu iki terim özdeş değildir. Kütle bir objedeki maddenin miktarıdır. Ağırlık ise bu kütlenin yerçekimi tarafından ne kadar güçle çekildiğinin ölçüsüdür. Uzay mekiği yörüngede iken astronotun ağırlığı yoktur ve bu astronotun kütlesi dünyadaki kütlesi ile aynıdır. Ancak biz Dünya'da yaşadığımıza göre, bir objenin ağırlığı, onun kütlesinin ölçüsüdür; dolayısıyla bu iki terim birbirinin yerine kullanılabilir.

Canlılarda Bulunan Elementler

Doksan iki doğal elementin yaklaşık olarak %20-25'i bir organizmanın sağlıklı olarak gelişip üreyebilmesi için gerekli olan **zorunlu elementlerdir**. Organizmalar arasında zorunlu element gereksinimi açısından benzerlik olmakla birlikte, bazı farklılıklar da söz konusudur -örneğin insanlar 25 elementi, bitkiler ise sadece 17 elementi gereksinirler.

Bunların sadece dördü - oksijen (O), karbon (C), hidrojen (H) ve azot (N) -canlı maddenin %96'sını oluşturur. Kalsiyum (Ca), fosfor (P), potasyum (K), kükürt (S) ve diğer birkaç element ağırlığın geriye kalan %4'lük kısmından sorumludur. **İz elementler** organizmanın çok az miktarlarda ihtiyaç duyduğu elementlerdir. Demir (Fe) gibi bazı iz elementlere tüm canlı formlarının ihtiyacı vardır; bazıları ise sadece belirli türler için gereklidir. Örneğin, iyot (I) elementi omurgalıların tiroit bezinde üretilen tiroit hormonu için zorunlu bir bileşendir. İnsan tiroit bezinin normal işlevi için günlük olarak 0,15 mg (miligram) iyot alınması yeterlidir. Diyetle alınan iyodun yetersiz olması tiroit bezinin aşırı ölçüde büyümesine neden olur. Bu duruma guatr adı verilir. Mümkün olduğunca deniz ürünleri yenmesi ya da iyotlu tuz kullanılması guatr ihtimalini azaltır. İnsan vücudunun gereksindiği tüm elementler **Tablo 2.1**'de listelenmektedir.

Doğal olarak bulunan bazı elementler organizmalar için toksiktir. Örneğin arsenik insanlarda çeşitli hastalıklara yol açar ve ölüme neden olur. Dünya'nın bazı bölgelerinde doğada bulunan arsenik yeraltı sularına karışabilir. Güney Asya'da açılan kuyulardan alınan bu suları kullanan milyonlarca insan arseniğe maruz kalmaktadır. Buralardaki su kaynaklarının arsenik düzeylerini azaltmaya yönelik çalışmalar yapılmaktadır.

Tablo 2.1 İnsan vücudundaki elementler

Element	Sembol	Vücut kütlesinin yüzdesi (su dahil)	
Oksijen	O	%65,0	% 96,3
Karbon	C	% 18,5	
Hidrojen	H	% 9,5	
Azot	N	% 3,3	
Kalsiyum	Ca	% 1,5	% 3,7
Fosfor	P	% 1,0	
Potasyum	K	% 0,4	
Kükürt	S	% 0,3	
Sodyum	Na	% 0,2	
Klor	Cl	% 0,2	
Magnezyum	Mg	% 0,1	

İz elementler (kütlenin % 0,01'inden az): Bor (B), krom (Cr), kobalt (Co), bakır (Cu), flor (F), iyot (I), demir (Fe), manganez (Mn), molibden (Mo), selenyum (Se), silisyum (Si), kalay (Sn), vanadyum (V), kurşun (Zn)



▲ **Şekil 2.4 Serpantin bitki komünitesi.** Büyük fotoğraftaki bitkiler çoğunlukla toksik olan elementler içeren serpantin toprakta yetişmektedir. Küçük fotoğraflardan birinde serpantin kaya, diğerinde ise buradaki bitkilerden biri olan Tiburon Mariposa zambağı görülmektedir.

Vaka Çalışması: Toksik Elementlere Karşı Toleransın Evrimi

EVRİM Bazı türler toksik elementler içeren çevrelere uyum sağlamışlardır. Buna ait bir örnek serpantin üzerinde yaşayan bitki komüniteleridir. Serpantin, yeşim taşına benzeyen bir mineral olup krom, nikel ve kobalt gibi toksik elementler içerir. Bitkilerin pek çoğu serpantin kayalardan oluşmuş toprak üzerinde yaşayamasa da az sayıdaki bazı bitki türleri bu gibi ortamlarda yaşamalarını sağlayan adaptasyonlara sahiptir (**Şekil 2.4**). Muhtemelen serpantin olmayan topraklarda yaşayan atasal türlerde serpantin topraklarda hayatta kalabilen varyantlar ortaya çıkmış ve doğal seleksiyon bugün bu ortamlarda gördüğümüz bitki çeşitleri ile sonuçlanmıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 2.1

1. **BAĞLANTI KUR** Bölüm 1'deki (s. 3) yeni ortaya çıkan özellikler tartışmasını tekrar gözden geçirin. Sofra tuzunun yeni ortaya çıkan özelliklerini açıklayınız.
2. Bir iz elementin zorunlu element olup olmadığını açıklayınız.
3. Demir, insanların kırmızı kan hücrelerinde bulunan ve oksijen taşınmasından sorumlu hemoglobin molekülünün işlevini doğru yapabilmesi için gerekli olan bir iz elementtir. Demir eksikliğinin ne gibi etkileri olabilir?
4. **BAĞLANTI KUR** Bölüm 1'deki doğal seçme tartışmasını (ss. 14-16) gözden geçiriniz ve serpantin topraklara toleranslı türlerin evriminde doğal seçmenin nasıl bir rol oynadığını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 2.2

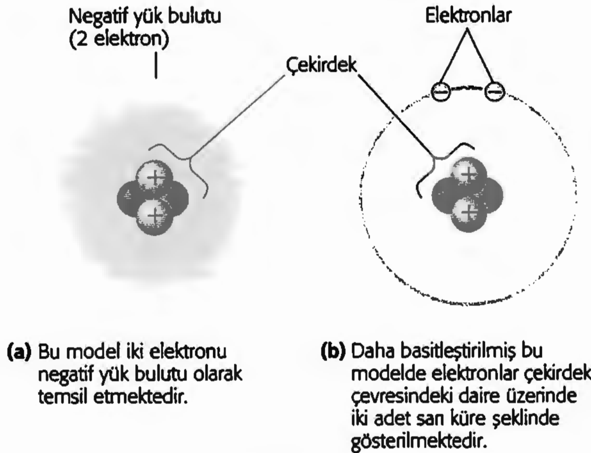
Bir elementin özellikleri atomlarının yapısına bağlıdır

Her element belirli bir atom çeşidini içerir. Bu atom, diğer elementlerin atomlarından farklıdır. **Atom,** maddenin en küçük parçasıdır ve ait olduğu elementin özelliklerini taşır. Atomlar çok küçük yapılardır. Bu cümlenin kapladığı aralıkta milyonlarca atom yer alır. Atomları ait olduğu element için kullanılan kısaltmalarla sembolize ederiz. Örneğin C, hem karbon elementini hem de bir karbon atomunu simgeler.

Atomaltı Parçacıklar

Atom ait olduğu elementin özelliklerine sahip en küçük birim olmakla birlikte, bu küçük madde birimi *atomaltı parçacıklar* adı verilen daha da küçük kısımlardan oluşur. Fizikçiler atomu yüzden fazla tipte parçacığa ayırmış olsalar da biz burada bu parçacıkların sadece üç tanesinden söz edeceğiz: **nötronlar, protonlar** ve **elektronlar.** Protonlar ve elektronlar elektriksel yük taşırlar. Her proton bir birim artı yük taşırken, elektron sadece bir birim eksi yük taşır. Adından da anlaşılacağı gibi bir nötron elektriksel olarak nötürdür.

Nötronlar ve protonlar atomun merkezindeki **atom çekirdeğin**de sıkıca paketlenmişlerdir; protonlar atom çekirdeğine pozitif yük kazandırırlar. Elektronlar ise atom çekirdeği etrafında negatif yüklü bir çeşit bulut oluşturur ve zıt yükler arasındaki çekim elektronları çekirdeğe yakın konumda tutar. **Şekil 2.5**'de helyum atomunun yapısını göstermek üzere kullanılan iki model örnek olarak verilmektedir



(a) Bu model iki elektronu negatif yük bulutu olarak temsil etmektedir.

(b) Daha basitleştirilmiş bu modelde elektronlar çekirdek çevresindeki daire üzerinde iki adet sarı küre şeklinde gösterilmektedir.

▲ **Şekil 2.5 Helyum (He) atomunun basitleştirilmiş modelleri.** Helyum çekirdeği iki nötron (kahverengi) ve iki proton (pembe) içerir. İki elektron (sarı) çekirdeğin dışında yer alır. Modeller atomun gerçek ölçeğini yansıtmamakta olup, çekirdeğin boyutu elektron bulutuna oranla büyük ölçüde abartılmıştır.

Nötron ve protonun kütleleri hemen hemen aynı olup, her biri yaklaşık $1,7 \times 10^{-24}$ gram (g) dır. Çok küçük objelerin kütlesini tanımlamak için, gram ve yaygın olarak kullanılan diğer birimler çok uygun değildir. Bu nedenle, atomların ve atomaltı parçacıkların (moleküller dahil) kütlesini tanımlamak için **dalton** adı verilen bir ölçü birimi kullanılır. Bu isim, 1800'lü yıllarda atom teorisinin geliştirilmesine yardım etmiş olan İngiliz bilim insanı John Dalton'un adına izafeten verilmiştir (Başka yerlerde rastlayabileceğiniz *atomik kütle birimi* ya da *amu* ile dalton aynı birimdir.) Nötron ve protonların kütleleri yaklaşık 1 daltondur. Bir elektronun kütlesi nötron ya da protonun kütlesinin sadece 1/2.000'i kadar olduğu için, atomun toplam kütlesi hesaplanırken elektronlar ihmal edilir.

Atom Numarası ve Atomik Kütle

Farklı elementlerin atomları, atomaltı parçacıklarının sayısı bakımından farklıdırlar. Belirli bir elementin bütün atomlarının çekirdeklerinde aynı sayıda proton bulunur. Her elemente özgü olan proton sayısı **atom numarası** olarak ifade edilir ve elementin sembolünün sol alt tarafına yazılır. Örneğin, $_2$He kısaltması, bir helyum atomunun çekirdeğinde 2 proton bulunduğunu gösterir. Aksine bir durum olmadığı sürece, bir atomun elektrik yükü nötrdür. Bunun anlamı, protonların eşit sayıda elektronla dengelenmiş olduğudur. Dolayısıyla, elektriksel olarak nötr olan bir atomun atom numarası hem protonların hem de elektronların sayısını belirtir.

Nötronların sayısı, başka bir nicelik olan kütle numarasından yararlanarak bulunabilir. **Kütle numarası** atom çekirdeğindeki proton ve nötronların toplamına eşittir. Kütle numarası, elementin sembolünün sol üst tarafına yazılır. Örneğin, helyum atomu kısaca $^4_2$He şeklinde yazılır. Atom numarası kaç tane proton bulunduğunu gösterdiği için, nötronların sayısı kütle numarasından atom numarasının çıkarılmasıyla saptanabilir. Bir $^4_2$He atomu 2 nötron içerir. Sodyum (Na) için:

Kütle numarası = protonların sayısı + nötronların sayısı
= 23

$^{23}_{11}$Na

Atom numarası = protonların sayısı
= nötral bir atomdaki elektronların sayısı
= 11 (sodyum için)

Nötronların sayısı = kütle numarası − atom numarası
= 23 − 11 = 12 (sodyum için)

En basit atom olan hidrojen, $^1_1$H, nötron içermez; bir tane proton ve bunun etrafında dönen bir tane elektrondan oluşur.

Daha önce de belirtildiği gibi, elektronların kütleye katkısı ihmal edilebilecek kadar küçüktür. Dolayısıyla atomun hemen hemen bütün kütlesi çekirdekte yoğunlaşmıştır. Nötronların ve protonların her birinin kütlesi yaklaşık 1 dalton olduğu için, kütle numarası atomun toplam kütlesine yakındır. Bu değer **atomik kütle** olarak adlandırılır. Buna göre, sodyumun ($^{23}_{11}$Na) atomik kütlesinin 23 dalton olduğunu söyleyebiliriz. Ancak, sodyumun atomik kütlesi tam olarak 22,9898 daltondur.

İzotoplar

Belirli bir elementin bütün atomları aynı sayıda protona sahip olmakla birlikte, bu elementin bazı atomları diğerlerinden daha fazla sayıda nötron içerir ve bu nedenle daha ağırdır. Aynı elementin farklı atomik formları **izotoplar** olarak adlandırılır. Doğadaki elementler izotop karışımı halindedirler. Örneğin atom sayısı 6 olan karbon elementinin üç izotopunu ele alalım. Karbonun en yaygın izotopu olan karbon-12 ($^{12}_{6}C$) doğadaki karbonun %99'unu oluşturur. $^{12}_{6}C$ izotopu 6 nötron içerir. Geriye kalan % 1'lik kısmın çoğu $^{13}_{6}C$ izotopu olup, 7 nötrona sahiptir. Çok daha az miktardaki üçüncü izotop olan $^{14}_{6}C$ ise, 8 tane nötron içerir. Karbonun üç izotopunun da 6 proton içerdiğine dikkat ediniz. (Aksi taktirde bu izotoplar karbon olamazdı). Bir elementin izotoplarının kütleleri küçük farklılıklar taşısa da, bunların hepsi kimyasal tepkimelerde aynı davranır. (Bir elementin atomik kütlesi olarak verilen sayı genellikle doğadaki izotoplarının atomik kütlelerinin ortalamasını gösterir.)

Hem ^{12}C, hem de ^{13}C kararlı izotoplardır; yani bunların çekirdekleri parçacık kaybetme eğiliminde değildir. Buna karşılık ^{14}C izotopu, kararsız ya da radyoaktiftir. Bir **radyoaktif izotopun** çekirdeği kendiliğinden parçalanarak, parçacık ve enerji yayar. Bu parçalanma proton sayısında değişmeye yol açtığında, bu atom başka bir elementin atomuna dönüşür. Örneğin radyoaktif karbon atomu parçalandığında, azot atomu haline gelir.

Radyoaktif izotopların biyolojide çok sayıda yararlı uygulaması vardır. Bölüm 25'de araştırıcıların fosillerdeki radyoaktiviteyi ölçerek, bu kalıntıların yaşlarını nasıl tayin ettiklerini öğreneceksiniz. **Şekil 2.6**'da görüldüğü gibi, radyoaktif izotoplar organizmadaki kimyasal süreçler olan metabolizma sırasında atomların izledikleri yolu saptamak için de kullanılır. Hücreler radyoaktif atomları, aynen bu elementin radyoaktif olmayan izotoplarını kullandıkları gibi kullanırlar. Ancak radyoaktif izotoplar kolaylıkla izlenebilir.

Radyoaktif izleme teknikleri tıp alanında kullanılan teşhise yönelik (diagnostik) önemli araçlardır. Örneğin bazı böbrek hastalıkları, radyoaktif izotoplar içeren bileşiklerin küçük dozlarda kana enjekte edilmesi ve daha sonra idrarla atılan radyoaktivite miktarının ölçülmesiyle tanımlanabilir. Radyoaktif izotoplar çok gelişmiş görüntüleme aygıtlarıyla birlikte de kullanılabilir. Bunlardan bir tanesi PET tarayıcılarıdır. Bu tarayıcı, vücut içinde cereyan eden kimyasal süreçleri sürecin cereyan ettiği anda saptayabilir (**Şekil 2.7**).

Radyoaktif izotoplar biyolojik araştırmalar ve tıbbi uygulamalar için kullanışlı olmakla birlikte, parçalanan izotoplardan yayılan radyasyon hücrelerdeki moleküllere zarar vererek canlı için tehlike oluşturur. Bu zararın boyutları organizmanın maruz kaldığı radyasyonun tipine ve miktarına bağlıdır. En önemli çevresel tehditlerden biri, nükleer kazadan sonraki radyasyon döküntüleridir. Tıbbi tanılar için kullanılan birçok izotopun dozu ise oldukça zararsızdır.

▼ **Şekil 2.6** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Radyoaktif İzleme

UYGULAMA Bilim adamları çeşitli kimyasal bileşikleri işaretlemek için radyoaktif izotoplar kullanırlar. Bu gibi radyoaktif işaretli bileşikler metabolik olayları takip etmek ya da organizma içinde bu bileşiğin yerini saptamak için kullanılır. Bu örnekte hücrelerin DNA kopyalarını yapma hızı üzerine sıcaklık etkisini saptamak için radyoaktif işaretli bileşik kullanılmaktadır.

TEKNİK

Radyoaktif işaretli izotop içeren bileşikler (parlak mavi)
İnkübatörler
İnsan hücreleri
10°C 15°C 20°C 25°C 30°C 35°C 40°C 45°C 50°C

❶ Hücreler tarafından DNA yapımında kullanılan bileşikler insan hücrelerine eklenir. Bu bileşenlerden biri radyoaktif hidrojen izotopu olan ^{3}H ile işaretlidir. Dokuz hücre kabının her biri farklı sıcaklıkta inkube edilir. Hücreler yeni DNA yaparken, radyoaktif izotop bu moleküle katılır.

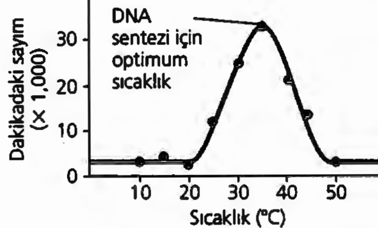
❷ Her inkübatörden alınan hücreler tüplere aktarılır; DNA'ları izole edilir; kullanılmamış olan işaretli bileşikler uzaklaştırılır.

10° 15° 20° 25° 30° 35° 40° 45° 50°
DNA (eski ve yeni)



❸ Örneklere sintilasyon sıvısı denilen sıvı eklenir ve bu örnekler sintilasyon sayacına yerleştirilir. Yeni sentezlenmiş DNA'ya girmiş olan ^{3}H parçalanır ve sintilasyon sıvısındaki kimyasalları ekzite eden radyasyon yayar. Böylece bu bileşikler ışıma yapar. Bu ışımalar sintilasyon sayacı tarafından kaydedilir.

SONUÇLAR Dakikadaki ışıma sayısı olarak kaydedilen ışıma frekansı, mevcut radyoaktif işaret miktarını verir. Bu değer DNA miktarını gösterir. Bu deneyde dakikadaki ışıma sayısına karşılık sıcaklık grafiklendiğinde, sıcaklığın DNA sentez hızını etkilediği açıkça görülür. DNA'nın çoğu 35 °C de yapılmıştır.

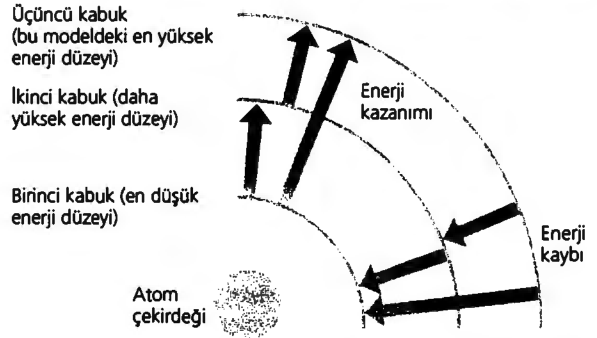




◀ **Şekil 2.7 Radyoaktif izotopların tıpta kullanıldığı alanlardan bir tanesi olan PET taraması.** Pozitron-emisyon tomografisi (PET) vücut içinde yoğun kimyasal etkinlik olan bölgeleri saptar. Parlak sarı renk o bölgede radyoaktif işaretli glukoz seviyesinin, dolayısıyla kanserli dokunun göstergesi olan metabolik aktivitenin arttığının işaretidir.

(a) Merdivenden aşağı zıplayarak inen bir top, elektronların enerji düzeyleri hakkında analoji yapmamızı sağlar. Top basamaklar arasında değil, sadece basamaklar üzerinde durur.





(b) Bir elektronun bir düzeyden diğerine geçebilmesi için, kazandığı ya da kaybettiği enerjinin, tamı tamına bu iki düzey arasındaki enerji farkına eşit olması gerekir. Oklar, potansiyel enerjide mümkün olan değişikliklerden bazılarını göstermektedir.

▲ **Şekil 2.8 Bir atoma ait elektronların enerji düzeyleri.** Elektronlar sadece elektron kabukları olarak adlandırılan belirli potansiyel enerji düzeylerinde bulunurlar.

Elektronların Enerji Düzeyleri

Şekil 2.5'deki basitleştirilmiş atom modellerinde, çekirdeğin boyutu atomun toplam hacmine oranla çok abartılmıştır. Eğer helyum atomu bir futbol stadyumu büyüklüğünde olsaydı, çekirdeğin boyutu saha ortasındaki bir kurşun kalem silgisi, elektronlar ise stadyum etrafında uçan iki küçük tatarcık kadar olurdu. Atomların büyük kısmı boş alanlardan ibarettir.

Bir kimyasal tepkime sırasında iki atom birbirine yaklaştığında, bu atomların çekirdekleri etkileşim için yeterli uzaklığa gelmez. Daha önce öğrendiğimiz üç tip atomaltı parçacıktan sadece elektronlar, atomlar arasındaki kimyasal tepkimelere doğrudan katılırlar.

Bir atomdaki elektronlar değişik miktarlarda enerji içerirler. **Enerji** –örneğin iş yaparak- bir değişikliğe neden olma kapasitesi olarak tanımlanır. **Potansiyel enerji,** maddenin konumu ya da yapısı nedeniyle sahip olduğu enerjidir. Örneğin bir tepe üzerindeki barajda bulunan su, sahip olduğu yüksek konum nedeniyle potansiyel enerji taşır. Barajın kapakları açıldığında, su aşağı doğru akarken depolanmış enerji iş yapabilecek hale dönüşür ve örneğin jeneratörleri döndürür. Tepenin aşağı yamacına ulaşmış olan su, potansiyel enerjisi harcanmış olduğu için, yüksekte iken sahip olduğundan daha az enerjiye sahiptir. Madde, mümkün olan en düşük potansiyel enerjili duruma doğru hareket etmek üzere doğal bir eğilime sahiptir. Bu örnekte su yüksekten aşağıya doğru akmaktadır. Rezervuarın potansiyel enerjisini yenileyebilmesi için, suyu yerçekimine zıt yönde yükseltmek üzere iş yapılması gerekir.

Bir atomun elektronları da çekirdeğe göre sahip oldukları konumdan ötürü, potansiyel enerjiye sahiptirler. Eksi elektrik yükü taşıyan elektronlar artı elektrik yükü taşıyan çekirdeğe doğru çekilirler. Bir elektronun çekirdekten uzaklaşabilmesi için iş yapılması gerekir. Dolayısıyla, bir elektron çekirdekten ne kadar uzakta ise taşıdığı potansiyel enerji de o kadar fazladır. Suyun yüksekten aşağıya doğru sürekli akışının aksine elektronların potansiyel enerjilerindeki değişiklikler, sadece her basamakta sabit miktarda enerjinin serbest bırakılmasıyla gerçekleşir. Bir elektronun belirli miktarda enerjiye sahip olması, merdiven üzerindeki bir topa benzer (**Şekil 2.8a**). Topun sahip olduğu potansiyel enerji miktarları hangi basamak üzerinde bulunduğuna bağlı olarak farklı olacaktır. Ancak, top basamaklar arasında çok fazla vakit kaybedemez. Benzer şekilde bir elektronun potansiyel enerjisi de bulunduğu enerji düzeyi tarafından belirlenir.

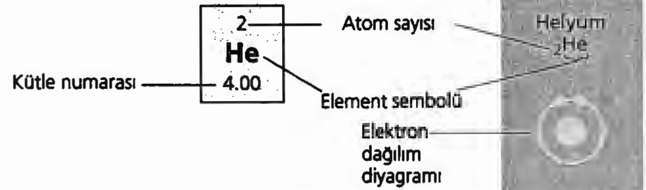
Bir elektronun enerji düzeyi onun çekirdeğe olan ortalama uzaklığına bağlıdır. Elektronlar farklı **elektron kabuklarında** bulunurlar. Bu kabukların her biri kendine özgü ortalama uzaklığa ve enerji düzeyine sahiptir. Bu kabuklar iç içe daireler şeklinde temsil edilirler (**Şekil 2.8b**). Çekirdeğe en yakın olan ilk kabuktaki elektronlar, en düşük enerjiye sahip olanlardır. İkinci kabuktaki elektronların enerjileri daha fazladır. Üçüncü kabukta yer alan elektronlar ise, daha da fazla enerji içerirler. Bir elektron bulunduğu kabuğu değiştirebilir; ancak bu değişiklik elektronun eski kabuğu ile yeni kabuğu arasındaki potansiyel enerji farkına eşit miktarda enerji soğurması ya da kaybetmesiyle mümkün olabilir. Elektron enerji soğurduğunda çekirdekten daha uzaktaki bir kabuğa geçer. Örneğin ışık enerjisi, elektronu daha yüksek bir enerji düzeyine geçmesi için ekzite edebilir. (Fotosentez yapan bitkilerin güneş ışığından enerji elde etmelerinin ilk basamağı budur. Fotosentez, karbon dioksit ve sudan besin üretme sürecidir.) Elektron enerji kaybettiğinde çekirdeğe yakın olan kabuğa "geri döner". Kaybedilen enerji genellikle ısı şeklinde çevreye verilir. Örneğin, güneş ışığı bir arabanın yüzeyindeki elektronları daha yüksek enerji düzeylerine geçecek şekilde uyarır. Bu elektronlar orijinal enerji seviyelerine geri dönerlerken, arabanın yüzeyi ısınır. Bu ısı enerjisi havaya aktarılır ya da dokunduğunuzda elinize geçer.

Elektron Dağılımı ve Kimyasal Özellikler

Bir atomun kimyasal davranışı elektronlarının elektron kabuklarındaki dağılımı tarafından belirlenir. En basit atom olan hidrojenden başlayarak, her seferinde 1 proton ve 1 elektron (ve uygun sayıda nötron) eklendiğinde; diğer elementlerin atomlarının yapılanışı tahmin edilebilir. **Şekil 2.9**'da periyodik tablonun kısaltılmış bir versiyonu verilmekte olup, hidrojen (${}_1H$) ile argon (${}_{18}Ar$) arasındaki ilk 18 elementin elektron dağılımları gösterilmektedir. Bu tabloda elementler üç sıra ya da periyot halinde düzenlenmiş olup, bu sıraların her biri içerdiği atomların elektron kabuklarının sayısını ifade etmektedir. Her sıradaki elementlerin soldan sağa doğru dizilimi, her seferinde 1 elektron (ve 1 proton) eklenmesiyle elde edilen sayı dikkate alınarak oluşturulmuştur. (Periyodik tablonun tamamını görmek için Ek B'ye bakınız.)

Hidrojenin 1 elektronu, helyumun 2 elektronu ilk kabukta yer alır. Her madde gibi elektronlar da mümkün olan en düşük potansiyel enerji düzeyinde bulunma eğilimindedirler. Bir atomdaki en düşük enerji düzeyi ilk kabuktadır. Ancak ilk kabuk 2'den fazla elektron taşıyamaz; dolayısıyla tablonun ilk sırasında bulunan elementler sadece hidrojen ve helyumdur. İkiden fazla elektrona sahip olan atomlar, ilk kabuk dolu olduğu için, daha üst kabukları kullanmak zorundadırlar. Üçüncü element olan lityum 3 elektrona sahiptir. Bunların iki tanesi ilk kabuğu, üçüncüsü ise ikinci kabuğu işgal eder. İkinci kabuk en fazla 8 elektron taşıyabilir. İlk sıranın sonundaki neon ikinci kabukta 8 elektron içerir. Neon toplam olarak 10 elektrona sahiptir.

Bir atomun kimyasal davranışı büyük ölçüde *en dış* kabuğundaki elektronların sayısına bağlıdır. En dış kabuktaki elektronlara **valans elektronları**, en dış kabuğa ise, **valans kabuğu** adı verilir. Lityum'da sadece 1 tane valans elektronu vardır, ikinci kabuk ise valans kabuğudur. Valans kabuğunda aynı sayıda elektron içeren atomlar, benzer kimyasal davranış sergilerler. Örneğin, hem flor (F) hem de klor (Cl) 7 valans elektronuna sahiptir ve her ikisi de bileşik oluşturmak üzere, sodyum elementi ile birleşir (bkz. Şekil 2.3). Valans kabuğu dolu olan bir element reaktif değildir; diğer bir deyişle bu atom diğer atomlarla kolaylıkla etkileşemez. Şekil 2.9'da görülen periyodik tablonun en sağdaki ucunda yer alan helyum, neon ve argon valans kabukları dolu olan üç elementtir. Bu elementler *inert* yani kimyasal olarak reaktif değildirler. Şekil 2.9'da bulunan diğer atomların hepsi valans kabukları tamamlanmamış sayıda elektron içerdiği için, kimyasal olarak reaktiftir.



▲ **Şekil 2.9 Periyodik tablodaki ilk 18 elementin elektron dağılım diyagramları.** Standart periyodik tabloda (bkz. Ek B) her element küçük dikdörtgen içindeki helyum örneğinde olduğu gibi gösterilir. Bu tablodaki çizimlerde elektronlar sarı noktalar, enerji kabukları ise iç içe halkalar şeklinde gösterilmektedir. Bu çizimler bir atomun elektronlarının elektron kabuklarındaki dağılımını kolay yoldan göstermekle birlikte, buradaki gibi basitleştirilmiş modeller atomun biçimini ve elektronlarının yerini doğru olarak yansıtmaz. Elementlerin yerleştirildiği her sıra bir elektron kabuğunun doldurulmasını temsil etmektedir. Eklenen elektronlar mevcut durumdaki en düşük kabuğu işgal ederler.

? *Magnezyumun atom numarası nedir? Bu element kaç tane proton ve elektrona sahiptir? Kaç tane valans elektronu vardır?*

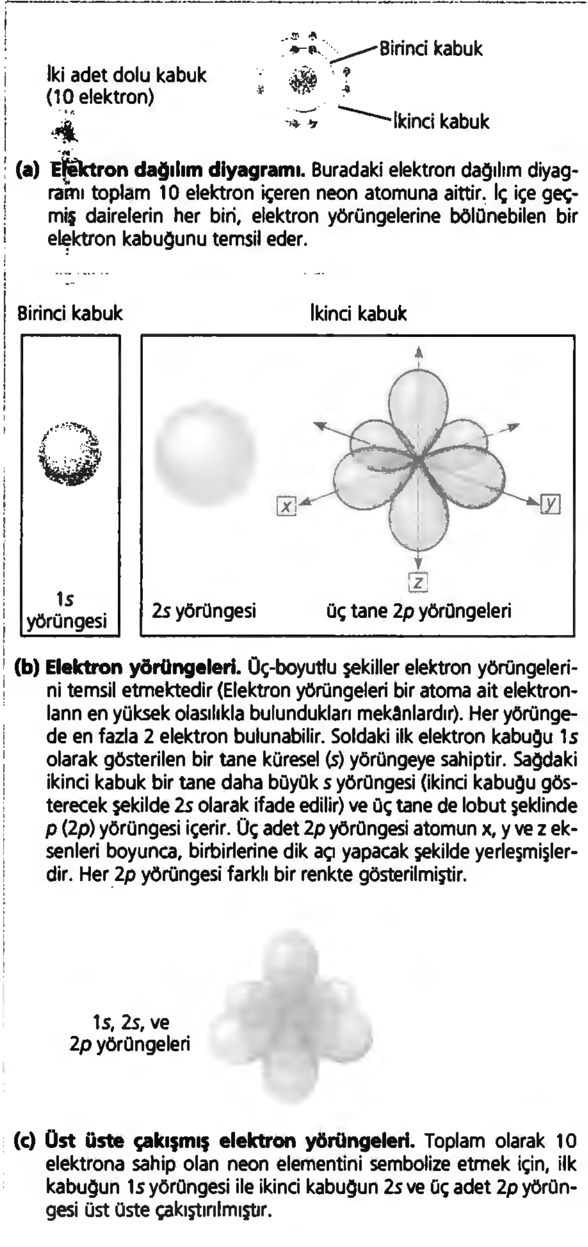
Elektron Yörüngeleri

Yirminci yüzyılın başlarında bir atomun elektron kabukları, güneş etrafında dönen gezegenlere benzer biçimde, çekirdek etrafında yer alan tek-merkezli daireler şeklinde gösteriliyordu. Bugün hâlâ elektron kabuklarını sembolize etmek için, Şekil 2.9'daki gibi tek-merkezli daireler kullanılmaktadır. Ancak, her konsentrik dairenin bu kabuktaki bir elektron ile çekirdek arasındaki *ortalama* mesafeyi temsil ettiğini hatırlamak gerekir. Dolayısıyla, konsentrik daire şemaları bir atomun gerçek resmini yansıtmaz. Aslında bir elektronun yerini tam olarak bilmemiz mümkün değildir. Yapabileceğimiz şey, bir elektronun vaktinin çoğunu geçirdiği uzayı tanımlamaktır. Bir elektronun vaktinin % 90'nını geçirdiği üç-boyutlu uzay parçası **yörünge** olarak adlandırılır.

Her elektron kabuğu, belirli biçimlere sahip, belirli istikametlere yönelmiş, özgül sayıda yörüngeye dağılmış, belirli enerji seviyelerine sahip elektronlar içerir. Şekil 2.10'da neon yörüngelerindeki elektronların dağılımını gösteren bir diyagram örneği verilmiştir. Yörüngeyi bir elektron kabuğu bileşeni olarak düşünebiliriz. İlk elektron kabuğu küresel biçimli bir tane *s* yörüngesine sahiptir. Bu yörüngeye 1*s* adı verilir. İkinci elektron kabuğu ise dört yörüngeye sahiptir: bir tane büyük ve küresel *s* yörüngesi (2*s* olarak adlandırılır) ve lobuta benzeyen üç adet *p* yörüngesi (2*p* yörüngeleri olarak adlandırılır). (Üçüncü ve daha üstteki elektron kabukları da daha kompleks şekilli *s* ve *p* yörüngelerine sahiptir.)

Tek yörüngede 2'den fazla elektron bulunmaz. Dolayısıyla ilk elektron kabuğunun *s* yörüngesinde sadece 2 elektron yer alabilir. Hidrojen atomunun bir elektronu 1*s* yörüngesinde yer alır. Helyum atomunun iki elektronu için aynı durum söz konusudur. İkinci elektron kabuğundaki dört yörünge her birinde iki tane olmak üzere toplam sekiz elektron içerebilir. Dört yörüngenin her birindeki elektronların sahip oldukları enerji hemen hemen aynıdır. Ancak bu elektronlar farklı mekânlarda hareket ederler.

Atomların reaktivitesi, valans kabuklarında yer alan bir ya da daha fazla yörüngede eşleşmemiş elektronlar bulunmasından kaynaklanır. Bir sonraki kısımda göreceğiniz gibi atomlar valans kabuklarını tamamlayacak şekilde etkileşirler. Bu etkileşimler *eşleşmemiş* elektronlar aracılığı ile gerçekleşir.



(a) Elektron dağılım diyagramı. Buradaki elektron dağılım diyagramı toplam 10 elektron içeren neon atomuna aittir. İç içe geçmiş dairelerin her biri, elektron yörüngelerine bölünebilen bir elektron kabuğunu temsil eder.

(b) Elektron yörüngeleri. Üç-boyutlu şekiller elektron yörüngelerini temsil etmektedir (Elektron yörüngeleri bir atoma ait elektronların en yüksek olasılıkla bulundukları mekânlardır). Her yörüngede en fazla 2 elektron bulunabilir. Soldaki ilk elektron kabuğu 1*s* olarak gösterilen bir tane küresel (*s*) yörüngeye sahiptir. Sağdaki ikinci kabuk bir tane daha büyük *s* yörüngesi (ikinci kabuğu gösterecek şekilde 2*s* olarak ifade edilir) ve üç tane de lobut şeklinde *p* (2*p*) yörüngesi içerir. Üç adet 2*p* yörüngesi atomun x, y ve z eksenleri boyunca, birbirlerine dik açı yapacak şekilde yerleşmişlerdir. Her 2*p* yörüngesi farklı bir renkte gösterilmiştir.

(c) Üst üste çakışmış elektron yörüngeleri. Toplam olarak 10 elektrona sahip olan neon elementini sembolize etmek için, ilk kabuğun 1*s* yörüngesi ile ikinci kabuğun 2*s* ve üç adet 2*p* yörüngesi üst üste çakıştırılmıştır.

▲ **Şekil 2.10 Elektron yörüngeleri.**

KAVRAM KONTROLÜ 2.2

1. Lityum atomu 3 proton, 4 nötron içerir. Lityumun atomik kütlesi kaç daltondur?
2. Azot atomu 7 proton içerir. Azotun en yaygın izotopunun 7 nötronu vardır. Azotun radyoaktif izotopu ise 8 nötron içerir. Bu radyoaktif azotun atom sayısını ve atomik kütlesini kimyasal sembol yazım kuralına uygun olarak yazınız.
3. Florun kaç tane elektronu, kaç tane elektron kabuğu vardır? Elektronların yer aldığı yörüngeleri adlandırınız. Valans kabuğunu tamamlamak için kaç tane elektron gerekir?
4. EĞER ÖYLE İSE? Şekil 2.9'da verilen tabloda eğer iki ya da daha fazla element aynı sırada ise, bunların ortak özellikleri nedir? Eğer iki ya da daha fazla element aynı kolonda ise bunların ortak özellikleri nedir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

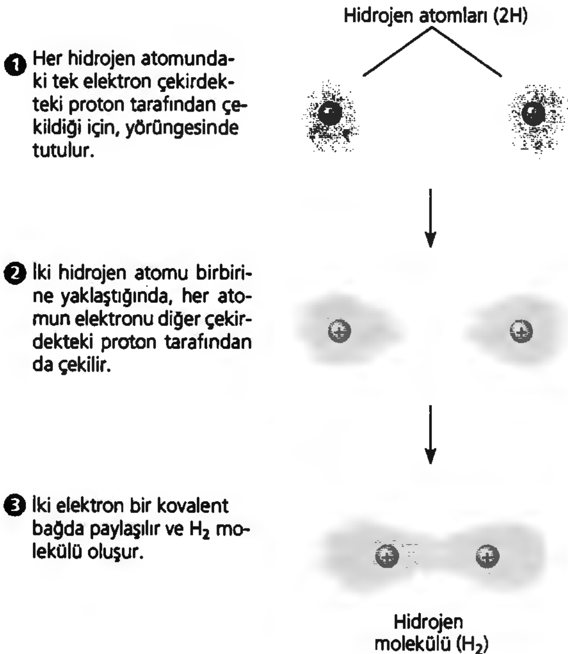
KAVRAM 2.3

Moleküllerin oluşumu ve işlevleri atomlar arasındaki kimyasal bağlara bağlıdır

Atomların yapısını gözden geçirdiğimize göre, şimdi artık organizasyon hiyerarşisinde bir üst basamağa çıkarak, atomların molekülleri oluşturmak üzere nasıl birleştiklerini inceleyebiliriz. Tamamlanmamış valans kabuklarına sahip atomlar belirli atomlarla etkileşirler. Bu etkileşim sırasında her iki taraf kendi valans kabuğunu tamamlar: Atomlar valans elektronlarını ya paylaşırlar ya da birbirlerine aktarırlar. Bu etkileşimler genellikle atomların birbirlerine yaklaşmasıyla sonuçlanır ki atomları bir arada tutan bu çekim **kimyasal bağ** olarak adlandırılır. En güçlü kimyasal bağ çeşitleri kovalent bağ ve iyonik bağdır.

Kovalent Bağlar

Kovalent bağ iki atom arasında bir çift valans elektronunun paylaşılmasıdır. Örneğin, iki hidrojen atomu birbirine doğru yaklaştığında ne olduğuna bakalım. Hidrojenin ilk kabukta 1 tane valans elektronuna sahip olduğunu, ancak bu kabuğun elektron kapasitesinin 2 olduğunu hatırlayınız. İki hidrojen atomu 1*s* yörüngeleri üst üste çakışacak kadar birbirine yaklaştığında, elektronlarını paylaşabilirler (**Şekil 2.11**). Bu durumda her hidrojen atomu 2 elektrona sahip olur ve böylece valans kabuğundaki elektron sayısı tamamlanır. Kovalent bağlarla bir arada tutulan iki ya da daha fazla sayıdaki atom, bir **molekül** oluşturur. Burada verdiğimiz örnek bir hidrojen molekülüdür.



▲ **Şekil 2.11 Kovalent bağ oluşumu.**

Şekil 2.12a hidrojen molekülünü temsil etmede kullanılan çeşitli biçimleri göstermektedir. Hidrojenin *molekül formülü* olan H_2 bu molekülün iki hidrojen atomundan oluştuğunu gösterir. Elektron paylaşımı, *Lewis nokta yapısı* adı verilen dağılım şeması ile gösterilebilir. Bu şemada elementlerin sembolleri valans elektronlarını temsil eden noktalarla çevrelenir (H:H). H–H şeklindeki *yapısal formülü* de kullanabiliriz. Bu formüldeki düz çizgi bir **tek bağı** yani ortaklaşa kullanılan bir çift elektronu temsil eder. Uzay modeli ise molekülün gerçek biçimini yansıtır.

İkinci elektron kabuğunda 6 elektron içeren oksijen, valans kabuğunu tamamlamak için 2 elektrona gereksinim duyar. İki oksijen atomu *iki* çift valans elektronunu paylaşarak bir molekül oluşturur (**Şekil 2.12b**). Dolayısıyla bu iki atom **çift bağ** (O═O) ile bağlıdır.

İsim ve Molekül Formülü	Elektron Dağılım Diyagramı	Lewis Nokta Yapısı ve Yapısal Formül	Uzay Modeli
(a) Hidrojen (H_2). İki hidrojen atomu bir çift elektronu paylaşarak bir tane kovalent bağ kurar.		H:H H—H	
(b) Oksijen (O_2). İki oksijen atomu iki çift elektronu paylaşarak çift bağ oluşturur.		Ö::Ö O═O	
(c) Su (H_2O). İki hidrojen atomu bir tane oksijen atomu ile tekli bağlarla bağlanır ve su molekülü oluşturur.		:Ö:H H O—H H	
(d) Metan (CH_4). Dört hidrojen atomu bir karbon atomunun valansını tamamlayarak metan oluşturur.		H H:C:H H H H—C—H H	

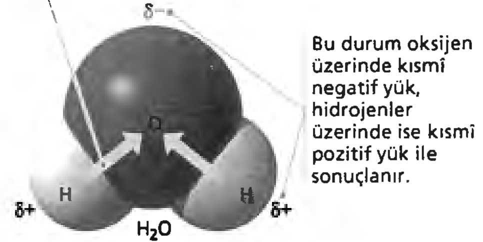
▲ **Şekil 2.12 Dört farklı moleküldeki kovalent bağlar.** Bir atomun valans kabuğunun tamamlanması için gereken elektronların sayısı genellikle atomun kaç tane bağ oluşturacağını belirler. Bu şekil kovalent bağları belirtmek için kullanılan farklı modelleri göstermektedir.

Valans elektronlarını paylaşabilen her atom, bu atomun oluşturabileceği kovalent bağ sayısı kadar bağ yapabilme yeteneğindedir. Bağlar kurulduğunda, atom valans elektronlarını tamamen doldurmuş olur. Örneğin oksijenin bağ yapabilme kapasitesi 2'dir. Bir atomun bağ yapabilme kapasitesi **valans** olarak adlandırılır ve bu değer genellikle atomun en dış (valans) kabuğundaki eşleşmemiş elektronların sayısına eşittir. Şekil 2.9'daki elektron dağılım şemalarını inceleyerek hidrojen, oksijen, azot ve karbonun valanslarını saptamaya çalışırsanız, bu değerlerin hidrojen için 1, oksijen için 2, azot için 3, karbon için ise 4 olduğunu görürsünüz. Bununla birlikte periyodik tablonun üçüncü sırasındaki elementler için durum biraz karmaşıktır. Örneğin fosfor (P) valans kabuğunda üç tane eşleşmemiş elektrona sahiptir. Buradan tahmin edilebileceği gibi fosfor, üç valansa sahip olabilir. Bununla birlikte, biyolojik olarak önemli olan moleküllerde fosforun valansı genellikle 5 olup, bu element üç adet tek, bir tane de çift bağ oluşturur. Dolayısıyla fosfor aynı zamanda 5 valansa sahip olabilir.

H_2 ve O_2 molekülleri saf element olup, bileşik değildir; çünkü bileşik iki ya da daha fazla sayıda *farklı* elementten oluşur. H_2O molekül formülüne sahip olan su bir bileşiktir. Oksijen atomunun valansını tamamlamak için, iki hidrojen atomu gerekir. **Şekil 2.12c** bir su molekülünün yapısını göstermektedir. Su canlılar için çok önemli olduğundan, Bölüm 3 tümüyle suyun yapı ve davranışına ayrılmıştır.

Bileşik olan bir başka molekül, molekül formülü CH_4 olan ve doğalgazın temel bileşeni niteliğindeki metandır. Metandaki dört hidrojen atomunun her birinin valansı 1'dir. Bu hidrojenler valansı 4 olan karbon atomunun valansını tamamlar (**Şekil 2.12d**). Bölüm 4'de diğer karbon bileşiklerine ilişkin örnekler göreceğiz.

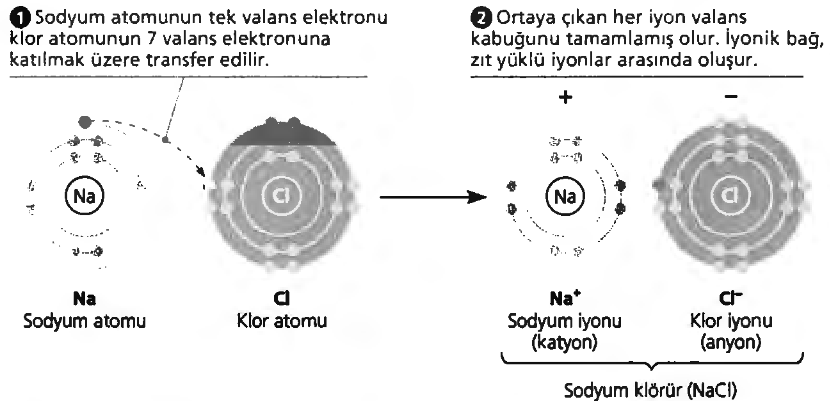
Bir moleküldeki atomlar hangi elemente ait olduklarına bağlı olarak paylaşılan elektronları kendilerine doğru çekerler. Bir atomun kovalent bağ elektronlarına karşı gösterdiği çekim, **elektronegativite** olarak adlandırılır. Bir atom ne kadar elektronegatif ise, paylaşılan elektronları kendine doğru çekme gücü o kadar fazladır. Aynı elementin iki atomu arasındaki bir kovalent bağda, elektronlara karşı gösterilen çekim gücü birbirlerine eşittir; çünkü bu iki atomun elektronegativitesi eşittir. Bu tip bağa **polar-olmayan kovalent bağ** denir. O_2'deki çift bağ gibi, H_2'deki kovalent bağ da polar-olmayan bağdır. Bununla birlikte, bir atom daha elektronegatif bir başka atoma bağlı ise, bağ elektronları eşit olarak paylaşılmaz. Bu tip bağ, **polar kovalent bağ** olarak adlandırılır. Bu gibi bağların polaritesi iki atomun bağıl elektronegativitelerine bağlı olarak değişir. Örneğin su molekülündeki oksijen ile hidrojen atomları arasındaki bağlar oldukça polardır (**Şekil 2.13**). Tüm elementler içinde en elektronegatif olanlardan biri oksijendir ve elektronları hidrojenlerden çok daha büyük bir güçle kendine doğru çeker. Oksijen ile hidrojen arasındaki kovalent bağda, elektronlar oksijen çekirdeği etrafında, hidrojen çekirdeği etrafında geçirdiklerinden daha uzun süre geçirirler. Elektronlar eksi yük taşıdıkları ve su molekülü içindeki oksijene doğru çekildikleri için, oksijen atomu kısmî eksi yük taşır ve Yunan alfabesindeki delta harfi kullanılarak δ- şeklinde gösterilir. Buna karşılık her hidrojen atomu kısmî pozitif yük taşır ve δ+ ile sembolize edilir. Metandaki tek bağlar ise çok daha az polardır; çünkü karbon ve hidrojenin elektronegativiteleri birbirine benzer.



▲ **Şekil 2.13 Su molekülündeki polar kovalent bağlar.**

İyonik Bağlar

Bazı durumlarda iki atomun valans elektronlarına karşı gösterdikleri çekim eşit olmaktan o kadar uzaktır ki, daha elektronegatif olan atom diğer atomun bütün elektronlarını tamamen kendi üzerine alır. Bir sodyum atomunun ($_{11}Na$) bir klor atomu ($_{17}Cl$) ile karşılaşmasında, böyle bir durum ortaya çıkar (**Şekil 2.14**). Bir sodyum atomu üçüncü elektron kabuğundaki bir tane valans elektronu da dahil olmak üzere toplam 11 elektron içerir. Klor atomunun toplam 17 elekt-



▲ **Şekil 2.14 İyonik bağlanmadaki elektron aktarımı.** İyonik bağ, zıt elektrik yükü taşıyan atomlar yani iyonlar arasındaki çekimdir. İyonik bağ zıt elektrik yükü taşıyan herhangi iki iyon arasında kurulur.

ronu vardır ve bunların 7 tanesi valans kabuğunda bulunur. Bu iki atom karşı karşıya geldiğinde, sodyumun tek valans elektronu klor atomuna aktarılır. Sonuçta, her iki atom valans kabuklarındaki elektronları tamamlamış olur. (Bu noktadan sonra, sodyum artık üçüncü kabukta elektron içermediği için, ikinci kabuk valans kabuğu haline gelir.)

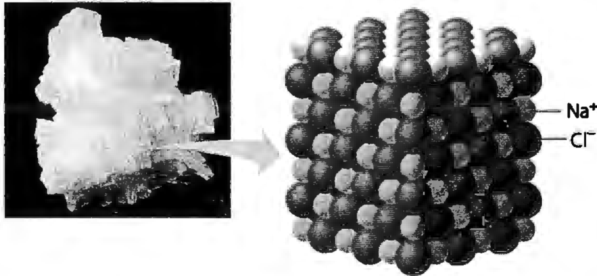
Bu iki atom arasındaki elektron aktarımı, bir birim eksi yükün sodyumdan klora geçmesine neden olur. Bu durumda sodyum 11 proton ve sadece 10 elektrona sahip olduğundan, +1 net elektrik yükü içerecektir. Elektrik yükü taşıyan bir atom (ya da molekül) **iyon** olarak adlandırılır. Elektrik yükü artı ise, bu iyonun özel adı **katyon**dur. Sodyum atomu bir katyon haline gelmiştir. Bunun tersine, ekstra bir elektron kazanan klor şimdi 17 proton ve 18 elektrona sahiptir. Bundan ötürü klorun elektrik yükü -1'dir. Klor atomu klor iyonu -**anyon**- yani eksi yüklü iyon haline gelmiştir. Katyonlar ve anyonlar zıt yükler taşıdıklarından ötürü, birbirlerini çekerler; bu etkileşim **iyonik bağ** olarak adlandırılır. Bir elektronun aktarımı bağ oluşumu anlamına gelmez ama bağ oluşumuna izin verir; çünkü bu aktarım, zıt yüklü iki iyon oluşumu ile sonuçlanır. Birbirlerine zıt yük taşıyan herhangi iki iyon iyonik bağ oluşturabilir. İyonlar sahip oldukları yükü, birbirlerine elektron aktarımı yaparak kazanmak zorunda değildirler.

İyonik bağlarla oluşturulan, bileşiklere **iyonik bileşikler** ya da **tuzlar** denir. İyonik bir bileşik olan sodyum klorür (NaCl) bildiğimiz sofra tuzudur (**Şekil 2.15**). Tuzlar doğada genellikle değişik büyüklük ve biçimlerdeki kristaller halinde bulunurlar. Bu kristaller çok sayıdaki katyon ve anyonun elektriksel çekim ile bağlanarak, üç-boyutlu örgü halinde düzenlenmeleriyle oluşan birliklerdir. Bir tuz kristali, bir kovalent bileşikte bulunan moleküllere benzer moleküllerden oluşmaz. Bunun nedeni, kovalent bağlı bir molekülün belirli büyüklük ve sayıda atomdan oluşmasıdır. NaCl gibi iyonik bir bileşiğin formülü sadece tuz kristalindeki elementlerin oranını belirtir. "NaCl" bir molekül değildir.

Bütün tuzlar eşit sayıda katyon ve anyon içermez. Örneğin, iyonik bir bileşik olan magnezyum klorür ($MgCl_2$) her magnezyum iyonu için iki klor iyonuna sahiptir. Magnezyumun ($_{12}Mg$) valans kabuğunu tamamlaması için, en dıştaki 2 elektronu kaybetmesi gerekir. Dolayısıyla bu atom, net +2 yüke sahip bir katyon (Mg^{2+}) haline gelme eğilimindedir. Bu nedenle bir magnezyum katyonu iki klor anyonu ile iyonik bağlar kurabilir.

İyon terimi elektriksel olarak yüklü tüm moleküller için geçerlidir. Örneğin, amonyum klorür tuzunda (NH_4Cl) anyon klor iyonu (Cl^-), katyon ise dört adet hidrojen atomuna kovalent bağlı azot atomu içeren amonyum (NH_4^+) iyonudur. Amonyum iyonu +1 elektrik yükü taşır; çünkü 1 elektron eksiği vardır.

İyonik bağların gücü çevre tarafından etkilenir. Kuru tuz kristalindeki bağlar o kadar güçlüdür ki, kristali iki parçaya ayırmak için keski ve çekiç gerekir. Buna karşılık aynı tuz kristali suda eridiğinde, iyonik bağlar çok güçsüz hale gelir; çünkü her iyon su molekülleri ile etkileşir ve taşıdığı yük kısmen maskelenir. Ticari olarak satılan birçok ilaç tuz formundadır; çünkü bunlar katı haldeyken oldukça kararlı olmakla birlikte su içinde kolayca erirler. Bir sonraki bölümde suyun, tuzları nasıl erittiğini öğreneceksiniz.



▲ **Şekil 2.15 Sodyum klorür (NaCl) kristali.** Sodyum (Na^+) ve klor (Cl^-) iyonları iyonik bağlarla bir arada tutulurlar. NaCl formülü Na^+ ile Cl^- oranının 1:1 olduğunu gösterir.

Zayıf Kimyasal Bağlar

Canlı organizmalardaki en güçlü kimyasal bağların çoğu, hücre moleküllerini oluşturmak üzere atomları birleştiren kovalent bağlardır. Ancak moleküller içindeki ve arasındaki bağlanmalar da hücreler için vazgeçilmez niteliktedir; çünkü bunlar canlılığın ortaya çıkmasına katkı yaparlar. Hücre içindeki birçok biyolojik molekül işlevsel biçimlerini zayıf bağlar aracılığı ile korur. Buna ek olarak, hücre içindeki iki molekül temas ettiğinde, zayıf kimyasal bağlarla geçici olarak birbirlerine tutunurlar. Zayıf bağların geri dönüşebilir olması bir avantaj sağlar. Şöyle ki iki molekül bir araya gelebilir, birbirine cevap oluşturur ve daha sonra ayrılabilir.

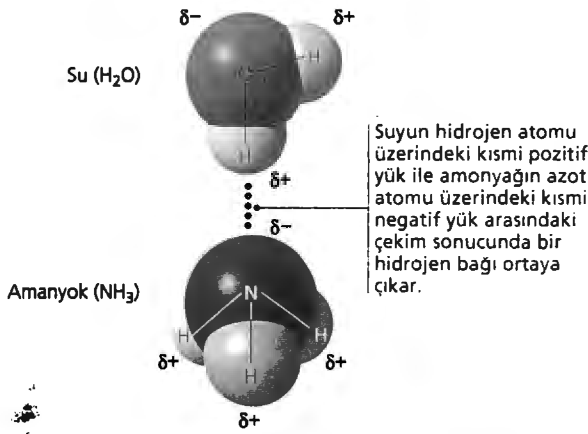
Organizmalarda önemli olan birkaç zayıf bağ vardır. Bunlardan biri yukarıda sözünü ettiğimiz suda çözünmüş iyonlar arasında kurulan iyonik bağlardır. Canlılar için hayati öneme sahip diğer bağlar hidrojen bağları ve Van der Waals etkileşimleridir.

Hidrojen Bağları

Çeşitli zayıf kimyasal bağ tipleri arasında hidrojen bağları canlı kimyası açısından çok önemli olduğu için, bu bağ tipini özel olarak incelemek gerekir. Elektronegatif bir atoma kovalent olarak bağlı bir hidrojen atomunun kısmî pozitif yükü bu hidrojenin bir başka elektronegatif atoma doğru çekilmesine neden olur. Bir hidrojen ile bir elektronegatif atom arasındaki kovalent olmayan bu tip çekim, **hidrojen bağı** olarak adlandırılır. Canlı hücrelerde bu bağa katılan elektronegatif atomlar genellikle oksijen ve azottur. Basit bir örnek olarak su (H_2O) ile amonyak (NH_3) arasındaki hidrojen bağını incelemek için Şekil 2.16'ya bakınız.

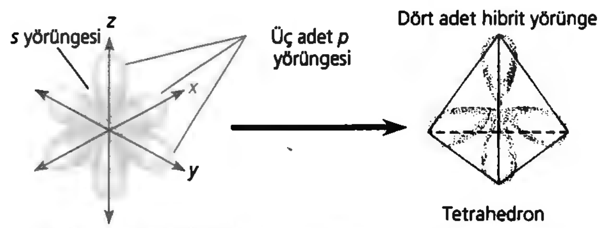
Van der Waals Etkileşimleri

Polar olmayan kovalent bağlar taşıyan bir molekül bile artı ve eksi yüklü kısımlara sahip olabilir. Böyle bir molekül içindeki elektronlar daima simetrik bir dağılım içinde olmayabi-



▲ **Şekil 2.16 Hidrojen bağı.**

ÇİZİNİZ *Yapısal formülleri kullanarak beş tane su molekülü çizin ve bunların birbirleri ile nasıl hidrojen bağları yaptığını gösterin.*



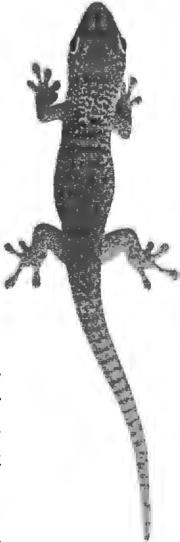
(a) Yörüngelerin hibritleşmesi. Kovalent bağda yer alan valans kabuğuna ait bir adet *s* ve üç adet *p* yörüngesi, gözyaşı biçiminde dört tane hibrit yörünge oluşturmak üzere birleşir. Bu yörüngeler hayalî bir düzgün dörtyüzlünün (pembe) dört köşesine doğru uzanırlar.

	Uzay Modeli	Top ve Çubuk Modeli	Hibrit-Yörünge (top ve çubuk modeli ile üst üste çalıştırılmış)
Su (H_2O)		H O H 104.5°	Bağ yapmamış elektron çifti; O; H; H
Metan (CH_4)		H C H H H	H C H H H

(b) Molekül modelleri. Su ve metanın molekül biçimlerini temsil etmek için kullanılan üç tip model ile gösterilişi.

▲ **Şekil 2.17 Hibrit yörüngelerden kaynaklanan molekül biçimleri.**

lir ve şansa bağlı olarak herhangi bir anda molekülün değişik kısımlarında kümelenebilirler. Bunun sonucu olarak, tüm atomların ve moleküllerin birbirlerine tutunmasını mümkün kılan ve her an değişebilen artı ve eksi yüklü kısımlar ortaya çıkar. **Van der Waals etkileşimleri** adı verilen bu zayıf etkileşimler sadece atomlar ve moleküller birbirlerine çok yaklaştıkları zaman ortaya çıkarlar. Tek başına olduğunda zayıf olan bu tip etkileşimler çok sayıda olduklarında oldukça güçlüdürler: Van der Waals etkileşimleri ev kelerinin (geko) (sağda) düz duvara tırmanmasının nedenidir! Gekonun her başparmağında yüz binlerce ince tüy vardır. Bu tüylerin uç kısımlarındaki çoklu uzantılar tüyün yüzey alanını artırırlar. Öyle görünüyor ki, tüy ucundaki moleküllerle duvar yüzeyinde bulunan moleküller arasındaki Van der Waals etkileşimleri çok sayıda olduklarından, gekonun vücut ağırlığını kaldıracak gücü oluşturabilmektedirler.



Van der Waals etkileşimleri, hidrojen bağları, iyonik bağlar ve diğer zayıf bağlar sadece moleküller arasında değil, protein gibi tek bir büyük molekülün farklı bölgeleri arasında da oluşabilirler. Bu bağlar birlikte etki ettiklerinde büyük bir molekülün üç-boyutlu biçimini güçlendirirler. Bölüm 5'de zayıf bağların önemli biyolojik rolleri konusunda daha fazla şey öğreneceksiniz.

Moleküler Biçim ve İşlev

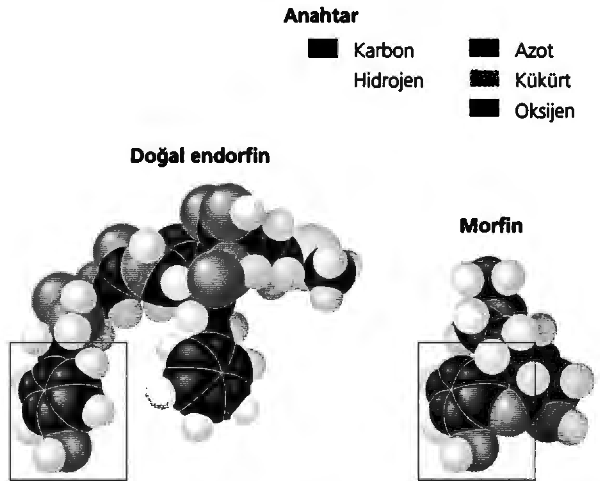
Bir molekül kendine özgü büyüklük ve biçime sahiptir. Bir molekülün özgül biçimi, onun canlı hücre içindeki işlevi için genellikle çok önemlidir.

H_2 ya da O_2 gibi iki atomdan oluşan bir molekül daima doğrusal biçimli olmakla birlikte, ikiden fazla atom taşıyan moleküller daha karmaşık biçimlere sahiptir. Bu biçimler atom yörüngelerinin pozisyonları tarafından belirlenir. Bir atom kovalent bağlar oluşturduğu zaman, valans kabuğundaki yörüngeler yeniden şekillenir. *s* ve *p* yörüngelerinin her ikisinde de valans elektronlarına sahip olan atomlardaki (**bkz. Şekil 2.11**) bir adet *s* ve üç adet *p* yörüngesi, atomun çekirdek bölgesinden dışanya doğru uzanan ve biçimleri gözyaşına benzeyen 4 tane yeni yörünge oluşturacak şekilde hibritleşirler (**Şekil 2.17a**). Eğer bu gözyaşlarının geniş kısımlarını düz çizgilerle birleştirirsek, üçgen tabanlı piramidal bir geometrik biçim elde ederiz. Bu biçime düzgün dörtyüzlü (tetrahedron) adı verilir.

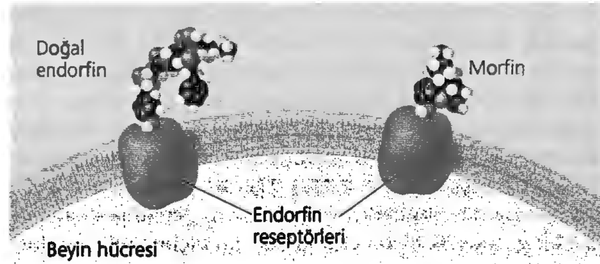
Su (H_2O) molekülünde oksijen atomunun valans kabuğundaki hibrit yörüngelerden ikisi hidrojen atomlarıyla paylaşılır (**Şekil 2.17b**). Ortaya çıkan sonuç, şekli kabaca V harfine benzeyen bir moleküldür. Bu molekülün iki kovalent bağı arasındaki açı 104.5°'dir.

Metan (CH_4) molekülünün biçimi tam bir düzgün dörtyüzlüdür; çünkü karbonun hibrit yörüngelerinin dördü de hidrojenlerle paylaşılır (bkz. Şekil 2.17b). Karbon atomunun çekirdeği merkezde yer alırken, bunun dört kovalent bağı düzgün- dörtyüzlünün köşelerindeki hidrojen çekirdeklerine doğru uzanır. Canlı maddenin yapısını kuran moleküllerin de dahil olduğu daha büyük moleküller çok sayıda karbon içerir ve daha karmaşık biçimlere sahiptirler. Bununla birlikte dört atoma bağlı haldeki karbon atomunun düzgün dörtyüzlü biçimi, bu gibi moleküllerde tekrarlanan bir motif olarak yer alır.

Biyolojide molekülün biçimi kritik bir öneme sahiptir; çünkü biyolojik moleküllerin birbirlerini özgüllükle tanıyarak tepki vermeleri, onların biçimleri tarafından belirlenir. Biyolojik moleküller genellikle zayıf bağlar aracılığı ile geçici olarak birbirlerine bağlanırlar. Ancak bunun mümkün olabilmesi için bu moleküllerin komplemanter biçimlere sahip olmaları gerekir. Bu özgüllüğü afyon bitkisinden elde edilen opiat türü ilaçların etkisinde görmek mümkündür. Morfin ve eroin gibi opiatlar beyin hücrelerinin yüzeyindeki özgül reseptör moleküllere bağlanarak ağrıyı azaltır ya da ruh halini değiştirirler. Beyin hücreleri neden bizim vücudumuz tarafından yapılmayan opiatlar için reseptör taşır? 1975 yılında keşfedilen endorfinler bu soruyu cevapladılar. Hipofiz bezi tarafından salınan endorfinler, reseptörlere bağlanarak ağrı gideren ya da örneğin yoğun egzersiz gibi stres durumlarında mutluluk veren sinyal molekülleridir. Opiatların biçimsel olarak endorfinlere benzediği ve onları taklit ederek beyindeki endorfin reseptörlerine bağlandıkları ortaya çıkmıştır. Opiatların (örneğin morfin) ve endorfinlerin benzer etkilere sahip olma nedeni budur (**Şekil 2.18**). Molekül biçiminin beyin kimyasındaki rolüne ilişkin bu örnek, biyolojinin bütünleyici temalarından birisi olan yapı ile işlev arasındaki ilişkiyi göstermektedir.



(a) Endorfin ve morfinin yapıları. Endorfin molekülünün çerçeve içine alınmış olan kısmı, beyindeki hedef hücreler üzerinde bulunan reseptör moleküller tarafından tanınır. Morfin molekülünün çerçeve içinde gösterilmiş olan kısmı, endorfinin reseptöre bağlanan kısmına çok benzer.



(b) Endorfin reseptörlerine bağlanma. Hem endorfin hem de morfin beyin hücrelerinin yüzeyindeki endorfin reseptörlerine bağlanabilir.

▲ **Şekil 2.18 Moleküler taklit.** Morfin beynin doğal endorfinlerini taklit ederek, acı algılanmasını ve duygusal durumu etkiler.

KAVRAM KONTROLÜ 2.3

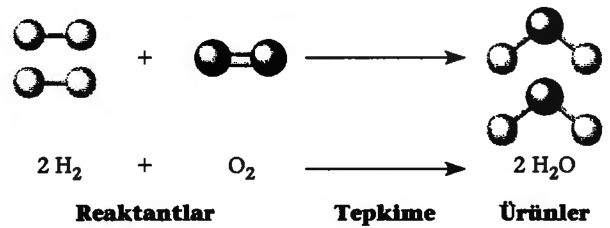
1. H—C=C—H yapısı kimyasal olarak neden bir anlam taşımaz?
2. Magnezyum klorür ($MgCl_2$) kristalindeki atomları bir arada tutan nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Siz bir farmasötik araştırıcısı olsaydınız, doğal sinyal moleküllerinin üç boyutlu biçimlerini neden öğrenmek isterdiniz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

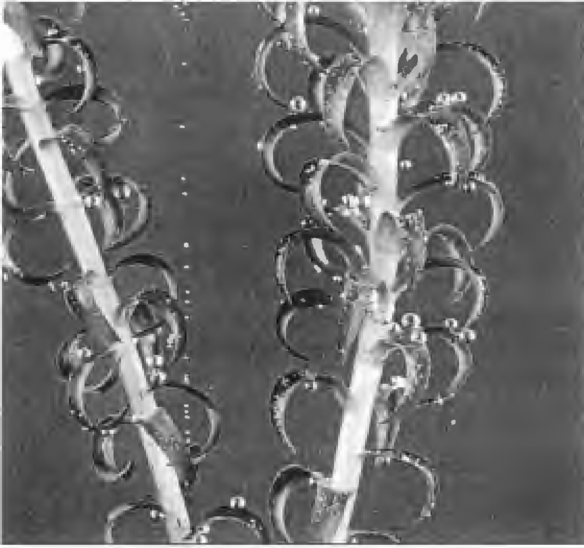
KAVRAM **2.3**

Kimyasal tepkimeler kimyasal bağları kurar ya da kırar

Maddenin bileşiminde değişikliğe yol açacak kimyasal bağlar kurulması ya da kırılması **kimyasal tepkimeler** olarak adlandırılır. Su oluşturmak üzere hidrojen ile oksijen arasındaki tepkime buna bir örnektir:



Bu tepkime H_2 ve O_2'nin kovalent bağlarını kırar ve H_2O'daki yeni bağları kurar. Bir kimyasal tepkimeyi yazarken, **reaktantlar** olarak adlandırılan başlangıç maddelerinin **ürünlere** dönüşümünü belirtmek için bir ok kullanırız. Katsayılar tepkimeye katılan moleküllerin sayısını belirtir; örneğin H_2'nin önündeki 2, tepkimenin iki molekül hidrojen ile başladığını ifade eder. Tepkimeye giren atomla-

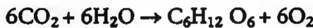


▲ **Şekil 2.19 Fotosentez: güneşten sağlanan güç ile maddenin yeniden düzenlenişi.** Tatlı su bitkisi olan *Elodea* fotosentez adı verilen ve güneş ışığından güç sağlayan kimyasal süreçte karbon dioksit ve suyun atomlarını yeniden düzenleyerek şeker üretir. Şekerin çoğu daha sonra diğer besin moleküllerine dönüştürülür. Fotosentezin yan ürünü oksijen gazıdır (O_2). Fotoğrafta yapraklardan çıkan oksijen baloncuklarına dikkat ediniz.

? *Bu fotoğraf ile fotosentez reaktantları ve ürünleri için metin içinde verilen eşitlik arasındaki ilişkiyi açıklayınız. (Bölüm 10'da fotosentez konusunu daha ayrıntılı olarak öğreneceksiniz.)*

nın tümümün ürünlerde hesaba katılması gerektiğine dikkat ediniz. Bir kimyasal tepkimede madde korunur: Tepkimeler maddeyi yeniden yaratamaz ya da yok edemez, sadece onu yeniden düzenler.

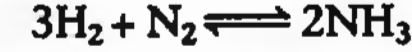
Yeşil bitki dokularının hücrelerinde cereyan eden fotosentez, maddeyi yeniden düzenleyen kimyasal tepkimelere ilişkin çok önemli bir örnektir. İnsanlar ve diğer hayvanlar, besin ve oksijen sağlamak için fotosenteze bağımlıdırlar ve bu süreç hemen hemen bütün ekosistemlerin temelini kurar. Aşağıda kısaca yazılmış halde verilen tepkime denklemi, fotosentez sürecini özetlemektedir.



$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Fotosentezin hammaddeleri havadan alınan karbon dioksit (CO_2) ve topraktan absorblanan sudur (H_2O). Bu bileşenlerin bitki hücreleri içinde glukoz ($C_6H_{12}O_6$) adı verilen şeker ile oksijen moleküllerine (O_2) dönüşümü, güneş ışığı tarafından sağlanır. Yan ürün olan oksijen, bitki tarafından çevreye salınır (**Şekil 2.19**). Fotosentez çok sayıda kimyasal tepkimeyi içermekle birlikte, başlangıçtaki atomların çeşit ve sayıları değişmeden kalır. Kısaca, madde güneş ışığından sağlanan enerji girdisi ile yeniden düzenlenmiştir.

Bazı kimyasal tepkimeler sonlanmaya doğru gider; yani bütün reaktantlar ürünlere dönüşür. Bütün tepkimeler geri-dönüşümlüdür. Böylece ileri tepkimenin ürünleri geri yöndeki tepkimenin reaktantları haline gelir. Örneğin hidrojen ve azot molekülleri amonyak oluşturmak üzere birleşirler, ancak amonyak da hidrojen ve azot oluşturacak şekilde yıkılabilir:



$$3H_2 + N_2 \rightleftharpoons 2NH_3$$

Zıt yönlerdeki iki ok tepkimenin geri-dönüşümlü olduğunu gösterir.

Bir tepkimenin hızını etkileyen etmenlerden biri reaktantların derişimidir. Reaktant moleküllerinin derişimi ne kadar yüksek ise bunların birbirleriyle çarpışma sayıları ve ürünler oluşturmak üzere etkileşme olanakları o kadar fazladır. Aynı durum ürünler için de geçerlidir. Ürünler biriktikçe, geri yöndeki tepkimeye yol açacak çarpışmalar da giderek artan sıklıkta olacaktır. Bunun doğal sonucu olarak, ileri ve geri tepkimeler aynı hızda cereyan eder ve reaktantlarla ürünlerin bağıl derişimleri değişmez. İki yöndeki tepkimenin tam olarak dengelendiği duruma **kimyasal denge** adı verilir. Bu denge dinamiktir; tepkimeler halen devam etmekte ancak bunun reaktant ve ürün derişimleri üzerine herhangi bir etkisi olmamaktadır. Reaktant ve ürün derişimlerinin birbirlerine eşit olması, denge anlamına gelmez; sadece bunların derişimleri kararlı hale gelmiş demektir. Amonyak örneğindeki tepkime, amonyağın yıkılma hızı, onun oluşum hızına eşitlendiğinde dengeye ulaşır. Bazı tepkimelerde denge noktası çok sağda yer alır ve bu tepkimeler tamamlanmaya doğru ilerler. Diğer bir deyişle tüm reaktantlar ürünlere dönüştürülür.

Canlılardaki önemli molekül tiplerini ayrıntılarıyla öğrendikten sonra kimyasal tepkimeler konusuna tekrar döneceğiz. Bundan sonraki bölümde organizmalarda cereyan eden tüm kimyasal süreçlerin su ortamında gerçekleştiğini göz önünde bulundurarak, su bahsini inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 2.4

1. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 42'de top ve çubuk modelleri ile gösterilen hidrojen ve oksijen arasındaki su oluşum tepkimesini inceleyin. Şekil 2.12'yi dikkate alarak bu tepkimeyi temsil eden Lewis nokta yapılarını çizin.
2. Dengede reaktantlardan ürünlerin oluşumu mu, yoksa ürünlerden reaktantların oluşumu mu daha hızlı gerçekleşir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Fotosentez ürünlerini reaktantlar, reaktantlarını ise ürünler olarak kullanan tepkimeyi yazın. Bir başka ürün olarak enerjiyi ekleyin. Bu yeni eşitlik sizin hücrelerinizde gerçekleşen olayı tanımlamaktadır. Bu eşitliği sözcüklerle ifade edin. Bu eşitlik solunumla nasıl ilişkilendirilir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 2.1

Madde saf kimyasal elementleri ve elementlerin bir araya gelmesiyle oluşan bileşikleri içerir (ss. 31-32)

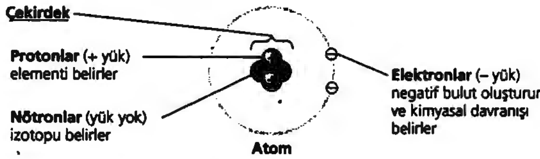
- **Elementler** başka bileşiklere yıkılamazlar. Bir **bileşik** iki ya da daha fazla farklı elementi belirli bir oranda içerir. Karbon, oksijen, hidrojen ve azot canlı maddenin yaklaşık % 96'sını oluşturur.

? *Diyetle almanız gereken iyot ve demir yine diyetle almanız gereken kalsiyum ve fosfordan ne bakımdan farklıdır?*

KAVRAM 2.2

Bir elementin özellikleri onun atomlarının yapısına bağlıdır (ss. 33-37)

- **Atom** bir elementin aşağıdaki bileşenlerden oluşan en küçük parçasıdır:



- Elektriksel olarak nötr olan atomlar eşit sayıda elektron ve proton içerirler; protonların sayısı **atom sayısını** belirler. **Atomik kütle** dalton cinsinden ölçülür ve kabaca protonlarla nötronların toplamına eşittir. Bir elementin **izotopları** nötron sayısı ve dolayısıyla kütle açısından birbirlerinden farklıdır. Kararsız izotoplar radyoaktivite halinde parçacık ve enerji yayarlar.
- Bir atomdaki elektronlar özgül **elektron kabuklarını** işgal ederler; bir kabuktaki elektronlar kendilerine özgü enerji düzeyine sahiptir. Kabuklardaki elektronların dağılımı atomun kimyasal davranışını belirler. En dıştaki **valans kabuğu** tamamlanmamış olan bir atom reaktiftir.
- Elektronlar elektron kabuklarının bileşenleri olan **yörüngelerde** yer alırlar. Yörüngeler özgül biçimlere sahip üç-boyutlu uzay parçalarıdır.

Elektron yörüngeleri

ÇİZİNİZ *Neon ($_{10}$Ne) ve argon ($_{18}$Ar) için elektron dağılım diyagramlarını çiziniz. Bu elementlerin kimyasal olarak reaktif olmamalarının nedenini açıklamak için bu diyagramları kullanınız.*

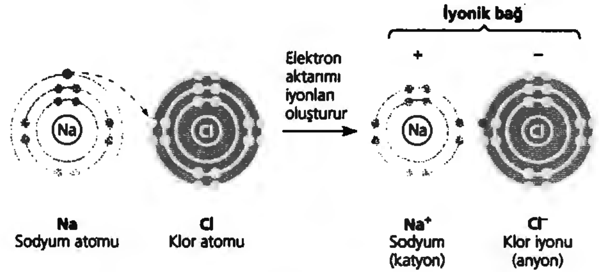
KAVRAM 2.3

Moleküllerin oluşumu ve işlevleri atomlar arasındaki kimyasal bağlara bağlıdır (ss. 38-42)

- **Kimyasal bağlar** valans kabuklarını tamamlamak için birbirleriyle etkileşen atomlar arasında kurulur. **Kovalent bağlar** bir çift elektron paylaşıldığı zaman kurulur.



- **Moleküller** kovalent olarak bağlı iki ya da daha fazla atomdan oluşur. Bir atomun kovalent bağ elektronlarına gösterdiği çekim onun **elektronegativitesidir**. Eğer her iki atom aynı ise bunlar aynı elektronegativiteye sahiptir ve **polar-olmayan** bir kovalent bağı paylaşırlar. **Polar kovalent bağın** elektronları, daha elektronegatif atoma daha yakın olacak şekilde çekilirler.
- Bir atom ya da molekül elektron kaybeder ya da kazanırsa **iyon** haline gelir. Zıt yüklü iyonlar arasındaki çekim **iyonik bağdır**.



- Zayıf bağlar büyük moleküllerin biçimlerini güçlendirir ve moleküllerin birbirlerine tutunmasına yardımcı olurlar.
- Hidrojen bağı kısmî pozitif yük (δ+) taşıyan bir hidrojen atomu ile elektronegatif bir atom (δ-) arasındaki çekim gücüdür. **Van der Waals etkileşimleri** geçici olarak artı ve eksi yük taşıyan molekül kısımları arasında ortaya çıkar.
- Bir molekülün biçimi onun atomlarının valans yörüngelerinin konumları tarafından belirlenir. Kovalent bağlar H_2O, CH_4 ve karmaşık yapılı daha birçok biyolojik molekülün biçimlerinden sorumlu olan hibrit yörüngeler oluştururlar. Bir biyolojik molekülün bir başka molekül tarafından tanınmasının temeli genellikle biçimdir.

? *Atomlar arasındaki elektron paylaşımı bağlamında polar-olmayan kovalent bağlar, polar kovalent bağlar ve iyon oluşumunu karşılaştırınız.*

KAVRAM 2.4

Kimyasal tepkimeler kimyasal bağları kurar ya da kırar (ss.42-43)

- **Kimyasal tepkimeler** maddeyi koruyarak, **reaktantları ürünlere** dönüştürürler. Tüm kimyasal tepkimeler teorik olarak geri-dönüşümlüdür. İleri ve geri tepkimelerin hızları birbirine eşit olduğunda, **kimyasal dengeye** ulaşılır.

? *Kimyasal dengedeki bir tepkimede daha fazla reaktant eklenirse, ürünlerin derişimleri ne olur? Bu ekleme dengeyi nasıl etkiler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİN

SEVİYE 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. *İz element* terimindeki *iz* sıfatının anlamı nedir?
   a. çok az miktarlarda ihtiyaç duyulan element
   b. organizmanın metabolizması sırasında atomları izlemek için işaret olarak kullanılan element
   c. yeryüzü üzerinde çok az bulunan element
   d. sağlığa yararlı olmakla birlikte, organizmanın uzun süre hayatta kalması için zorunlu olmayan element
   e. organizmanın vücudunda hızla dolaşan element.

2. ^{31}P'in radyoaktif izotopu olan ^{32}P,
   a. farklı atom numarasına sahiptir.
   b. farklı yüke sahiptir.
   c. bir tane fazla protona sahiptir.
   d. bir tane fazla elektrona sahiptir.
   e. bir tane fazla nötrona sahiptir.

3. Bir atomun reaktivitesi aşağıdakilerden hangisinden kaynaklanır?
   a. En dış elektron kabuğunun çekirdeğe olan ortalama uzaklığından
   b. Valans kabuğunda eşleşmemiş elektronlar bulunmasından
   c. Bütün elektron kabuklarının potansiyel enerjilerinin toplamından
   d. Valans kabuğunun potansiyel enerjisinden
   e. *s* ve *p* yörüngeleri arasındaki enerji farkından

4. Aşağıdaki ifadelerden hangisi anyon olan tüm atomlar için geçerlidir?
   a. Elektronları protonlarından fazla olan atom
   b. Protonları elektronlarından fazla olan atom
   c. Aynı elementin nötral atomundan daha az proton içeren atom
   d. Nötronları protonlarından fazla olan atom
   e. Net yükü -1'dir

5. Aşağıdaki ifadelerden hangisi dengeye ulaşmış bir tepkimeyi doğru olarak tanımlamaktadır?
   a. Ürünlerin ve reaktantların derişimleri eşittir.
   b. Bu durumdaki tepkime geri-dönüşümsüzdür.
   c. İleri ve geri tepkimelerin her ikisi de durmuştur.
   d. İleri ve geri tepkimelerin hızları eşittir.
   e. Reaktantlar tükenmiştir

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

6. Atomları basitçe temsil etmek için proton, nötron ve elektron sayıları listelenir. Örneğin $2p^+$; $2n^\circ$; $2e^-$ helyumu temsil eder. Aşağıdakilerden hangisi oksijenin ^{18}O izotopunu temsil etmektedir?
   a. $6p^+$; $8n^\circ$; $6e^-$
   b. $8p^+$; $10n^\circ$; $8e^-$
   c. $9p^+$; $9n^\circ$; $9e^-$
   d. $7p^+$; $2n^\circ$; $9e^-$
   e. $10p^+$; $8n^\circ$; $9e^-$

7. Kükürtün atom numarası 16'dır. Kükürt hidrojen ile kovalent bağ yaparak, hidrojen sülfür oluşturur. Kükürtün elektron konfigürasyonu temel alındığında, aşağıdakilerden hangisinin bu bileşiğin molekül formülü olması gerekir?

   a. HS b. HS_2 c. H_2S d. H_3S_2 e. H_4S

8. Aşağıdaki boşluklara hangi katsayılar geldiğinde atomların tümü ürünlerde dikkate alınmış olur?

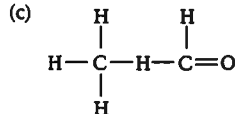
$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow ___ \; C_2H_6O + ___ \; CO_2$$

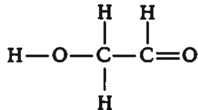
   a. 1; 2 b. 3; 1 c. 1; 3 d. 1; 1 e. 2; 2

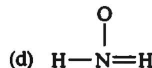
9. 

Aşağıda verilen her hipotetik molekülün atomlarının doğru valans elektronu sayılarını kullanarak Lewis nokta yapısını çizin.

(a) O═C—H

(c)


(b)


(d)


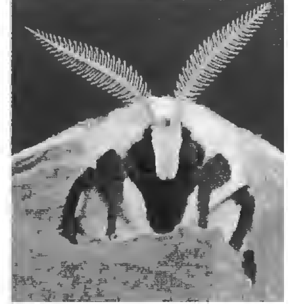
SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

İnsan vücudunu kuran doğal elementlerin yüzdesi, bu elementlerin diğer organizmalardaki yüzdelerine benzer (bkz. Tablo 2.1) Organizmalar arasındaki bu benzerliğin nedenini nasıl açıklarsınız?

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Dişi ipekböceği kelebekleri (*Bombyx mori*) havada yayılan kimyasal sinyaller salarak erkekleri çekerler. Yüzlerce metre uzaktaki bir erkek bu molekülleri algılar ve bunların kaynağına doğru uçar. Bu davranıştan sorumlu olan duyu organları buradaki fotoğrafta görülen tarağa benzeyen antenlerdir. Bir anten üzerindeki her filament cinsel cezbediyi algılayan binlerce reseptör hücre taşır. Bu bölümde öğrendiklerinizi temel alarak, erkek kelebeğin havada bulunan çok sayıda farklı molekül arasından bu özel molekülü algılama yeteneğinin nedenini açıklayan bir hipotez öneriniz. Kurduğunuz hipotez hangi tahminlere dayanmaktadır? Bu tahminlerden birini test edecek bir deney tasarlayınız.



12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yeni Ortaya Çıkan Özellikler Neil Campbell bir gün bir hava alanında beklerken şöyle bir iddia ortaya atıldığını duydu: "Endüstriyel ya da tarımsal faaliyetler sonucu ortaya çıkan kimyasal atıkların çevreyi kirletmeleri konusunda kaygılanmak paranoyakça ve cahilcedir. Neticede bu atıklar çevremizde zaten bulunan atomlardan yapılmıştır." Elektron dağılımı, bağlar ve yeni ortaya çıkan özellikler (ss. 3-5) üzerine edindiğiniz bilgiler ışığında bu argüman hakkında kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Cevaplar için Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biology® Ev Ödevleri

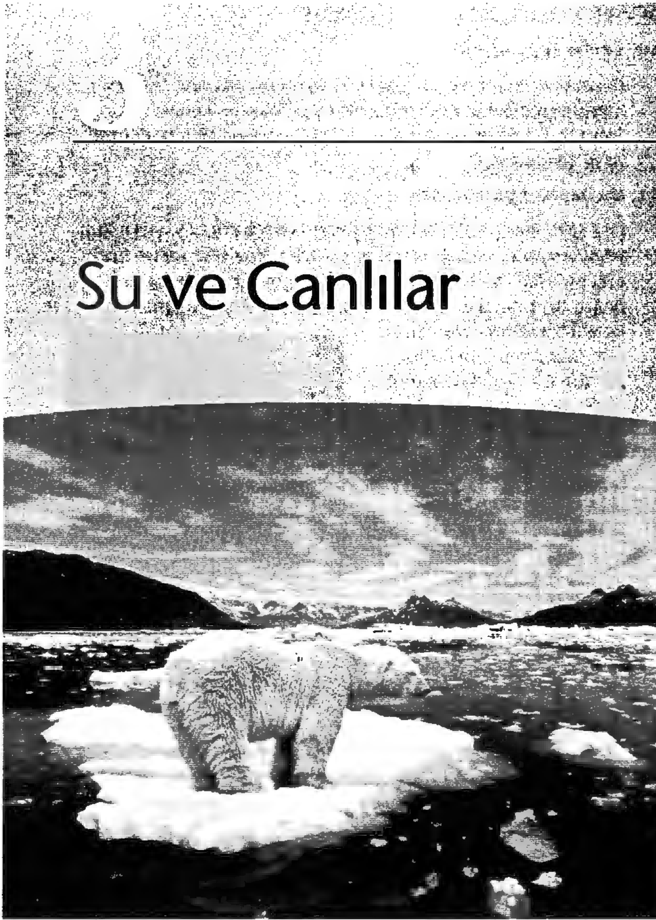
Özel ders Atomların Anatomisi • Atom Sayısı ve Kütle Numarası
Aktiviteler Atom Çekirdeğinin Yapısı • Elektron Dağılımı • Kovalent Bağlar • Polar –olmayan ve Polar Moleküller • İyonik Bağlar • Hidrojen Bağları
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli • Bölüm Sonu

2. eTekst

Online kitabı okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metin üzerinde önemli kısımları işaretleyiniz ve daha fazlası.

3. Çalışma Alanı

Pratik testler • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Araçları • Sanat



▲ **Şekil 3.1 Kutup ayısının habitatı suyun kimyasına nasıl bağlıdır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

3.1 Su moleküllerindeki polar kovalent bağlar hidrojen bağlarına neden olur
3.2 Suyun yeni ortaya çıkan dört özelliği Dünya'nın canlılar için uygun olmasına katkı yapar
3.3 Asidik ve bazik koşullar canlı organizmaları etkiler

GENEL BAKIŞ

Tüm Yaşamı Destekleyen Molekül

Uzak yıldızların çevresinde dönen yeni keşfedilmiş gezegenleri inceleyen astronomlar, bu uzak dünyalarda suya ait kanıt bulmayı ümit ederler; çünkü su burada yani Dünyada yaşamı mümkün kıldığını bildiğimiz bileşiktir. Bildiğimiz bütün organizmalar çok miktarda su içerir ve çoğunluğu suyun hakimiyeti altındaki ortamlarda yaşarlar. Su hem Dünya'daki hem de muhtemelen diğer gezegenlerdeki biyolojik ortamdır.

Dünya'nın dörtte üçü suyla kaplıdır. Bu suyun büyük kısmı sıvı halde olmakla birlikte, su Dünya'da katı (buz) ve gaz (su buharı) halinde de bulunur. Doğal çevrede maddenin üç halinde de -katı, sıvı, gaz- bulunabilen tek yaygın bileşik sudur. Bunun yanı sıra suyun katı hali sıvı halinin üzerinde yüzer. Bu özellik su molekülünün kimyasının bir sonucudur. Bu nedenle buz **Şekil 3.1**'deki kutup ayısı için bir avlanma platformu oluşturur.

Dünya'nın canlıların yaşamına uygun olmasının temel nedeni bol miktarda su içermesidir. *The Fitness of Environment* (Çevrenin Uygunluğu) adlı klasik kitapta ekolog Lawrence Henderson, suyun canlılar için ne kadar önemli olduğunu belirtmektedir. Henderson canlıların doğal ayıklanma aracılığı ile çevrelerine uyum sağlamalarının doğruluğunu kabul etmekle birlikte, canlılığın var olabilmesi için, öncelikle çevrenin uygun olması gerektiğini vurgulamaktadır.

Yeryüzündeki yaşam su içinde ortaya çıkmış ve canlıların karalar üzerinde yayılışından önceki 3 milyar yıl boyunca su içinde evrimleşmiştir. Karasal hayat formları da dahil günümüzde yaşayan bütün canlılar suya muhtaçtır. Bütün canlı organizmalar her şeyden fazla suya ihtiyaç duyarlar. Örneğin insanlar yemek yemeden bir kaç hafta hayatta kalabildikleri halde, susuzluğa bir haftadan fazla dayanamazlar. Su molekülleri canlılığın sürmesi için zorunlu olan kimyasal tepkimelerin çoğunda yer alır ve hücrelerin yaklaşık %70-95'i sudan ibarettir.

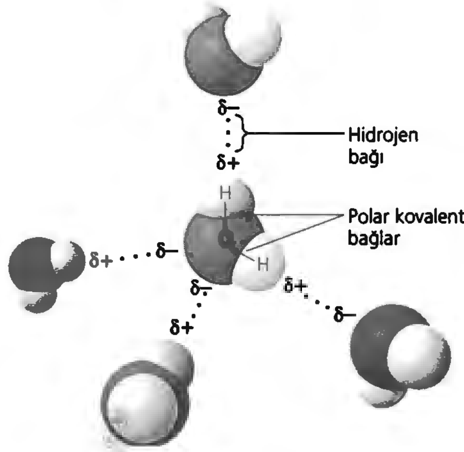
Basit yapılı su molekülünün hangi özellikleri onu Dünyadaki yaşam için vazgeçilmez yapar? Bu bölümde suyun molekül yapısının onun diğer su molekülleri de dahil diğer moleküllerle etkileşmesine nasıl izin verdiğini öğreneceksiniz. Bu yetenek, suyun Dünya'nın canlılar için uygun bir yer olmasına yardım eden kendine özgü özelliğidir.

KAVRAM 3.1

Su moleküllerindeki polar kovalent bağlar hidrojen bağlarına neden olur

Su çok yaygın bir sıvı olduğu için, olağanüstü niteliklere sahip, ayrıcalıklı bir bileşik olduğu gözden kaçabilir. Yeni ortaya çıkan özelikler temasını izleyerek, bu ayrıcalıklı davranışın nedenlerini su molekülünün yapısı ve etkileşimlerinde arayacağız

Su molekülü, tek başına incelendiğinde aldatıcı bir basitlik sergiler. V şeklindeki su molekülündeki iki hidrojen atomu oksijene tekli kovalent bağlarla bağlıdır. Oksijenin hidrojenden daha elektronegatif olmasından ötürü, polar bağlardaki elektronlar çoğunlukla oksijen atomunun yakınında bulunurlar. Bunlar **polar kovalent bağlar**dır (bakınız Şekil 2.13). Elektronların eşit olmayan paylaşımı ve suyun V harfine benzeyen yapısı, onu **polar** bir molekül yapar. Diğer bir deyişle yükler eşit dağılmamıştır: Molekülde oksijenin bulunduğu bölge kısmi eksi (δ-), her hidrojen ise kısmi artı yük (δ+) taşır.



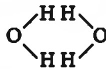
▲ **Şekil 3.2 Su molekülleri arasındaki hidrojen bağları.** Bir su molekülü içindeki yüklü kısımlar suyun polar kovalent bağlarından ileri gelir. Komşu su moleküllerinin zıt yüklü kısımları hidrojen bağları oluşturacak şekilde birbirlerine çekilirler. Her su molekülü bir kaç komşusuna hidrojen bağları ile bağlıdır ve bu birliktelikler sürekli olarak değişmektedir.

ÇİZİNİZ *Sol üst köşedeki su molekülünün atomları üzerindeki kısmi yükleri gösteriniz ve bu su molekülüne hidrojen bağı ile bağlı iki su molekülü daha çiziniz.*

Suyun özellikleri su moleküllerinin zıt yüklü atomları arasındaki çekim güçlerinden ileri gelir: Bir moleküldeki artı yüklü hidrojen, komşu moleküldeki eksi yüklü oksijen tarafından çekilir. Dolayısıyla, bu iki molekül bir hidrojen bağı ile bir arada tutulur (**Şekil 3.2**). Su sıvı formdayken, bir kovalent bağın gücünün sadece 1/20'si kadar güçlü olan bu hidrojen bağları çok kırılgandır. Hidrojen bağları çok kısa süreler içinde kurulur, kırılır ve yeniden kurulurlar. Her hidrojen bağı sadece saniyenin bir kaç trilyonda biri kadar bir süre kalıcı olur; ancak bu moleküller sürekli olarak yeni hidrojen bağları kurarlar. Dolayısıyla herhangi bir anda su moleküllerinin çok büyük bir kısmı komşularıyla hidrojen bağları ile bağlıdır. Suyun bu sıra dışı nitelikleri, büyük ölçüde su moleküllerinin bir üst düzeydeki yapısal organizasyonunu sağlayan hidrojen bağları sayesinde ortaya çıkmış yeni özelliklerdir.

KAVRAM KONTROLÜ 3.1

1. **BAĞLANTI KUR** Elektronegativite nedir ve su molekülleri arasındaki etkileşimleri nasıl etkiler?
2. Komşu su moleküllerinin aşağıdaki gibi düzenlenmesi neden mümkün değildir?



3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer oksijen ve hidrojenin elektronegativiteleri eşit olsaydı, bunun su molekülünün özellikleri üzerindeki etkisi ne olurdu?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 3.1

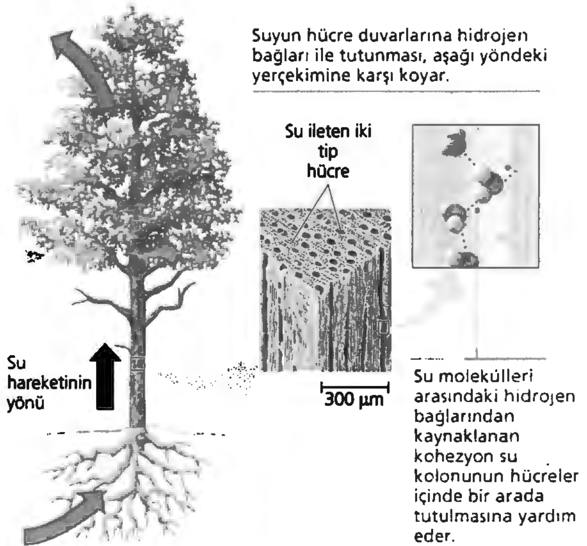
Suyun yeni ortaya çıkan dört özelliği Dünya'nın canlılar için uygun olmasına katkı yapar

Dünya'nın canlıların yaşayabileceği bir ortam olmasını sağlayan suyun dört özelliğini inceleyeceğiz: kohezyon davranışı, sıcaklığı kararlı kılma yeteneği, donduğunda genleşmesi ve çözücü olarak çeşitlenebilmesi.

Su Moleküllerinin Kohezyonu

Su molekülleri, hidrojen bağları nedeniyle birbirlerine yakın konumda bulunurlar. Her ne kadar sıvı haldeki su moleküllerinin düzenlenişi sürekli olarak değişiyor olsa da, herhangi bir anda bu su molekülleri çok sayıda hidrojen bağı ile bağlı haldedir. Bu bağlar suya diğer sıvılara oranla çok daha düzenli bir yapı kazandırırlar. Hidrojen bağlarının tümü bu bileşiği bir arada tutar. Bu olgu **kohezyon** olarak adlandırılır.

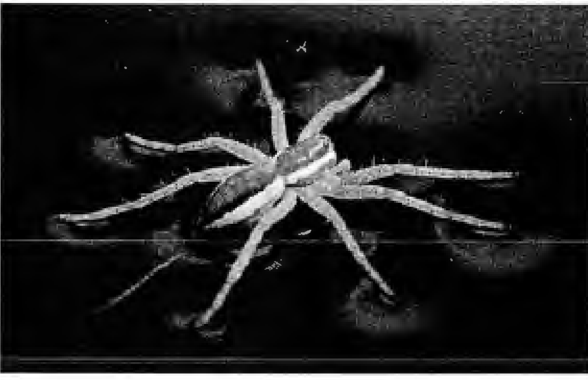
Hidrojen bağlarının sonucu olan kohezyon, bitkilerde suyun ve çözünmüş besinlerin yerçekiminin zıt yönünde taşınmasını olası kılar (**Şekil 3.3**). Su, köklerden yapraklara su-iletim hücreleri aracılığı ile ulaşır. Su yapraktan bu-



▲ **Şekil 3.3 Bitkilerdeki su iletimi.** Yapraklardaki buharlaşma, su iletim hücreleri aracılığı ile suyu kökerden yukarıya doğru çeker. Kohezyon ve adhezyon özellikleri nedeniyle en yüksek ağaçlar suyu bu yolla 100 m yukarıya taşır. Bu yükseklik yaklaşık olarak New York şehrindeki Empire State binasının dörtte birine eşittir.



BioFlix Bitkilerdeki Su İletimi'nin *BioFlix*®3D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** 'daki Çalışma Alanı'nı ziyaret ediniz.



▲ **Şekil 3.4 Su üzerinde yürüyüş.** Hidrojen bağlarının kolektif gücünün sonucu olan suyun yüksek yüzey gerilimi, bu örümceğin havuzun yüzeyinde yürümesine izin verir.

harlaşırken, hidrojen bağları kanalı terkeden su moleküllerinin daha aşağıdaki molekülleri kuvvetle çekmesine neden olur ve yukarıya doğru çekim gücü, su-iletim hücreleri aracılığı ile köklere kadar ulaştırılır. Bir bileşiğin diğeri üzerine tutunması demek olan **adhezyon** da bu iletimde rol oynar. Suyun hücre duvarlarına hidrojen bağları ile tutunması, yerçekimine galip gelir (bakınız Şekil 3.3).

Kohezyona bağlı bir olay olan **yüzey gerilimi**, bir sıvının yüzeyini esnetmenin ya da kırmanın zorluğunun ölçüsüdür. Suyun yüzey gerilimi diğer birçok sıvının yüzey geriliminden daha büyüktür. Su ile havanın ara yüzeyindeki su molekülleri birbirleriyle ve alttaki su ile hidrojen bağları yapmış olduklarından, düzenli bir organizasyon içindedirler. Bu durum, suyun yüzeyinde görünmez bir film varmış gibi davranmasına neden olur. Bir bardağı su ile ağzını biraz aşacak şekilde doldurduğumuzda, suyun taşmadan durduğunu görürüz. Bazı hayvanların su yüzeyinde durabilmesi, yürüyebilmesi ve hatta koşabilmesi, suyun yüksek yüzey gerilimine ilişkin biyolojik bir örnektir (**Şekil 3.4**).

Sıcaklığın Su Tarafından Belirli Sınırlar İçinde Tutulması

Su sıcak havadaki ısıyı soğurur ve kendi içinde depolanmış ısıyı daha soğuk olan havaya vererek hava sıcaklığını belirli sınırlar içinde tutar. Bu özelliği sayesinde su, hava sıcaklıklarını kararlı hale getirir. Büyük miktarlarda ısıyı soğurabilmesi ya da serbest bırakabilmesi nedeniyle su kendi sıcaklığında büyük bir değişiklik olmaksızın çok etkin bir ısı bankası gibi davranır. Suyun bu niteliğini anlayabilmek için öncelikle, ısı ve sıcaklık konusuna kısaca değinmemiz gerekir.

Isı ve Sıcaklık

Hareket eden her şey **kinetik enerjiye** sahiptir. Belirli bir yöne doğru olma zorunluluğu olmasa da atomlar ve moleküller daima hareket halinde oldukları için, kinetik enerjiye sahiptirler. Molekül ne kadar hızlı hareket ediyorsa, kinetik enerjisi o kadar büyüktür. **Isı** bir enerji çeşididir. Belirli bir maddenin moleküllerinin hareketinden kaynaklanan kinetik enerjinin *toplam* miktarı ısı olarak ifade edilir. Dolayısıyla ısı kısmen maddenin hacmine bağlıdır. Her ne kadar ısı ile sıcaklık birbirleri ile ilişkili olsalar da, bu ikisi aynı şeyler değildir. **Sıcaklık** moleküllerin *ortalama* kinetik enerjisini temsil eden ve hacimden bağımsız olan ısı yoğunluğunun ölçüsüdür. Kahve makinesindeki suyu ısıttığımızda moleküllerin ortalama hızı artar ve termometre bunu sıvının sıcaklığındaki artış olarak kaydeder. Bu örnekte ısı miktarı da artmıştır. Bununla birlikte, kahve makinesi söz gelişi bir yüzme havuzundaki sudan çok yüksek sıcaklıkta olmasına rağmen, yüzme havuzu hacim olarak çok daha büyük olduğu için daha fazla ısı içerir.

Sıcaklıkları farklı olan iki obje bir araya geldiğinde, ısı sıcak olan cisimden soğuk olan cisme geçer. Bu geçiş her iki cismin sıcaklığı aynı olana kadar sürer. Soğuk cismin molekülleri, sıcak cismin içerdiği fazla kinetik enerjiden ötürü hızlanır. Bir buz parçası bir içeceği soğuturken ona soğukluk eklemez. İçeceğin soğumasının nedeni, eriyen buzun çevresinden ısı soğurmasıdır.

Sıcaklık ölçüsü olarak genellikle Celcius ölçeğini kullanırız (Celcius derecesi °C olarak kısaltılır. Ek C, Celcius ile Fahrenheit arasındaki dönüştürme işleminin nasıl yapıldığını göstermektedir). Deniz seviyesinde su 0° C'de donar, 100°C'de kaynar. İnsan vücudunun ortalama sıcaklığı 37°C, normal oda sıcaklığı ise 20-25°C'dir.

Bu kitapta kullanılan ısı birimlerinden biri **kalori**dir **(cal)**. Bir kalori, 1g suyun sıcaklığını 1°C artırmak için gereken ısı enerjisi miktarıdır. Bir kalori aynı zamanda 1g suyun sıcaklığını 1°C düşürmek için, kaybedilmesi gereken ısı enerjisi miktarıdır. Bir **kilokalori (kcal)** 1.000 kaloridir. Bir kilogram (kg) suyun sıcaklığını 1°C artırmak için gereken ısı enerjisi miktarı bir kilokaloridir. (Yiyecek paketlerinin üzerindeki "kalori" ibaresi aslında kilokalori miktarını belirtir.) Bu kitapta kullanılan bir başka ısı birimi **jul (J)**'dür. Bir jul 0.239 kaloriye, 1 kalori ise 4,184 jul'e eşittir.

Suyun Yüksek Özgül Isısı

Suyun sıcaklığı kararlı tutma yeteneği, onun özgül ısısının yüksek olmasının sonucudur. Bir bileşiğin **özgül ısısı**, o bileşiğin 1g'ının sıcaklığını 1°C değiştirmek için kaybedilmesi ya da soğurulması gereken ısı miktarı olarak tanımlanır. Suyun özgül ısısını öğrendik ve bir kaloriyi 1g suyun sıcaklığını 1°C değiştirmek için gereken ısı miktarı olarak tanımladık. Dolayısıyla suyun özgül ısısı bir Celcius derecesi için 1 gr su başına 1 kalori, yani kısaca 1 cal/g/°C'dir. Diğer bileşiklere göre suyun özgül ısısı oldukça yüksektir. Örneğin, alkollü içkilerde bulunan etil alkolün özgül ısısı 0.6 cal/g/°C'dir. Diğer bir deyişle, 1 g etil alkolün sıcaklığını 1°C artırmak için sadece 0.6 kalori gerekir.

Diğer maddelere oranla daha yüksek özgül ısıya sahip olması nedeniyle su belirli miktarda ısıyı soğurduğu ya da kaybettiği zaman, sıcaklığındaki değişiklik diğerlerine göre daha az olur. Soba üzerindeki bir çaydanlığın metal sapına dokunduğunuzda, çaydanlık içindeki su halen ılık olduğu halde, metal sap elinizi yakar. Bunun nedeni, suyun özgül ısısının



▲ **Şekil 3.5 Büyük su kütlesinin iklim üzerindeki etkisi.** Okyanuslar ısıyı absorbe ederek ya da serbest bırakarak kıyılardaki iklimi ılımlı hale getirirler.

demirin özgül ısısından on kat fazla olmasıdır. Diğer bir deyişle, aynı miktardaki ısı, 1g demirin sıcaklığını 1g suyun sıcaklığına oranla çok daha hızlı artıracaktır. Özgül ısı, bir bileşiğin ısı soğurduğu ya da kaybettiği zaman, sıcaklıktaki değişikliğe direnmesinin ölçüsü olarak da düşünülebilir. Su, sıcaklıktaki değişikliğe direnç gösterir; yani artan ya da azalan her sıcaklık derecesi için oldukça fazla miktarda ısı soğurur ya da kaybeder.

Suyun diğer birçok özelliği gibi yüksek özgül ısıya sahip olması da, hidrojen bağlarından kaynaklanır. Hidrojen bağlarının kırılması için, ısının soğurulması gerekir. Bunun tersine, hidrojen bağları kurulurken, ısı açığa çıkar. Bir kalorilik ısı suyun sıcaklığında oldukça az değişikliğe yol açar. Bunun nedeni, ısı enerjisinin büyük bir kısmının, su moleküllerinin hareket etmeye başlamalarından önce kırılması gereken hidrojen bağları için kullanılmasıdır. Buna karşılık, suyun sıcaklığı bir miktar düştüğünde, önemli miktarda enerji ısı şeklinde kaybedilir ve çok sayıda ek hidrojen bağı kurulur.

Suyun yüksek özgül ısısının Dünya üzerindeki canlılıkla nasıl bir ilişkisi olabilir? Büyük su kütleleri yaz mevsiminde ve gün içinde güneşten büyük miktarda ısı soğurarak, depolar; ancak suyun sıcaklılığı sadece birkaç derece artar. Gece olunca ve kış mevsiminde ise, suyun yavaş yavaş soğuması, havayı ısıtır. Kıyıdaki bölgelerin, karasal bölgelere oranla daha ılıman olmalarının nedeni budur (**Şekil 3.5**). Suyun yüksek özgül ısısı, okyanus sıcaklılıklarını da kararlı kılma eğilimindedir. Bunun sonucunda okyanuslar deniz canlıları için yaşanabilir ortamlar haline gelir. Dolayısıyla, Dünyanın büyük bir kısmını kaplayan su sahip olduğu yüksek özgül ısı nedeniyle, karalar ve sulardaki sıcaklık dalgalanmalarını canlıların yaşamasına izin verecek sınırlar içinde tutar. Organizmaların kendileri de temel olarak sudan yapılmış olduğundan, kendi sıcaklılıklarındaki değişikliklere daha fazla direnç gösterebilirler.

Buharlaşmaya Bağlı Soğuma

Herhangi bir sıvının molekülleri, aralarındaki çekim güçleri nedeniyle bir arada durur. Bu çekim güçlerini yenecek kadar hızlı hareket eden moleküller, sıvıyı terkederek, gaz halinde havaya karışır. Sıvı halden gaz haline geçiş olayı, *buharlaşma* olarak adlandırılır. Moleküllerin hareket hızının değiştiğini ve sıcaklığın moleküllerin *ortalama* kinetik enerjisi olduğunu hatırlayınız. Düşük sıcaklıklarda bile, en yüksek hıza sahip moleküller havaya karışabilir. Her sıcaklıkta belirli oranda buharlaşma gerçekleşir. Örneğin bir bardak su, oda sıcaklığında beklediğinde tamamen bularlaşır. Bir sıvı ısıtıldığında, moleküllerin ortalama kinetik enerjisi artar ve bu sıvı daha çabuk buharlaşır.

Buharlaşma ısısı, 1 g sıvının sıvı fazdan gaz fazına geçmesi için, soğurması gereken ısı miktarıdır. Suyun yüksek özgül ısıya sahip olma nedeni, aynı zamanda buharlaşma ısısının da diğer birçok sıvının buharlaşma ısısına oranla yüksek olmasına neden olur. Bir gram suyu 25°C'de buharlaştırmak için yaklaşık 580 cal gerekir. Bu miktar, 1 g alkol ya da amonyağı bularlaştırmak için gereken ısının iki katı kadardır. Suyun buharlaşma ısısının yüksek oluşu, hidrojen bağlarının sonucu olarak ortaya çıkan yeni bir özelliktir. Moleküllerin sıvıyı terkedip buharlaşması için, hidrojen bağlarının kırılması gerekir.

Suyu buharlaştırmak için çok miktarda ısı gerekmesinin çeşitli etkileri vardır. Örneğin küresel ölçekte, Dünya'daki iklimin ılıman hale gelmesine yardım eder. Tropikal denizler tarafından soğurulan büyük miktardaki güneş ısısı, yüzey sularının bularlaşması sırasında kullanılır. Tropiklerden kalkan bu nemli hava daha sonra kutuplara doğru hareket eder ve yağmur oluşturmak üzere yoğunlaştığında ısıyı serbest bırakır. Organizma düzeyinde suyun yüksek buharlaşma ısısı, buhar yanıklarından sorumludur. Bu yanıklara deri üzerinde buharın sıvı halinde yoğunlaşması sırasında açığa çıkan enerji neden olur.

Sıvı buharlaştığında, geride kalan sıvının yüzeyi soğur. **Buharlaşmaya bağlı soğuma**nın gerçekleşme nedeni, en fazla kinetik enerjiye sahip "en sıcak" moleküllerin gaz haline geçmeye en yatkın moleküller olmalarıdır. Bu durumu şöyle bir örnekle açıklayabiliriz: Bir okuldaki en hızlı koşan 100 koşucu başka bir okula geçerse, geriye kalan öğrencilerin ortalama hızı azalır.

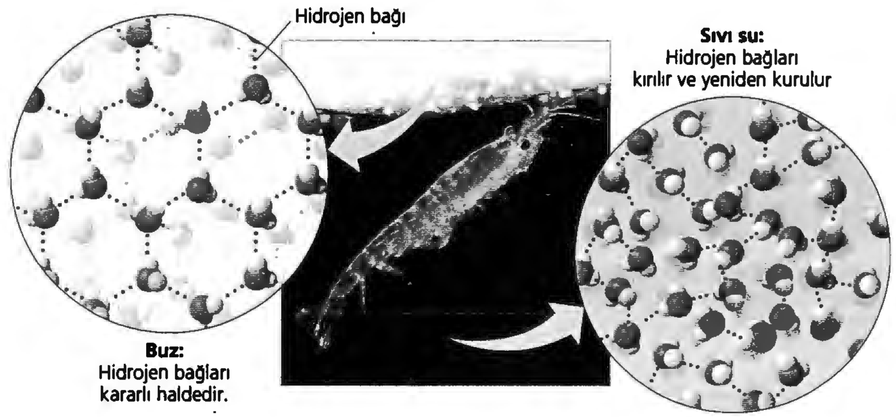
Buharlaşmaya bağlı olarak suyun soğuması, göl ve havuzların sıcaklığını kararlı tutmada rol oynamasının yanı sıra, karasal organizmaların aşırı ısınmasını önleyen bir mekanizma olarak iş görür. Örneğin, bitki yapraklarındaki suyun buharlaşması, yaprak dokularının gün ışığında aşırı ölçüde ısınmasını önler. İnsan derisinde terin buharlaşması, vücut sıcaklığını düşünür ve sıcak bir günde ya da egzersiz sonucu oluşan fazla ısının aşırı ısınmaya neden olmasını önler. Sıcak bir günde nemin yüksek olması rahatsız edicidir; çünkü havadaki yüksek miktardaki su buharı, terin vücuttan buharlaşmasına engel olur.

Buzun Su Üzerinde Yüzmesi

Su, katı hali sıvı halinden daha az yoğun olan az sayıdaki bileşikten biridir. Diğer bir deyişle buz, sıvı suyun üzerinde yüzer. Diğer maddeler katı hale geçtiklerinde hacimleri küçüldüğü halde su, buz haline geldiğinde genleşir. Bu ilginç davranışın nedeni de hidrojen bağlarıdır. 4°C'nin üzerindeki sı-

▶ **Şekil 3.6 Buz: kristal yapı ve yüzen engel.** Buz içindeki her su molekülü, üç-boyutlu kristal yapıda komşusu olan dört su molekülü ile hidrojen bağı yapmıştır. Kristal içinde daha fazla boş alanlar bulunduğu için, buz aynı hacimdeki sıvı sudan daha az molekül içerir. Diğer bir deyişle buzun yoğunluğu sıvı suyun yoğunluğundan azdır. Yüzeyde yüzen buz tabakası alttaki sıvı suyun soğuk hava ile temas etmesini önleyen bir engel oluşturur. Burada görülen kril adı verilen deniz organizmaları Antarktika'ya komşu olan Güney Kutup Okyanusu'nun buz tabakası altında yaşarlar.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer su hidrojen bağları oluşturmasaydı, krillerin ortamına ne olurdu?*



caklıklarda su da diğer sıvılar gibi davranır, yani ısındığında genleşir, soğuduğunda büzülür. Sıcaklık 4°C'den 0°C'ye düşerken su donmaya başlar; çünkü giderek daha fazla su molekülü çok daha yavaş hareket edecek ve daha az hidrojen bağı kırılacaktır. 0°C'de her su molekülü dört komşusu ile hidrojen bağı yapar ve bu moleküller kristal örgü içinde hareketsiz hale gelirler (Şekil 3.6). Hidrojen bağları bu molekülleri birbirinden "bir kol" uzaklığında tuttuğu için, buzun yoğunluğu 4°C'deki suyun yoğunluğundan %10 daha azdır (aynı hacim içinde %10 daha az molekül vardır). Buz 0°C'deki sıcaklığın üzerine çıkacak kadar ısı soğurduğunda, moleküller arasındaki hidrojen bağları kırılır. Kristal örgü çözüldüğü için buz erir ve moleküller birbiri üzerinde kayabilmek için serbest kalırlar. Su, en yüksek yoğunluğa 4°C'de ulaşır ve moleküller daha hızla hareket etmeye başladığı için, genleşmeye başlar. Sıvı su içinde bile moleküllerin birçoğu, sürekli kırılıp yeniden kurulan geçici hidrojen bağlarıyla bir arada tutulurlar.

Daha az yoğun olması nedeniyle buzun su üzerinde yüzme yeteneği, çevrenin canlılar için uygun olması için önemli bir etmendir. Eğer buz suyun dibine çökseydi, bütün havuzlar, göller ve hatta okyanuslar donarak katı hale gelir ve bilindiği gibi Dünya üzerinde canlıların yaşaması olanaksız olurdu. Yaz mevsiminde okyanus yüzeyindeki sadece birkaç santimetrelik buz eriyebilirdi. Oysa, derin bir su kütlesi soğuduğunda, yüzeyde yüzen buz alttaki sıvı suyu yalıtarak, onun donmasını önler ve Şekil 3.6'daki fotoğrafta görüldüğü gibi, donan su yüzeyinin altındaki canlıların yaşaması mümkün olur. Buz, alttaki suyu yalıtmasının yanı sıra, kutup ayıları ve foklar gibi bazı hayvanlar için katı bir habitat oluşturur (bakınız Şekil 3.1).

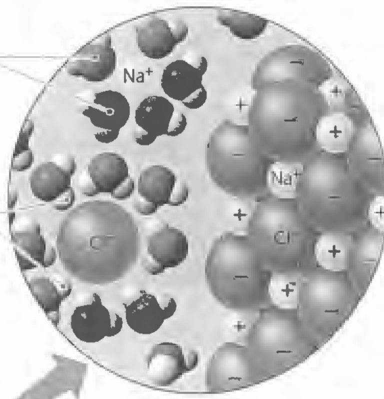
Bu ünitenin söyleşi konuğu olan Susan Solomon (bakınız ss. 28-29) ve diğer birçok bilim insanı buz üzerinde yaşayan bu canlıların yok olma riski konusunda endişe duymaktadır. Atmosferdeki karbon dioksit ve diğer "sera" gazlarının neden olduğu küresel ısınma, yeryüzündeki buzla kaplı ortamlar üzerinde çok önemli etkiler yapmaktadır. Kuzey Kutbunda ortalama sıcaklık sadece 1961'den bu yana 1.4°C artmıştır. Bu sıcaklık yükselişi Küzey Buz Denizinde buz ile sıvı su arasındaki mevsimsel dengeyi etkilemiş, buzun yılın daha geç döneminde oluşmasına, daha erken erimesine ve daha küçük bir alanı kaplamasına neden olmuştur. Kuzey Kutbunda buzların ve buzulların tehlikeli boyutlara ulaşan bir hızla yok olmaları, hayatta kalmaları buza bağlı olan hayvanlar için çok büyük bir tehdit oluşturmaktadır.

Su: Canlılardaki Çözücü

Bir bardak suya atılan küp şeker erir. Bu durumda bardakta su ve şekerden oluşan düzenli bir karışım vardır; eriyen şekerin derişimi, karışımın her yerinde aynıdır. İki ya da daha çok sayıda bileşiğin tamamen homojen karışımı halindeki bir sıvıya **çözelti** adı verilir. Çözeltinin **çözücü** ve **çözünen** olmak üzere iki bileşeni vardır. Yukarıdaki örnekte su çözücü, şeker ise çözünendir. Suyun çözücü olduğu çözeltilere **sulu çözelti** denir.

Ortaçağda yaşayan simyacılar, her şeyi çözebilen, evrensel bir çözücü bulmaya çalışmışlardı. Bu çalışmalar sonucunda, sudan daha iyi bir çözücü olmadığını öğrendiler. Ancak su evrensel bir çözücü değildir. Eğer öyle olsaydı, hücrelerimiz de dahil olmak üzere içinde depolandığı her kabı çözecekti. Bununla birlikte su, çeşitli maddeleri çözebilen bir çözücüdür. Bu nitelik, su moleküllerinin polaritesinin bir sonucudur.

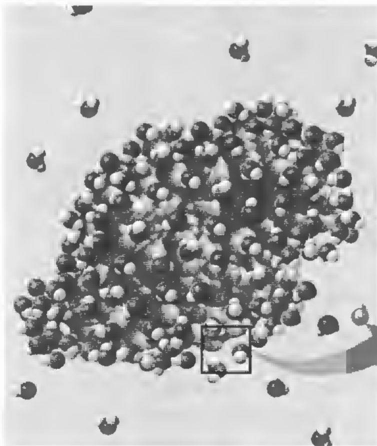
Örneğin bir kaşık sofra tuzunu su içine attığımızı düşünelim (Şekil 3.7). İyonik bir bileşik olan sodyum klorürün (NaCl) her kristal tanesinin yüzeyindeki sodyum ve klor iyonları çözücü ile karşılaşır. Bu iyonlarla su moleküllerinin zıt elektrik yükleri nedeniyle aralarında çekim güçleri ortaya çıkar. Su moleküllerinde oksijenin bulunduğu kısım eksi yüklü olduğu için, sodyum katyonlarına doğru çekilir. Hidrojenlerin bulunduğu kısım ise artı yüklüdür ve klor anyonlarına çekilir. Sonuçta, su molekülleri ile çevrelenmiş her sodyum ve klor iyonu birbirinden ayrılmış ve sudan korunmuş hale gelir. Çözünmüş haldeki her iyonun çevresindeki su moleküllerinden oluşan bu küreye **hidrasyon kabuğu** denir. Tuz kristalinin yüzeyinden iç kısımlara doğru ilerleyen su, bütün tuz iyonlarını bu yolla çözer. Sonuçta ortaya çıkan çözelti, iki çözünen (sodyum katyonları ve klor anyonları) ile suyun homojen bir karışımı halindedir. Diğer iyonik bileşikler de su içinde çözünür. Örneğin deniz suyu da, hücrelerde olduğu gibi, çözünmüş çok çeşitli iyonlar içerir.

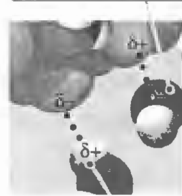


▲ **Şekil 3.7 Sofra tuzu kristalinin su içinde erimesi.** Çözünen iyonların her biri, hidrasyon kabuğu adı verilen ve su moleküllerinden oluşan bir küre ile çevrelenmiştir.

EĞER ÖYLE İSE? *Bu çözeltiyi uzun süre ısıtsaydınız ne olurdu?*

Bir bileşiğin suda çözünmesi için iyonik olması şart değildir; polar moleküllerden yapılmış iyonik olmayan örneğin şekerler gibi bileşikler de suda çözünürler. Bu gibi bileşiklerin moleküllerinin çevresi su molekülleri tarafından sarıldığı ve aralarında hidrojen bağları kurulduğu için çözünürler. Proteinler gibi çok büyük moleküller bile, eğer dış yüzeylerinde iyonik ve polar bölgeler taşıyorlarsa, suda çözünebilirler (**Şekil 3.8**). Çok farklı çeşitteki polar bileşikler (ve iyonlar), örneğin kan, bitki özsuyu ve hücre-içi sıvısı gibi biyolojik sıvılar, su içinde çözünürler. Su, canlılardaki çözücüdür.





▲ **Şekil 3.8 Suda çözünebilen bir protein.** İnsan lizozimi, gözyaşı ve tükürükte bulunan antimikrobiyal etkiye sahip bir proteindir. Buradaki model sulu ortamdaki bir lizozim molekülünü (bordo) göstermektedir. Proteinin yüzeyindeki iyonik ve polar kısımlar su moleküllerini çeker.

Hidrofilik ve Hidrofobik Bileşikler

Suya karşı afinite gösteren herhangi bir bileşik **hidrofiliktir.** (Yunanca *hydro* su, *philios* sevmek anlamındadır). Bazı durumlarda bileşikler gerçekte çözünmeksizin hidrofilik olabilirler. Örneğin hücrelerdeki bazı çok büyük moleküller çözünmez. Bunun yerine hücredeki sulu ortamda asılı hale gelirler. Bu karışım bir **kolloid** örneğidir. Sıvı içindeki küçük partiküllerin oluşturduğu süspansiyona kolloid adı verilir. Hidrofilik olduğu halde çözünmeyen bileşiklere bir başka örnek bitkisel bir ürün olan pamuktur. Çok büyük selüloz moleküllerinden yapılmış olan pamuk, su ile hidrojen bağları kurabilen kısmî eksi ve kısmî artı yüklü çok sayıda bölge içerir. Pamuk suda çözünmez, suyu emer. Su, bu selüloz liflerine tutunur. Dolayısıyla, pamuktan yapılmış bir havlu vücudun kurulanmasında çok işe yaradığı halde, çamaşır makinesinde erimez. Selüloz, bitkilerdeki su iletim kanallarının duvarlarında da bulunur. Bu hidrofilik duvarlara tutunan suyun, bitki içinde nasıl iletildiğini daha önce öğrendiniz.

Hiç kuşkusuz, suya karşı birleşme eğilimi göstermeyen bileşikler de vardır. İyonik-olmayan ve polar-olmayan (diğer bir deyişle su ile hidrojen bağları kuramayan) bileşikler sudan kaçar. Bu gibi bileşiklere **hidrofobik** bileşikler denir (Yunanca *phobos* korkmak anlamındadır). Örneğin mutfakta kullandığımız bitkisel yağ, sirke gibi su bazlı bileşiklerle kalıcı bir karışım oluşturmaz. Yağ moleküllerinin hidrofobik davranışı, bol miktarda polar-olmayan kovalent bağ içermelerinden kaynaklanır. Bu örnekteki polar-olmayan bağlar, elektronları hemen hemen eşit olarak paylaşmış olan karbon ile hidrojen arasındadır. Yağlara benzeyen hidrofobik moleküller, hücre zarlarının temel bileşenleridir. (Hücre zarı çözünseydi, ne olacağını tahmin edebilirsiniz).

Sulu Çözeltilerdeki Çözünen Derişimi

Biyolojik kimya "ıslak" kimyadır. Organizmalarda cereyan eden kimyasal tepkimelerin birçoğu, suda erimiş olan çözünenler arasında gerçekleşir. Bu gibi tepkimeleri anlayabilmk için kaç tane atom ve molekülün tepkimeye katıldığını ve sulu çözeltilerdeki çözünen derişimlerinin (belirli bir çözücü hacminde bulunan çözünen molekülerinin sayısının) nasıl hesaplanacağını öğrenmek gerekir.

Deney yaparken, molekül sayısını hesaplamak için kütleyi kullanırız. Belirli bir moleküldeki her atomun kütlesini bilirsek, bu moleküldeki atomların kütlelerinin toplamına eşit olan **moleküler kütle**yi hesaplayabiliriz. Bir örnek olarak molekül formülü $C_{12}H_{22}O_{11}$ olan çay şekerinin (sükroz) moleküler kütlesini hesaplayalım. Karbon atomunun kütlesi yaklaşık olarak 12, hidrojen atomunun kütlesi 1 ve oksijen atomunun kütlesi 16 daltondur. Dolayısıyla, sükrozun moleküler kütlesi $(12 \times 12) + (22 \times 1) + (11 \times 16) = 342$ daltondur. Az sayıdaki molekülleri saymak ya da tartmak pratik olarak mümkün olmadığı için, genellikle bileşikleri mol adı verilen birimlerde ölçeriz. Bir düzine içinde dai-

ma 12 adet obje bulunmasına benzer şekilde, bir **mol** içinde de tamı tamına Avogadro sayısı kadar yani 6.02×10^{23} tane obje bulunur. Avagadro sayısı ve *dalton* biriminin tanımları göz önüne alındığında, 1g içinde 6.02×10^{23} dalton bulunur. Bunu bilmek önemlidir; çünkü örneğin sükroz gibi bir molekülün moleküler kütlesini hesapladığımızda, aynı sayıyı (342) gram cinsinden kullanabiliriz. 342 sayısı 6.02×10^{23} tane ya da bir mol sükroz molekülünün kütlesini temsil etmektedir. Dolayısıyla, laboratuvarda 1 mol sükroz elde etmek için, 342 g sükroz tartarız.

Kimyasalların miktarını mol cinsinden ölçmenin pratikteki avantajı, bütün bileşiklerin bir molünde tamı tamına aynı sayıda molekül bulunmasıdır. Eğer A bileşiğinin molekül ağırlığı 342 dalton, B bileşiğinin molekül ağırlı ise 10 dalton ise, 342 g A ve 10 g B aynı sayıda moleküle sahip olacaktır. 1 mol etil alkol de (C_2H_6O) 6.02×10^{23} tane molekül içerir, ancak bunun kütlesi sadece 46 g'dır; çünkü etil alkol molekülünün kütlesi sükroz molekülünün kütlesinden daha küçüktür. Laboratuvarda çalışan bilim adamlarının birleşikleri sabit molekül oranlarında birbiri ile karıştırmak için mol cinsinden ölçmeleri kolaylık sağlar.

Bir mol sükroz içeren bir litre (L) sulu çözeltiyi nasıl hazırlarız? Bunun için, 342 g sükroz tartarız ve sükroz tamamen eriyene kadar karıştırarak, azar azar su ekleriz. Çözeltinin toplam hacmi 1L'ye ulaşana kadar su eklemeyi sürdürürüz. Bu noktada 1 molar (1M) sükroz çözeltisi elde ederiz. Çözeltinin bir litresinde bulunan mol sayısı **molarite** olarak adlandırılır. Biyologların sulu çözeltiler için en çok kullandığı derişim birimi molaritedir.

Su Bulunan Diğer Gezegenlerde Canlıların Evrimleşme İhtimali

EVRİM İnsanlar gökyüzüne bakarken hiç kuşkusuz Dünya dışında başka canlılar olup olmadığını merak edegelmişlerdir. Eğer başka bir gezegende canlılar ortaya çıkmışsa, hangi canlı formu ya da formları evrimleşmiştir? Evrenin herhangi bir yerinde yaşam olup olmadığını araştıran biyologlar (*astrobiyologlar*) araştırmalarını su bulunma ihtimali olan gezegenler üzerine yoğunlaştırırlar. Bugüne kadar bizim güneş sistemimiz dışında 200'den fazla gezegen bulunmuş ve bunların bir ya da ikisinde su buharının varlığına ilişkin kanıt saptanmıştır. Bizim güneş sistemimizde araştırma odağı olarak astrobiyologların en çok ilgisini çeken gezegen Mars'tır.

Dünya gibi Mars'ın da her iki kutbunda buzul örtüleri vardır. Uzay araştırmalarının başladığı dönemden bu yana bilim insanları Mars üzerinde başka yerlerde de su bulunabileceğine ilişkin şaşırtıcı işaretler bulmuşlardır. En son olarak 2008'de robot uzay aracı *Phoenix*, yüzey örnekleri almak üzere Mars üzerine inmiştir. *Phoenix*'in gönderdiği görüntüler yıllardır süren tartışmayı sonuçlandırmıştır: Mars yüzeyinin hemen altında buz ve atmosferinde de kırağı oluşturmaya yetecek kadar su buharı bulunduğu kesinlik kazanmıştır (**Şekil 3.9**). Heyecan verici bu bulgu geçmişte ya da halen Mars ve diğer gezegenlerde yaşam belirtileri arama çalışmalarını yeniden canlandırmıştır. Eğer herhangi bir canlı formu ya da fosil bulunursa, bu araştırma evrim sürecine tamamen yeni bir bakış açısından ışık tutacaktır.



◄ **Şekil 3.9 Mars yüzeyinin altındaki buz ve yüzeydeki sabah kırağısı.** Bu fotoğraf Mars üzerine inen *Phoenix* tarafından 2008'de çekilmiştir. Yüzey materyalinin altındaki buzu (fotoğrafın alt kısmındaki dikdörtgenin içindeki beyaz kısım) ortaya çıkarmak için robotik kol aracılığı ile bir çukur açılmıştır. Görüntünün üst yarısındaki bazı kısımlardaki kırağı beyaz örtü şeklinde görülmektedir. Bu fotoğraf buzun daha iyi görülebilmesi için NASA tarafından renklendirilmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 3.2

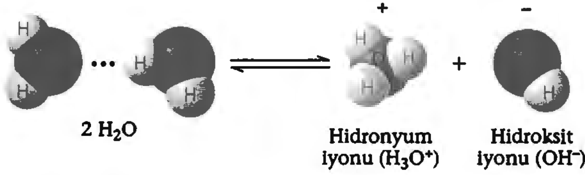
1. Su hangi özellikleri aracılığı ile bir ağacın yukarılarına doğru hareket edebilir? Açıklayınız.
2. "Sıcaklık değil nem rahatsız ediyor" ifadesi ile ne anlatılmak istendiğini açıklayınız.
3. Suyun buz tutması, kayaları nasıl çatlatır?
4. İştahı düzenleyen grelin hormonunun oruç tutan bir kişideki konsantrasyonu yaklaşık olarak 1.3×10^{-10} *M*'dır. Bu kişinin 1 L kanında kaç tane grelin molekülü vardır?
5. **EĞER ÖYLE İSE?** Su üzerinde yürüyebilen su hemipteri (*Gerris sp.*) hidrofobik bir madde ile kaplı bacaklara sahiptir. Bunun ne gibi bir yararı vardır. Eğer bu madde hidrofilik olsaydı ne olurdu?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 3.3

Asidik ve bazik koşullar canlı organizmaları etkiler

İki su molekülü tarafından bir hidrojen bağında paylaşılan hidrojen atomu zaman zaman bir molekülden diğerine geçebilir. Bu durumda hidrojen atomu elektronunu geride bırakarak, bir **hidrojen iyonu** (H^+) halinde aktarılır. Hidrojen iyonu +1 yük taşıyan bir protondan ibarettir. Proton kaybeden su molekülü -1 yük taşıyan **hidroksit iyonu** (OH^-) haline gelir. Diğer su molekülüne bağlanan proton ise onu **hidronyum iyonu** (H_3O^+) haline dönüştürür. Bu tepkimeyi aşağıdaki şekilde şematize edebiliriz:



Yaygın kullanımı ile H^+ (hidrojen iyonu), bizim burada yaptığımız gibi H_3O^+'u (hidronyum iyonu) temsil eder. H^+'nın sulu çözeltilerde tek başına bulunmadığını aklınızda tutunuz. H^+ daima bir su molekülü ile birlikte olup H_3O^+ formundadır.

Zıt yönlerde gösterilen iki ok, bu tepkimenin tersinir olduğunu ve su molekülleri H^+ ve OH^- oluşturacak şekilde disosiye olduğunda, dinamik bir denge durumuna ulaştığını belirtmektedir. Denge noktasında su moleküllerinin derişimi, H^+ ve OH^- derişiminden çok daha yüksektir. Gerçekten de saf sudaki her 554 milyon su molekülünden sadece bir tanesi disosiye olur; saf suda her iyonun derişimi (25°C'de) 10^{-7} *M*'dır. Bunun anlamı şudur: bir litre saf suda 10 milyonda bir mol hidrojen iyonu, buna eşit sayıda da hidroksit iyonu vardır.

Suyun disosiyasyonu geri-dönüşümlü ve istatistiksel olarak çok seyrek gerçekleşen bir olay olmakla birlikte, canlı kimyası açısından son derce önemlidir. H^+ ve OH^- çok reaktiftir. Bunların derişimindeki değişiklikler hücrenin protein ve diğer kompleks moleküllerini büyük ölçüde etkiler. Saf suda H^+ ve OH^- derişimleri eşit olmakla birlikte, asit ve baz adı verilen belirli çözünenlerin suya eklenmesi bu dengeyi bozar. Biyologlar bir çözeltinin ne kadar asidik ya da bazik olduğunu tanımlamak için pH ölçeğini kullanırlar. Bu bölümün geri kalan kısmında asit, baz, pH kavramlarını ve pH'daki değişikliklerin, organizmaları niçin olumsuz yönde etkilediklerini öğreneceksiniz.

Asitler ve Bazlar

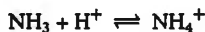
Sulu bir çöletinin H^+ ve OH^- derişimlerinde dengesizliğe neden olan şey nedir? Asitler suda çözündüğünde, çözeltiye fazladan H^+ verirler. Bir çözeltinin hidrojen iyonu derişimini attıran bileşikler **asit** olarak adlandırılır. Örneğin, suya hidroklorik asit (HCl) eklenirse, hidrojen iyonları klor iyonlarından ayrılır:



$$HCl \rightarrow H^+ + Cl^-$$

Bu ek H^+ kaynağı (diğer kaynak suyun disosiyasyonudur) çözeltinin asidik –H^+'ların OH^- lerden fazla– olmasına neden olur.

Bir çözeltinin hidrojen iyonu derişimini azaltan bileşiklere **baz** adı verilir. Bazı bazlar, hidrojen iyonlarını kazanarak, H^+ derişimini doğrudan doğruya azaltır. Örneğin amonyaktaki (NH_3) azotun valans kabuğundaki eşleşmemiş elektron çifti, çözeltideki hidrojen iyonlarını çektiği için, amonyak bir baz gibi davranır. Sonuçta ortaya çıkan ürün amonyum iyonudur (NH_4^+):



$$NH_3 + H^+ \rightleftharpoons NH_4^+$$

Diğer bazlar ise hidroksit iyonu verecek şekilde disosiye olarak, H^+ derişimini dolaylı yoldan azaltırlar. Bu hidroksit iyonları çözeltideki hidrojen iyonları ile birleşerek, su oluşturur. Bu şekilde davranan bazlara sodyum hidroksiti (NaOH) örnek gösterebiliriz. Sodyum hidroksit aşağıdaki şekilde disosiye olur:

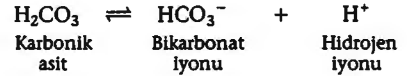


$$NaOH \rightarrow Na^+ + OH^-$$

Her iki durumda da baz, H^+ derişimini azaltır. OH^- derişimi H^+ derişiminden fazla olan çözeltilere bazik çözeltiler denir. H^+ ve OH^- derişimleri eşit olan çözeltiler nötraldir.

HCl ve NaOH için verilen tepkimelerdeki okların tek yönlü olduğuna dikkat ediniz. Bu bileşikler su ile karıştıkları zaman, tümüyle disosiye olurlar. Hidroklorik asit kuvvetli asit, sodyum hidroksit ise kuvvetli baz olarak adlandırılır; çünkü bunlar tümüyle disosiye olurlar. Buna karşılık amonyak oldukça zayıf bir bazdır. Amonyak için yazılan tepkimedeki çift yönlü oklar, hidrojen iyonunun bağlanmasının ve serbest kalmasının tersinir olduğunu gösterir. Ancak, denge durumunda NH_4^+ ve NH_3 oranları sabitlenmiştir.

Hidrojen iyonlarını tersinir olarak kaybeden ve tekrar kazanan zayıf asitler de vardır. Buna ait bir örnek karbonik asittir:



$$H_2CO_3 \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+$$

Karbonik asit — Bikarbonat iyonu — Hidrojen iyonu

Buradaki denge sola doğru ilerleyen tepkimeyi tercih ettiği için, karbonik asit suya eklendiğinde, herhangi bir anda moleküllerin sadece %1'i disosiye olur. Bu miktar bile, H^+ ve OH^- dengesini nötraliteden uzaklaştırmaya yeterlidir.

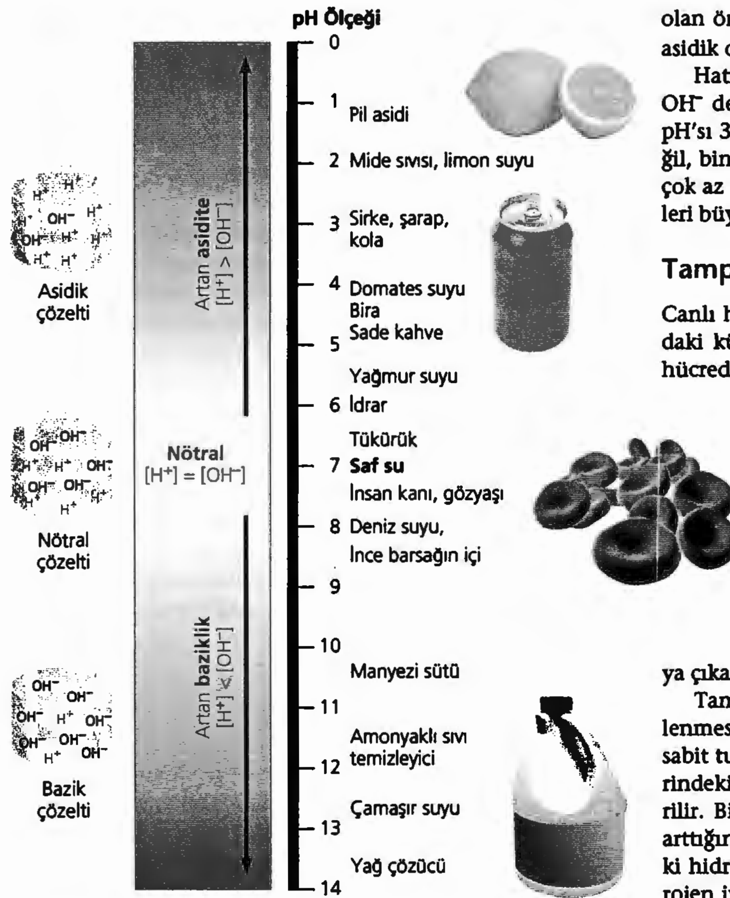
pH Ölçeği

25°C'deki herhangi bir sulu çözeltide H^+ ve OH^- *ürünlerinin* derişimleri sabit olup, 10^{-14} e eşittir. Bunu şöyle yazabiliriz:

$$[H^+]\ [OH^-] = 10^{-14}$$

Bu eşitlikteki köşeli parantezler molar derişimi belirtir. Oda sıcaklığında (25°C) nötral bir çözeltide $[H^+] = 10^{-7}$ ve $[OH^-] = 10^{-7}$ dir. Bu durumda $10^{-7} \times 10^{-7}$ işleminin sonucu 10^{-14} dür. Eğer çözeltideki H^+ derişimini 10^{-5}*M*'a yükseltecek miktarda asit eklenirse, $[OH^-]$ 10^{-9}*M*'a düşecek şekilde azalır ($10^{-5} \times 10^{-9} = 10^{-14}$ olduğuna dikkat ediniz). Bu sabit ilişki asit ve bazların su içindeki davranışını açıklamaktadır. Bir asit sadece çözeltiye hidrojen iyonu eklemez; aynı zamanda H^+lerin OH^-lerle birleşerek su oluşturma eğiliminden ötürü, hidroksit iyonlarını da uzaklaştırır. Bir baz ise bunun tersi bir etki yapar ve hem OH^- derişimini artırır, hem de su oluşturarak H^+ derişimini azaltır. Eğer OH^- derişimini 10^{-4}*M*'a çıkaracak kadar baz eklenirse, H^+ derişimi 10^{-10}*M*'a düşer. Bir sulu çözeltideki H^+ veya OH^- derişimlerinden herhangi birini biliyorsak, diğer iyonun derişimini hesaplayabiliriz.

Çözeltilerdeki H^+ ve OH^- derişimleri 100 trilyon ya da üstünün katlarıyla değiştiği için, bilim adamları bu değişikli-



▲ **Şekil 3.10 pH ölçeği ve bazı sulu çözeltilerin pH değerleri.**

ği litrede mol cinsinden değil de, daha kullanışlı bir yoldan ifade ederler. pH ölçeği **(Şekil 3.10)** H^+ ve OH^- derişimlerini logaritmik olarak ifade eder. Bir çözeltinin **pH**'sı, hidrojen iyonu derişiminin eksi logaritması (10 tabanına göre) olarak tanımlanır:

$$pH = -\log [H^+]$$

Nötral sulu çözeltiler için $[H^+]$ nın değeri 10^{-7} *M*'dır. O halde,

$$-\log 10^{-7} = -(-7) = 7\text{'dir.}$$

H^+ derişimi *arttıkça*, pH *azalır*. pH ölçeği H^+ derişimini temel almakla birlikte, aynı zamanda OH^- derişimini de gösterir. pH'sı 10 olan bir çözeltinin hidrojen iyonu derişimi 10^{-10} *M*, hidroksit iyonu derişimi ise 10^{-4} *M*'dır.

25°C'deki nötral sulu çözeltinin pH'sı 7'dir. Bu nokta pH ölçeğinin orta noktasıdır. pH'sı 7 den az olan çözeltiler asidiktir. Bu değer azaldıkça, çözelti daha asidik hale gelir. Bazik çözeltilerin pH'sı ise 7'den büyüktür. Birçok biyolojik sıvının pH'sı 6 ile 8 arasındadır. Ancak bu değerlerin dışında olan örnekler de vardır. Örneğin insanların mide sıvısı çok asidik olup, pH'sı 2 civarındadır.

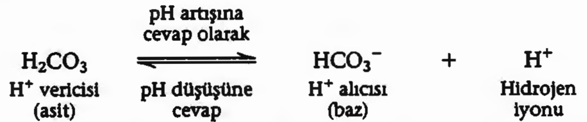
Hatırda tutulması gereken nokta, her pH biriminin H^+ ve OH^- derişimlerinde on misli farkı temsil ediyor olmasıdır. pH'sı 3 olan bir çözelti, pH'sı 6 olan çözeltiden iki misli değil, bin misli (10 x 10 x 10) daha asidiktir. Çözeltinin pH'sı çok az değişse de, çözeltideki H^+ ve OH^- nın gerçek derişimleri büyük ölçüde değişir.

Tamponlar

Canlı hücrelerin çoğunun hücre-içi pH'sı 7'ye yakındır. pH daki küçük bir değişiklik hücre için zararlı olabilir; çünkü hücredeki kimyasal süreçler hidrojen ve hidroksit iyonlarının derişimine çok duyarlıdır. İnsan kanının pH'sı 7.4 ya da hafifçe baziktir. Kan pH sı 7'ye düşen ya da 7.8'e yükselen bir insan birkaç dakikadan fazla hayatta kalamaz ve kan pH'sını kararlı tutan kimyasal bir sistem vardır. Eğer 1 litre saf suya 0.01 mol kuvvetli asit eklersek, pH 7.0'den 2.0'ye düşer. Buna karşılık aynı miktardaki asidi bir litre kana eklediğimizde pH sadece 7.4'den 7.3'e düşer. Kana asit eklendiğinde ortaya çıkan pH değişikliği neden suya asit eklendiğinde ortaya çıkan pH değişikliğinden daha azdır?

Tampon adı verilen bileşiklerin varlığı, asit ya da baz eklenmesi durumunda biyolojik sıvıların pH'larının nispeten sabit tutulmasını sağlar. Bir çözeltideki H^+ ve OH^- derişimlerindeki değişikliği en aza indirecek bileşiğe **tampon** adı verilir. Bir tampon, çözeltideki hidrojen iyonlarının derişimi arttığında bunları çözeltiden uzaklaştıracak ya da çözeltideki hidrojen iyonlarının derişimi düştüğünde, çözeltiye hidrojen iyonu verecek şekilde çalışır. Tampon çözeltilerin birçoğu zayıf bir asit ve bunun tersinir olarak hidrojen iyonlarıyla birleşebilen eşlenik bazını içerir.

İnsan kanı ve başka biyolojik çözeltilerin pH'sını kararlı tutan çeşitli tamponlar vardır. Bunlardan biri kan plazmasındaki su ile CO_2'nin birleşmesiyle oluşan karbonik asittir (H_2CO_3). Daha önce belirtildiği gibi, karbonik asit bikarbonat iyonu (HCO_3^-) ve hidrojen iyonu (H^+) verecek şekilde disosiye olur:



H_2CO_3	pH artışına cevap olarak $\rightleftharpoons$ pH düşüşüne cevap	HCO_3^-	+	H^+
H^+ vericisi (asit)		H^+ alıcısı (baz)		Hidrojen iyonu

Karbonik asit ve bikarbonat arasındaki kimyasal denge pH'nın düzenleyicisi olarak davranır ve diğer süreçlerde olduğu gibi, çözeltiye hidrojen iyonu vererek ya da çözeltiden hidrojen iyonu uzaklaştırarak, tepkimenin sağa ya da sola doğru kaymasını sağlar. Eğer kandaki H^+ derişimi düşmeye (pH artmaya) başlarsa, tepkime sağa doğru ilerler ve hidrojen iyonlarını yerine koyacak şekilde daha fazla karbonik asit disosiye olur. Buna karşılık eğer kandaki H^+ derişimi artar (pH düşerse), bu durumda tepkime sola doğru ilerler ve HCO_3^- (baz) H_2CO_3 oluşturmak üzere çözeltideki hidrojen iyonlarını uzaklaştırır. Dolayısıyla, karbonik asit-bikarbonat tamponlama sis-

temi, birbirleriyle dengede olan bir asit ve bir baz içerir. Diğer tamponların birçoğu da yine asit-baz çiftlerinden oluşur.

Asitleşme: Su Kalitesi İçin Bir Tehdit

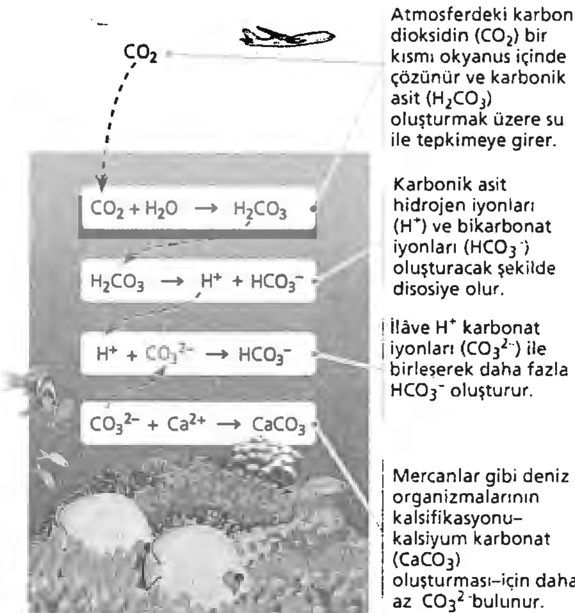
Su kalitesi için tehdit oluşturan birçok insan aktivitesi arasında fosil yakıtların kullanımından kaynaklanan gazların atmosfere salınması yer alır. Bu bileşiklerden bazılarının su ile tepkimeye girmesi sonucunda, su daha asidik hale gelir ve Dünya üzerindeki yaşam koşullarının hassas dengesi değişir.

Fosil kakıtların yanması ile oluşan ana ürün karbon dioksittir. İnsan eliyle oluşan CO_2'nin yaklaşık olarak %25'i okyanuslar tarafından soğurulur. Okyanuslardaki muazzam su hacmine rağmen bilim insanları çok miktadaki CO_2 absorbsiyonunun deniz ekosistemine zarar vereceğinden endişe etmektedirler.

Son bulgular bu korkunun sağlam temellere dayandığını göstermektedir. CO_2 deniz suyunda çözüldüğünde, karbonik asit oluşturmak üzere su ile tepkimeye girer. Karbonik asit, **okyanus asitleşmesi** adı verilen süreçte okyanus pH'sını düşürür. Binlerce yıldır buz içinde hapsolmuş hava kabarcıklarında yapılan CO_2 ölçümlerine dayanarak bilim insanları okyanuslardaki pH'nın geçmiş dönemlerdekinden 0.1 pH birimi düşük olduğunu saptamışlardır. Son 420.000 yıl içinde hiç bu kadar pH düşüşü olmamıştır. Son çalışmalara göre, bu yüzyılın sonunda 0.3-0.5 pH birimi kadar bir düşüş daha olacağı tahmin edilmektedir.

Deniz suyu asitleştikçe ilâve hidrojen iyonları, bikarbonat iyonları (HCO_3^-) oluşturmak üzere karbonat iyonları (CO_3^{-2}) ile birleşir, bu arada karbonat konsantrasyonu azalır (**Şekil 3.11**). Bilim insanları okyanus asitleşmesinin 2100 yılına kadar karbonat konsantrasyonunda %40 oranında düşüşe neden olacağını tahmin etmektedirler. Bu durum çok büyük önem taşımaktadır; çünkü karbonat, kalsifikasyon için gereklidir. Resifleri oluşturan mercanlar ve kabuk oluşturan hayvanlar da dahil olmak üzere birçok deniz organizması kalsifikasyon yani kalsiyum karbonat ($CaCO_3$) üretimi için karbonata gereksinim duyar. Mercan resifleri çok büyük çeşitlilikteki deniz yaşamı için cennet niteliğindeki hassas ekosistemlerdir (**Şekil 3.12**).

Fosil yakıtların kullanımı aynı zamanda kükürt oksit ve azot oksitlerin temel kaynağıdır. Bu bileşikler havadaki su ile kuvvetli asitler oluşturacak şekilde etkileşir ve bu asitler, yağmur ya da kar halinde yeryüzüne inerler. **Asit yağmuru**, pH'sı 5.2'den daha düşük (daha asidik) olan yağmur, kar ya



▲ **Şekil 3.11 İnsan faaliyetlerinden kaynaklanan atmosferik CO_2 ve bunun okyanustaki akibeti.**

▼ Şekil 3.12

ETKİ

Mercan Resifi Ekosistemleri Üzerindeki Okyanus Asitleşmesi Tehtidi

Son zamanlarda bilim insanları artan atmosferik karbon dioksit düzeylerine bağlı okyanus asitleşmesi tehlikesi konusunda uyarılarda bulunmaktadırlar (bakınız Şekil 3.11). Karbonat iyonu (CO_3^{-2}) konsantrasyonunda ortaya çıkan azalmanın mercan resifleri kalsifikasyonu üzerinde ciddi sonuçları olacağı tahmin edilmektedir. Bir araştırma grubu birçok çalışmayı dikkate alarak, okyanus ısınmasının etkilerini de kapsayacak şekilde mercan resifleri için bu yüzyıl içinde atmosferik CO_2 konsantrasyonunun (a) bugünkü düzeyinde kalması, (b) mevcut hızla artması ve (c) daha hızla artması durumlarında sonuçların ne olacağını tahmin etmek üzere üç senaryo tanımladılar. Aşağıdaki fotoğraflar her senaryo için tahmin edilen mercan resiflerine benzemektedir.



(a) (b) (c)

(a)'da görülen sağlıklı mercan resifi, çok farklı türleri barındırmakta ve (c)'de görülen tahrip olmuş mercan resifine çok az benzemektedir.

NEDEN ÖNEMLİ Mercan resifi ekosistemlerinin yok olması biyolojik çeşitlilikte çok trajik bir kayba neden olacaktır. Buna ek olarak mercan resifleri kıyı şeridinin korunmasını sağlar, ticari öneme sahip birçok balık türü için beslenme alanı oluşturur ve turistler için popüler bir çekim merkezidir. Bu ekosistemlerin yok olması sonucunda kıyılarda yaşayan insan toplulukları balıkçılığın çökmesi ve azalan turizm nedeniyle çok daha büyük zarara uğrayacaklardır.

EK OKUMA O. Hoegh-Guldberg et. al., Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification, *Science* 318: 1737-1742 (2007). S. C. Doney, The dangers of ocean acidification, *Scientific American*, March 2006, 58-65.

EĞER ÖYLE İSE? Okyanuslardaki karbonat konsantrasyonunun azalması, $CaCO_3$ oluşturmayan organizmalar üzerinde de dolaylı etkiler yapabilir mi? Açıklayınız.

da sis için kullanılan bir terimdir. (Kirlilik içermeyen yağmurun pH'sı 5.6 civarındadır. Bu hafif asiditenin nedeni CO_2 ve suyun oluşturduğu karbonik asittir.) Asit yağmurları akarsu ve göllerdeki canlılara zarar verir ve toprak kimyasını değiştirerek karalar üzerindeki bitkileri olumsuz yönde etkiler. Bu problemle ilgili olarak A.B.D Kongresi 1990'da Temiz Hava Yasası'nda değişiklik yaptı ve endüstriyel teknolojilerde bu yasanın öngördüğü gelişmeler Kuzey Amerika'daki göl ve ormanların iyileştirilmesinde büyük bir rol oynadı.

Su kaynaklarının gelecekteki kalitesi hakkında iyimser olmak için bir neden varsa o da okyanuslar, göller ve nehirlerdeki hassas kimyasal dengeleri öğrenmede sağladığımız ilerlemedir. Bu yöndeki ilerlemelerin sürmesi, çevre kalitesi ile ilgilenen sizler gibi bilgi sahibi bireylerin etkinlikleriyle mümkün olacaktır. Bu, Dünya üzerindeki canlılığın devamı için çevrenin uygun olması konusunda suyun ne kadar hayati bir rolü olduğunu öğrenmeyi gerektirir.

KAVRAM KONTROLÜ 3.2

1. pH'sı 9 olan bazik çözelti pH'sı 4 olan aynı hacimdeki asidik çözeltiden ___ misli az hidrojen iyonu (H^+) içerir.
2. HCl suda çözünen kuvvetli bir asittir: $HCl \longrightarrow H^+ + Cl$. 0.01 *M* HCl'in pH'sı nedir?
3. Asetik asit (CH_3COOH) karbonik asit gibi tampon görevi yapabilir. Asidi, bazı, H^+ alıcıyı ve H^+ vericiyi belirterek disosiyasyon tepkimesini yazınız.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir litre saf su ve bir litre asetik asit veriliyor. Her birine 0.01 mol kuvvetli asit eklerseniz pH ne olur? 3. Sorudaki eşitlikten yararlanarak sonucu tartışınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız

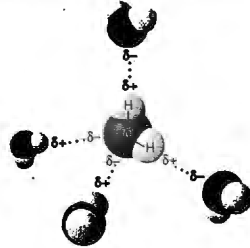
3 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 3.1

Su moleküllerindeki polar kovalent bağlar hidrojen bağlarına neden olur (ss. 46-47)

- Bir su molekülündeki kısmî negatif yüklü oksijen, yakındaki bir başka su molekülünün kısmî pozitif yüklü hidrojeni tarafından çekildiğinde hidrojen bağı oluşur. Suyun özelliklerinin kaynağı su molekülleri arasındaki hidrojen bağlarıdır.

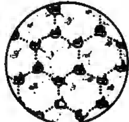


ÇİZİNİZ *Buradaki şekil üzerinde bir hidrojen bağını ve bir polar kovalent bağı gösteriniz. Her su molekülü kaç tane hidrojen bağı yapabilir?*

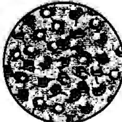
KAVRAM 3.2

Suyun yeni ortaya çıkan dört özelliği Dünya'nın canlılar için uygun olmasına katkı yapar (ss. 47-52)

- Hidrojen bağları su moleküllerini birbirine yakın konumda tutar. Bu **kohezyon** bitkilerdeki mikroskobik su-iletim hücrelerindeki suyun yukarıya doğru çekilmesine yardım eder. Hidrojen bağları aynı zamanda suyun **yüzey gerilimi**nden de sorumludur.
- Suyun **özgül ısısı** yüksektir: Hidrojen bağları kırıldığında ısı soğurulur, buna karşılık hidrojen bağları kurulduğunda ısı açığa çıkar. Bu özellik sıcaklıkların canlıların yaşamasına izin veren limitler içinde nispeten kararlı tutulmasına yardım eder. **Buharlaşmaya bağlı soğuma**, suyun yüksek **buharlaşma ısısı**ndan kaynaklanır. En yüksek enerjili su moleküllerinin buharlaşarak uzaklaşması, yüzeyin soğumasına neden olur.
- Buz sıvı sudan daha az yoğun olduğu için, suyun üzerinde yüzer. Bu durum göller ve kutup denizlerindeki canlıların donmuş haldeki yüzeyin altında yaşamalarını olası kılar.



Buz: kararlı hidrojen bağları



Sıvı su: geçici hidrojen bağları

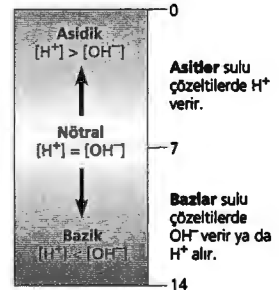
- Su, alışılmışın dışında çok yönlü bir çözücüdür; çünkü polar su molekülleri, hidrojen bağı kurma yeteneğindeki yüklü ve polar bileşikler tarafından çekilir. **Hidrofilik** bileşikler suya karşı çekim gösterdikleri halde, **hidrofobik** bileşikler sudan kaçma eğilimindedirler. Çözeltilerdeki çözünen konsantrasyonunun ölçüsü olarak kullanılan **molarite**, **çözeltinin** bir litresinde bulunan **çözünen**in mol sayıdır. Bir bileşiğin belirli sayıdaki moleküllerinin sayısı bir **mol**dür. Bir bileşiğin bir molünün gram cinsinden kütlesi, dalton cinsinden **molekül kütlesi** ile aynıdır.
- Suyun yeni ortaya çıkan özellikleri Dünya'daki canlılığı destekler ve diğer gezegenlerde canlıların evrimleşme ihtimaline katkı yapar.

? *Farklı çözünen tiplerinin suda nasıl çözündüğünü izah ediniz. Çözelti ile kolloid arasındaki farkı açıklayınız.*

KAVRAM 3.3

Asidik ve bazik koşullar canlı organizmaları etkiler (ss. 52-56)

- Bir su molekülü bir başka su molekülüne H^+ aktarabilir; böylece H_3O^+ (basitçe H^+ olarak gösterilir) ve OH^- oluşur.
- H^+ konsantrasyonu, pH ile ifade edilir; pH= –log [H^+]. Biyolojik sıvılardaki **tamponlar** pH'daki değişikliklere karşı direnirler. Bir tampon hidrojen iyonları ile geri-dönüşümlü olarak birleşebilen asit-baz çiftinden oluşur.
- Fosil yakıtların kullanılması atmosferdeki CO_2 miktarını artırır. Bir kısım CO_2 okyanuslarda çözünerek mercan resifleri için vahim sonuçlara yol açma potansiyeli olan **okyanus asitleşmesine** neden olur. Fosil yakıtların kullanılması **asit yağmurlarına** yol açan kükürt ve azot oksitler de salar.



? *Çözünmüş CO_2 miktarlarındaki artışın okyanus asitleşmesine nasıl yol açtığını açıklayınız. pH'daki bu değişiklik karbonat iyonu konsantrasyonunu ve kalsifikasyon hızını nasıl etkiler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

SEVİYE 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

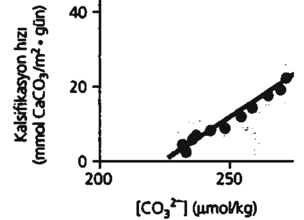
1. Memelilerin çoğu vücut sıcaklıklarını terleyerek kontrol eder. Suyun hangi özelliği terin vücut sıcaklığını düşürme yeteneğinden sorumludur?
   a. su kondanse olduğunda yoğunluğundaki değişiklik
   b. suyun havadaki molekülleri çözme yeteneği
   c. hidrojen bağları oluşumuyla ısının serbest bırakılması
   d. hidrojen bağlarının kırılmasıyla ısının absorblanması
   e. suyun yüksek yüzey gerilimi
2. Su buharlaştığında hangi bağlar kırılır?
   a. iyonik bağlar
   b. su molekülleri arasındaki hidrojen bağları
   c. su molekülleri içindeki atomlar arasındaki kovalent bağlar
   d. polar kovalent bağlar
   e. polar olmayan kovalent bağlar
3. Aşağıdakilerden hangisi hidrofobik bir materyaldir?
   a. kâğıt   d. şeker
   b. sofra tuzu   e. makarna
   c. mum
4. Bir mol çay şekeri ile bir mol C vitamini aşağıdakilerden hangisi bakımından eşittir?
   a. dalton cinsinden kütleleri   d. atom sayıları
   b. gram cinsinden kütleleri   e. molekül sayıları
   c. hacimleri
5. pH'sı 4.0 olarak ölçülen göl suyunun hidrojen iyonu konsantrasyonu nedir?
   a. 4.0 M b. 10^{-10} M c. 10^{-4} M d. 10^{4} M e. %4
6. Beşinci soruda sözü edilen göl suyunun *hidroksit* iyonu konsantrasyonu nedir?
   a. 10^{-10} M b. 10^{-4} M c. 10^{-7} M d. 10^{-14} M e. 10 M

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

7. Bir dilim pizza 500 kalori içerir. Eğer bu pizzayı yakar ve tüm ısıyı 50-L'lik kap içindeki soğuk suyu ısıtmakta kullanırsak, bu suyun sıcaklığı yaklaşık olarak kaç derece artar? (*Not:* 1 litre soğuk suyun ağırlığı yaklaşık olarak 1 kg'dır.)
   a. 50°C   b. 5°C   c. 1°C   d. 100°C   e. 10°C
8. 10 L 0.1 M sulu asetik asit çözeltisi hazırlamak için kaç gram asetik asit ($C_2H_4O_2$) kullanırsınız? (*Not:* Karbon, hidrojen ve oksijen atomlarının dalton cinsinden kütleleri sırasıyla 12,1 ve 16'dır.)
   a. 10 g   b. 0.1 g   c. 6.0 g   d. 60 g   e. 0.6 g
9. **ÇİZİNİZ** Potasyum klorür (KCl) suda çözündüğünde potasyum iyonunun ve klor iyonunun etrafında oluşan hidrasyon kabuklarını çiziniz. Atomlar üzerindeki pozitif, negatif ve kısmî yükleri gösteriniz.
10. **BAĞLANTI KUR** Küresel ısınma (bakınız Bölüm 1, s. 6) ile okyanus asitleşmesinin ortak yanları nelerdir?

SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

11. Tarım alanlarında çiftçiler hava tahminlerini yakından takip ederler. Gece don olacağını öğrenen çiftçiler ürünü korumak için bitkilerin üzerine su püskürtürler. Bu yöntemin nasıl çalıştığını açıklamak için suyun özelliklerini kullanınız. Bu olayın sorumlusu olan hidrojen bağlarından söz etmeyi unutmayınız.
12. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
    Bu bölüm suyun yeni ortaya çıkan özelliklerinin canlılar için çevrenin uygun oluşuna nasıl katkı yaptığını anlatmaktadır. Çok kısa zaman öncesine kadar bilim insanları canlılık için gerekli olan fiziksel gereksinimler arasında ılımlı sıcaklık, pH, atmosferik basınç, tuzluluk aralıkları ve toksik kimyasalların düşük miktarlarda olması gerektiğini düşünüyorlardı. Derin okyanus tabanlarındaki hidrotermal bacalar çevresindeki sıcak ve asidik kükürt kaynaklarında ve yüksek miktarda toksik metaller içeren topraklarda çoğalabilen ekstremofil organizmaların bulunması ile bu görüş değişmiştir. Astrobiyologlar niçin ekstremofillerle ilgili araştırmalarla ilgilenmektedir? Bu gibi ekstrem çevrelerde canlıların bulunması, diğer gezegenlerde canlılık bulunma ihtimali konusunda nasıl bir fikir verebilir?
13. **BİLİMSEL SORGU**
    Asit yağmurlarının tatlısularda yaygın olarak bulunan *Elodea* bitkisinin gelişmesini inhibe ettiğini öne süren hipotezi test edecek bir kontrollü deney tasarlayınız (bakınız Şekil 2.19, s.43).
14. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    2000 yılında yayınlanan bir çalışmada C. Langdon ve arkadaşları mercan resiflerindeki organizmaların kalsifikasyon hızı üzerine karbonat konsantrasyonunun etkisini test etmek üzere yapay bir mercan resifi sistemi kullanmışlardır. Sağda görülen grafik onların bulgularının bir kısmını göstermektedir. Bu verilerin neyi gösterdiğini açıklayınız. Bu sonuçlar ile atmosferde artan CO_2 düzeylerine bağlı okyanus asitleşmesi arasında nasıl bir bağlantı vardır?



15. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
    Tarım, sanayi ve şehirlerdeki nüfus artışı, su politikasının etkileri açısından birbirleriyle rekabet etmektedir. Eğer siz kurak bir bölgedeki su kaynaklarının yönetiminde olsaydınız, kısıtlı su kaynaklarının çeşitli kullanımlar arasında bölüştürülmesi konusunda öncelikleriniz ne olurdu? Farklı ilgi grupları arasında bir uzlaşma sağlamak için ne yapmaya çalışırdınız?
16. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yeni Ortaya Çıkan Özellikler Suyun yeni ortaya çıkan çeşitli özellikleri çevrenin canlılar için uygun olmasına katkı yapar. Kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazarak, suyun moleküllerinin yapısından kaynaklanan yeteneği ile çeşitli çözünenleri nasıl çözebildiğini açıklayınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Ev Ödevleri Hidrojen Bağları ve Su • pH Ölçeği

Aktiviteler Suyun Polaritesi • Suyun Kohezyonu • Su Moleküllerinin Disosiyasyonu • Asitler, Bazlar ve pH

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

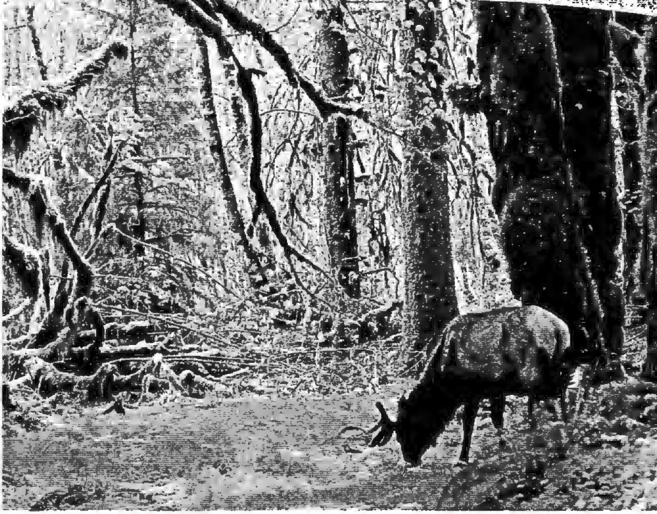
2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik testler • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Araçları • Sanat

4 Karbon ve Canlılardaki Molekül Çeşitliliği



▲ Şekil 4.1 **Karbonun hangi özellikleri onu tüm canlılığın temeli haline getirir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

4.1 Organik kimya karbon bileşiklerini inceler
4.2 Karbon atomları diğer dört atoma bağlanarak çeşitli moleküller oluşturabilirler
4.3 Biyolojik moleküllerin işlevlerinde az sayıda fonksiyonel grup anahtar rol oynar

GENEL BAKIŞ

Karbon: Canlılığın Omurgası

Su, dünyadaki canlılar için evrensel bir ortam olmakla birlikte, Şekil 4.1'de görülen bitkiler ve Roosevelt geyiği gibi canlı organizmalar büyük ölçüde karbon elementine dayalı olarak meydana getirilmiş kimyasal maddelerden oluşmuştur. Karbon, bitkilerin aktiviteleri aracılığı ile biyosfere girer. Bitkiler, atmosferdeki CO_2'yi canlılarda bulunan moleküllere dönüştürmek için güneş enerjisini kullanırlar. Bu moleküller daha sonra bitkilerle beslenen hayvanlar tarafından alınır.

Tüm kimyasal elementler içinde yeryüzünde evrimleşmiş organizma çeşitliliğini mümkün kılan büyük, kompleks ve çeşitli moleküller oluşturma yeteneği açısından karbona benzeyen bir başka element yoktur. Canlı maddeyi cansız olandan farklı kılan proteinler, DNA, karbonhidratlar ve diğer moleküller, birbirlerine ya da diğer elementlerin atomlarına bağlanmış olan karbon atomlarından oluşurlar. Bu bileşiklerin içeriğinde hidrojen (H), oksijen (O), azot (N), kükürt (S) ve fosfor (P) da bulunmakla birlikte, biyolojik molekül çeşitliliğinin asıl sorumlusu karbon (C) elementidir.

Proteinler gibi büyük moleküller Bölüm 5'in konusunu oluşturmaktadır. Bu bölümde daha küçük moleküllerin özellikleri üzerinde duracağız. Canlılık için karbonun neden çok önemli olduğunu anlamaya yardımcı olan moleküler mimari kavramlarını açıklamak için bu küçük molekülleri kullanacak ve yeni ortaya çıkan özelliklerin canlı organizmalardaki maddenin organizasyonundan kaynaklandığı teması üzerinde duracağız.

KAVRAM **4.1**

Organik kimya karbon bileşiklerini inceler

Tarihsel nedenlerden dolayı karbon içeren bileşiklere organik bileşikler, karbon bileşiklerini incelemek üzere özelleşmiş olan kimya dalına da **organik kimya** denir. Organik moleküller basit yapılı metandan (CH_4), binlerce atomdan oluşan proteinler gibi çok büyük olanlara kadar çok çeşitli molekülleri kapsar. Organik moleküllerin birçoğu karbon atomlarının yanı sıra hidrojen atomları içerir.

Canlılardaki temel elementlerin —C, H, O, N, S ve P- oranları bütün organizmalarda hemen hemen eşittir. Ancak, karbonun çok çeşitli moleküller oluşturabilme yeteneği sayesinde, az sayıdaki bu atomik yapıtaşları, sonsuz çeşitlilikte organik molekülün kurulmasında kullanılabilir. Farklı organizma türleri ya da bir türün bireyleri, içerdikleri farklı organik moleküller açısından birbirlerinden ayrılırlar.

İnsanlık tarihinin başlangıcından beri, diğer organizmalar insanlar tarafından yiyecek, ilaç ya da giysi gibi değerli maddelerin kaynağı olarak kullanılmıştır. Organik kimya bilimi bu gibi ürünleri saflaştırma ve verimini artırma çabalarıyla başlamıştır. 1800'lü yılların başlarında kimyacılar doğru koşullar altında elementleri karıştırarak, basit bileşikleri laboratuvarda yapmayı öğrenmişlerdi. Ancak, canlı maddeden özütlenen kompleks moleküllerin yapay sentezi imkânsız gibi görünüyordu. Bu dönemde İsveçli kimyacı Jöns Jakob Berzelius sadece canlı organizmalarda var olduğu gözlenen organik maddeler ile cansız dünyada bulunan inorganik bileşikleri farklı gruplar olarak değerlendirdi. Organik kimya adı verilen bu yeni disiplin ilk önce *vitalizm* temeli üzerine oturtulmuştu. Vitalizm kimya ve fizik yasalarına uymayan bir yaşamsal gücün varlığına inanmak anlamına geliyordu.

Kimyacılar organik bileşikleri kendi laboratuvarlarında sentezlemeyi öğrendiklerinde, vitalizm inancı zayıflamaya başladı. Berzelius ile birlikte çalışmış olan Alman kimyacı Friedrich Wöhler 1828'de amonyum iyonları çözeltisi (NH_4^+) ile siyanat (CNO^-) iyonları çözeltisini karıştırarak,

"inorganik" bir tuz olan amonyum siyanat yapmaya çalışıyordu. Wöhler beklediği ürün yerine hayvanların idrarında bulunan ve organik bir ürün olan üre yaptığını görünce, büyük bir şaşkınlık yaşadı. Wöhler "Size şunu söylemeliyim ki, bir böbrek ya da insan ya da köpek gibi bir hayvana gerek olmaksızın, üre hazırlayabilirim" diyerek vitalistlere meydan okudu. Bununla birlikte, sentezde kullanılan bileşenlerden birisi olan siyanat hayvan kanından izole edilmiş olduğu için, Wöhler'in bu buluşu, vitalistleri fazla etkilemedi. Bu buluştan birkaç yıl sonra, Wöhler'in öğrencilerinden birisi olan Hermann Kolbe, organik bir bileşik olan asetik asidi, doğrudan doğruya saf elementlerden hazırlanabilen inorganik bileşiklerden sentezledi.

Vitalizm inancı giderek artan karmaşıklıktaki organik bileşiklerin laboratuvarda sentezinin başarılmasıyla, birkaç on yıl sonra, tümüyle zayıfladı.

Organik Moleküller ve Dünya'daki Canlılığın Kökeni

EVRİM Chicago Üniversitesi'nden Harold Urey'in lisansüstü öğrencisi olan Stanley Miller, 1953'de organik bileşiklerin abiyotik (cansız maddeden) sentez kavramını evrim kapsamına dahil etti. Bu klasik deneyi öğrenmek için **Şekil 4.2**'yi inceleyiniz. Elde ettiği bulgulardan yola çıkarak Miller, kompleks organik moleküllerin ilkin dünya üzerinde var olduğu düşünülen koşullarda kendiliğinden oluşabileceği sonucuna vardı. Miller, volkanik koşulları taklit etmek için tasarladığı deneyler de yaptı ve aşağı yukarı benzer sonuçlar aldı. Miller'in ilk lisansüstü öğrencilerinden biri 2008'de bu deneylerden elde edilen bazı örnekleri yeniden keşfetti. Modern ekipmanlar kullanarak bunları yeniden analiz eden araştırıcı, Miller tarafından bulunamamış olan başka organik bileşikler tanımladı. Bu deneyler organik bileşiklerin abiyotik sentezinin, belki de volkanların yakınlarında, canlılığın başlangıcındaki erken evre olabileceği fikrini desteklemektedir (bakınız Bölüm 25).

Organik kimyanın öncüleri biyolojik düşüncenin yönünü vitalizmden *mekanizme* çevirmeye yardımcı oldular. Mekanizm, canlılık dahil bütün doğal olayların fizik ve kimya yasaları tarafından yöneltildiğini ileri süren görüştür. Organik kimya, kökenine bakılmaksızın karbon bileşiklerini inceleyen bilim dalı olarak yeniden tanımlandı. Doğada bulunan organik bileşiklerin çoğu, organizmalar tarafından üretilir ve bu moleküller inorganik bileşiklerle karşılaştırılamayacak kadar çok çeşit ve karmaşıklık sergilerler. Ancak, kimya yasaları tüm moleküller için geçerlidir. Organik kimya soyut bir yaşamsal gücü değil, karbon elementinin kendine özgü kimyasal çeşitliliğini temel alır.

KAVRAM KONTROLÜ 4.1

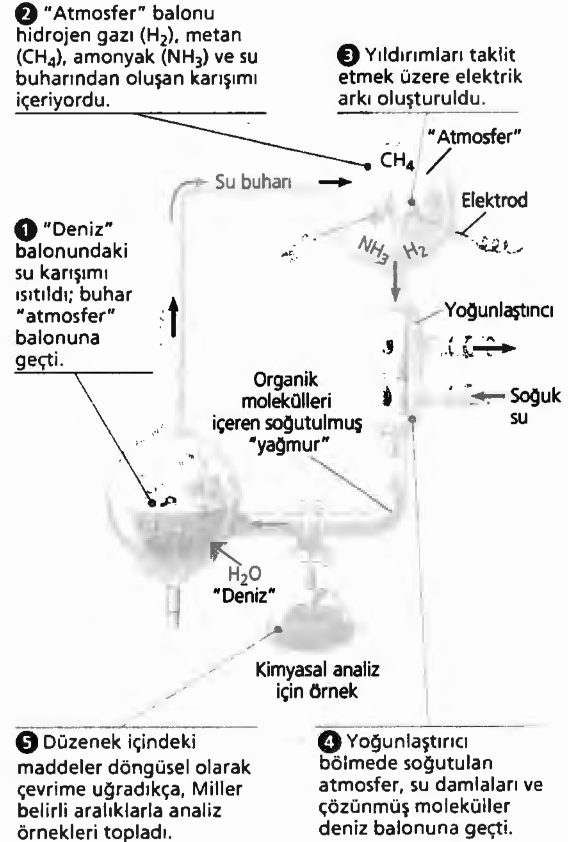
1. Wöhler, neden üre sentezlediğini bulduğunda hayrete düştü?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Miller, deneyini elektrik boşalımı olmaksızın yapmaya çalıştığında, organik bileşikler bulunmadı. Bu sonucun açıklaması ne olabilir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

▼ **Şekil 4.2** **SORGULAMA**

Organik moleküller, ilkin dünya koşullarını taklit ettiğine inanılan koşullar altında oluşabilirler mi?

DENEY Stanley Miller 1953'de ilkin dünyada mevcut olduğunu düşündüğü koşulları taklit etmek için kapalı bir sistem kurdu. Cam balon içindeki su, ilk denizleri temsil ediyordu. Su ısıtıldığında bir kısmı buharlaşarak atmosferi temsil eden gaz karışımını içeren ikinci cam balona geçti. Yıldırımları taklit etmek üzere elektrik arkı oluşturuldu.



BULGULAR Miller, organizmalarda yaygın olarak bulunan çeşitli organik moleküller tanımladı. Bunlar arasında formaldehit (CH_2O) ve hidrojen siyanid (HCN) gibi basit moleküller, amino asitler ve hidrojen ile karbondan oluşan uzun hidrokarbon zincirleri gibi daha karmaşık moleküller vardı.

SONUÇ Canlılığın başlangıcındaki ilk adım olan organik moleküller ilkin dünyada abiyotik olarak sentezlenmiş olabilir. (Bu hipotezi Bölüm 25'de daha ayrıntılı olarak ele alacağız.)

KAYNAK S. L. Miller, A production of amino acids under possible primitive Earth conditions, *Science* 117:528-529 (1953).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer Miller deneyde kullandığı NH_3 konsantrasyonunu artırmış olsaydı, HCN ve CH_2O ürünlerinin bağıl miktarları nasıl değişirdi?

KAVRAM **4.2**

Karbon atomları diğer dört atoma bağlanarak çeşitli moleküller oluşturabilirler

Bir atomun kimyasal özelliklerini belirleyen şey, onun elektron konfigürasyonudur. Bu konfigürasyon bir atomun diğer atomlarla oluşturabileceği bağların tipini ve sayısını belirler.

Karbon İle Bağ Oluşumu

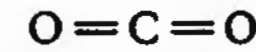
Karbonun toplam 6 elektronunun 2 tanesi ilk elektron kabuğunda, 4 tanesi ise ikinci elektron kabuğunda yer alır; dolayısıyla karbon sekiz elektron taşıması gereken kabukta 4 tane valans elektronu içerir. Karbon atomu valans kabuğunu tamamlamak için diğer atomlarla elektron paylaşır, böylece valans kabuğunda 8 elektron bulundurur. Paylaşılan her elektron çifti bir kovalent bağ demektir (bakınız Şekil 2.12d). Organik moleküllerde karbon genellikle tek ya da çift kovalent bağ kurar. Her karbon atomu dört yöne doğru dallanabilen bir kesişme noktası gibi davranır. Bu yetenek karbonun büyük ve karmaşık molekül çeşitliliği oluşturabilmesini mümkün kılar.

Karbon atomu dört adet tekli kovalent bağ oluşturduğu zaman, bu dört hibrit yörünge, bu bağların hayalî bir düzgündörtyüzlünün köşelerine doğru yönlenmesine neden olur (bakınız Şekil 2.17b). Metandaki (CH_4) bağ açıları 109.5° (**Şekil 4.3a**) olup, bu açılar karbonun dört adet tekli bağ yaptığı her grupta hemen hemen aynıdır. Örneğin etan (C_2H_6) molekülü üst üste çakışmış iki düzgündörtyüzlü şeklindedir (**Şekil 4.3b**). Daha fazla karbon içeren moleküllerde, dört ayrı atoma bağlanmış haldeki her karbon grubu düzgündörtyüzlü şeklindedir. Buna karşılık, iki karbon atomu etende (C_2H_4) olduğu gibi çift bağ ile bağlı ise, bu karbonlara bağlı bütün atomlar karbonlarla aynı düzlem üzerinde yer alırlar (**Şekil 4.3c**). Molekülleri iki boyutluymuş gibi temsil eden yapısal formüller ile yazmak kolaylık sağlamakla birlikte, moleküllerin üç-boyutlu olduklarını ve molekülün şeklinin sıklıkla onun fonksiyonunu belirlediğini hatırlamak önemlidir.

Karbonun elektron konfigürasyonu onun diğer elementlerle kovalent olarak uyumlu olmasına olanak verir. **Şekil 4.4** karbonun ve onun en sık eşleştiği hidrojen, oksijen ve azotun valanslarını göstermektedir. Organik moleküllerdeki dört temel atomik bileşen bunlardır. Bu valanslar, organik kimyadaki kovalent bağlanma kuralları olarak düşünülebilir. Diğer bir deyişle valans, organik moleküllerin biçimini belirleyen yapısal şifredir.

Kovalent bağlanma kurallarının, hidrojenden başka atomlara bağlı olan karbonlara nasıl uygulandığını basit moleküller olan karbon dioksit ve üre örnekleri üzerinde görelim.

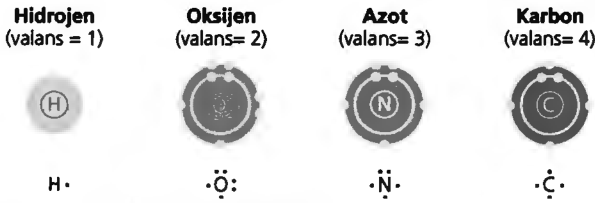
Karbon dioksit (CO_2) molekülündeki tek karbon atomu iki oksijene çiftli kovalent bağlarla bağlanır. CO_2'nin yapısal formülü aşağıda görülmektedir:



Yapısal formüldeki her çizgi, paylaşılan bir çift elektronu temsil eder. Dolayısıyla, CO_2'deki iki adet çiftli bağın sahip olduğu elektronların sayısı, dört adet tekli bağda paylaşılan elektronların sayısı ile aynıdır. Bu düzenleniş moleküldeki bütün atomların valans kabuklarının tamamlanmasını sağlar. Karbon dioksit çok basit yapılı ve hidrojenden yoksun bir molekül oldu-

İsim ve Açıklama	Molekül Formülü	Yapısal Formül	Top-ve-Çubuk Modeli	Uzay Modeli
(a) Metan. Karbon atomu diğer atomlarla dört adet tek bağ yaptığında, molekül düzgün dörtyüzlüdür.	CH_4	H, H—C—H, H		
(b) Etan. Bir molekül tek bağla bağlı atomlardan oluşan birden fazla düzgün dörtyüzlü içerebilir. (Etanda bu gruplardan iki tane vardır.)	C_2H_6	H H, H—C—C—H, H H		
(c) Eten (etilen) İki karbon atomu çift bağ ile bağlı olduğunda, bu karbonlara bağlı olan tüm atomlar aynı düzlem üzerindedir; molekül yassı şekildedir.	C_2H_4	H H, C=C, H H		

▲ **Şekil 4.3 Üç adet basit organik molekülün biçimi.**

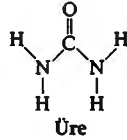


▲ **Şekil 4.4 Organik moleküllerde en bol bulunan elementlerin valansları.** Valans, bir atomun oluşturabileceği kovalent bağ sayısıdır. Bu sayı genellikle valans kabuğunu (en dış) tamamlamak için gereken elektronlann sayısına eşittir (bakınız Şekil 2.9). Her atomun elektron dağılımı üstteki diyagramda verilmektedir. Lewis nokta yapılannda (altta) sadece valans kabuğundaki elektronlar gösterilmektedir. Karbonun dört bağ yapabildiğine dikkat ediniz.

BAĞLANTI KUR *Şekil 2.9'dan (s.36) yararlanarak sodyum, fosfor, kükürt ve klor için Lewis nokta yapılannı çiziniz.*

ğu için, karbon içermesine rağmen genellikle inorganik molekül olarak değerlendirilir. İster organik ister inorganik olarak adlandırılsın CO_2 bütün organizmalardaki organik moleküllerin karbon kaynağı olmasından dolayı çok önemlidir.

Wöhler'in 1800'lerin başında sentezlediği üre $CO(NH_2)_2$, idrarda bulunan organik bileşiktir. Bu örnekte de her atom gereken sayıda kovalent bağa sahiptir. Üredeki tek karbon atomu, hem tekli hem de çift bağlara katılır.



Üre ve karbon dioksit moleküllerinin her ikisi de bir tane karbon atomuna sahiptir. Ancak Şekil 4.3'de görüldüğü gibi, tek karbon atomu kendi valans elektronlarından bir ya da daha fazlasını diğer karbon atomları ile kovalent bağlar kurmak için kullanabilir. Böylece teorik olarak sonsuz çeşitlilikte zincir oluşturmak mümkün olur.

Organik Moleküllerin Çeşitliliği Karbon İskeletlerinin Değişkenliğinden Kaynaklanır

Karbon zincirleri birçok organik molekülün iskeletlerini oluşturur. Bu iskeletler farklı uzunluklarda olup, düz ya da dallanmış zincirler ya da kapalı halkasal yapılar şeklindedir (**Şekil 4.5**). Bazı karbon iskeletlerinde, zincir içindeki sayıları ve yerleri farklılık gösteren çiftli bağlar da bulunur. Karbon iskeletlerindeki bu değişkenlik, canlı maddeyi karakterize eden moleküler karmaşıklık ve çeşitlilik için önemli bir kaynaktır. Bunlara ek olarak, başka elementlerin atomları da bu iskeletlerin uygun noktalarına bağlanabilir.

Hidrokarbonlar

Şekil 4.3 ve 4.5'de görülen bütün moleküller, sadece karbon ve hidrojen içeren organik moleküller olup bu gibi moleküllere **hidrokarbonlar** denir. Hidrojen atomları, elektronların kovalent bağlanma için uygun olduğu noktalarda karbon iskeletine bağlanırlar. Hidrokarbonlar, fosil yakıt olarak adlandırılan petrolün ana bileşenleridir. Petrolün fosil yakıt olarak adlandırılma nedeni, milyonlarca yıl önce yaşamış olan organizmaların kısmen parçalanmış kalıntılarını içermesidir.

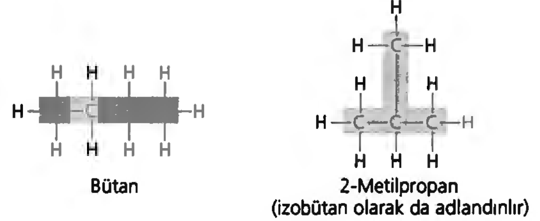
▼ **Şekil 4.5 Karbon iskeletlerinde çeşitlilik oluşturan dört yol.**

(a) Uzunluk



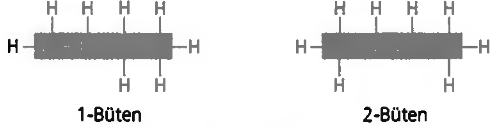
Karbon iskeletleri farklı uzunluklarda olabilir.

(b) Dallanma



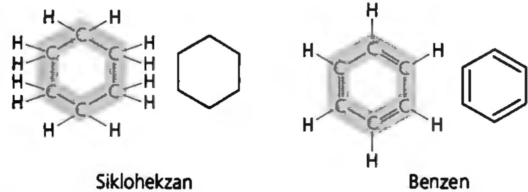
İskeletler dallanmamış ya da dallanmış olabilir.

(c) Çift bağın konumu



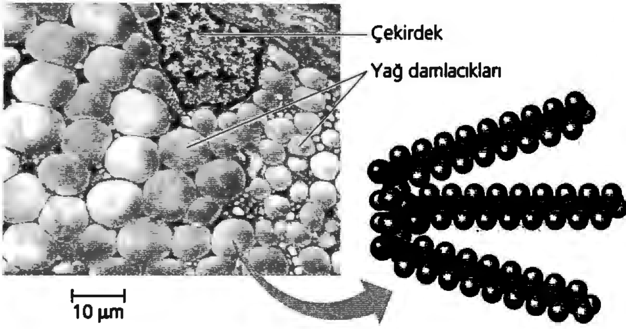
İskelette çift bağlar bulunabilir ve bunların yeri farklı olabilir.

(d) Halkaların varlığı



Bazı karbon iskeletleri halkasal yapılar halinde düzenlenirler. Her bileşiğin sağ tarafındaki basitleştirilmiş yapısal flormüllerde her köşe bir karbon ve buna bağlı hidrojenleri temsil eder.

Hidrokarbonlar canlı organizmalarda çok yaygın olarak bulunmamakla birlikte, hücrelerdeki organik moleküllerin birçoğu sadece karbon ve hidrojenden oluşmuş kısımlar içerir. Örneğin yağlar hidrokarbon olmayan bileşene tutunmuş uzun hidrokarbon kuyruklar içerirler (Şekil 4.6). Ne petrol ne de yağ, su ile karışabilir. Bunların her ikisi de hidrofobik bileşiklerdir; çünkü karbon ve hidrojen atomları arasındaki bağlar polar değildir. Hidrokarbonların bir başka özelliği, çok miktarda enerji açığa çıkaran tepkimelere katılabilmeleridir. Arabalarda kullandığımız benzin hidrokarbonlardan oluşur. Yağ moleküllerindeki hidrokarbon zincirleri ise, hayvanların vücudundaki yakıt depoları olarak iş görürler.



(a) İnsandaki adipoz hücrenin bir kısmı **(b) Yağ molekülü**

▲ **Şekil 4.6 Yağlardaki hidrokarbonların rolü. (a)** Memelilerdeki yağ hücreleri yakıt rezervi olarak görev yapan yağ moleküllerini depolarlar. Renkli TEM fotoğrafında görülen her yağ hücresi bir yağ damlacığı ile doludur. Bu damlacık çok sayıda yağ molekülünden oluşmuş bir yığın halindedir. **(b)** Bir yağ molekülü yağların hidrofobik karakterinden sorumlu olan üç adet hidrokarbon kuyruk ile bunların bağlandığı hidrofobik olmayan küçük bir bileşenden oluşur. Bu kuyruklar enerji vermek üzere yıkılabilir (Siyah = karbon; gri = hidrojen; kırmızı = oksijen.)

BAĞLANTI KUR *Yağların hidrofobik karakteri kuyruklar tarafından nasıl belirlenir? (bakınız Kavram 3.2, s. 51.)*

İzomerler

Organik moleküllerin mimarî farklılıkları, aynı elementlerin aynı sayıda atomuna sahip oldukları halde farklı yapı ve dolayısıyla farklı özelliklere sahip bileşikler olan **izomerlerde** görülebilir. Üç tip izomeri inceleyeceğiz: yapısal izomerler, *cis/trans* izomerler ve enantiyomerler.

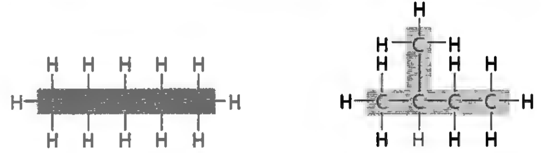
Yapısal izomerler atomlarının kovalent düzenlenişleri açısından birbirlerinden ayrılırlar. Örneğin **Şekil 4.7a**'daki beş-karbonlu iki bileşiği karşılaştırınız. Her ikisinin molekül formülü C_5H_{12} olduğu halde, karbon iskeletlerinin kovalent düzenlenişi açısından farklıdırlar. Birinin iskeleti düz zincirliyken, diğerininki dallanmış yapıdadır. Karbon iskeletlerinin boyutu arttıkça muhtemel izomerlerin sayısı da katlanarak artar. C_5H_{12}'nin sadece üç formu (ikisi Şekil 4.7a'da görülmekte) olmakla birlikte, C_8H_{18}'in 18 varyasyonu, $C_{20}H_{42}$'nin ise 366.319 tane muhtemel yapısal izomeri vardır. Yapısal izomerler çift bağların yerleşimleri açısından da farklılık gösterirler.

Cis/trans izomerlerde (daha önce *geometrik izomerler* olarak adlandırılıyorlardı) karbonlar aynı atomlara kovalent bağlarla bağlıdır. Ancak bu atomlar çift bağların esnek olmamasından dolayı, uzaydaki düzenlenişleri bakımından birbirinden farklıdır. Tek bağlar, bileşiği değiştirmeksizin bağladıkları atomların bağ ekseni etrafında serbestçe dönmesine izin verir. Buna karşılık, çift bağlar böyle bir dönüşe izin vermez. Eğer bir çift bağ, iki karbon atomunu bağlamış ve her C kendisine bağlı iki farklı atom (ya da grup) içeriyorsa, bu durumda iki farklı *cis/trans* izomer mümkündür. Çift bağ ile bağlı iki karbonun her birine bir H bir tane de X bağlı basit bir molekül düşünün (**Şekil 4.7b**). Her iki X'in çift bağın aynı tarafında olduğu düzenlenme *cis izomer*, X'lerin zıt yönlerde olduğu düzenlenme ise *trans* izomer olarak adlandırılır. Bu gibi izomerler arasındaki küçük farklılık, organik moleküllerin biyolojik etkinliklerini büyük ölçüde etkiler. Örneğin görme biyokimyası, ışıkla uyarılan rodopsindeki değişiklikliği kapsar. Gözdeki kimyasal bileşik olan rodopsin ışık etkisiyle *cis* izomerden *trans* izomere dönüşür (bakınız Şekil 50.17). Bir başka örnek Bölüm 5'de göreceğiniz *trans* yağlardır.

Enantiyomerler birbirinin ayna görüntüsü olan ve dört farklı atom ya da gruba bağlı bir asimetrik karbonun varlığından dolayı farklı şekillere sahip izomerlerdir. (**Şekil 4.7c**'de görülen top ve çubuk modellerinde merkezdeki karbona bakınız.) Asimetrik karbonun etrafında dört grup, birbirlerinin ayna görüntüsü olacak iki farklı şekilde düzenlenebilirler. Bunlar, molekülün sağ-el ve sol-el versiyonlarıdır. Sağ elinizin sol ele ait eldivene uymamasına benzer şeklide "sağ-el" formundaki molekül de "sol-el" molekül versiyonunun kapladığı mekâna uymaz. Hücreler bu izomerlerin farklı biçimlerde olduğunu fark ederler. Genellikle bu izomerler-

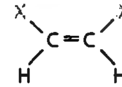
▼ **Şekil 4.7 Aynı molekül formülüne sahip oldukları halde farklı yapılara sahip bileşikler olan üç farklı izomer tipi.**

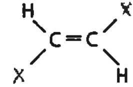
(a) Yapısal izomerler



Bu örnekteki C_5H_{12} nin iki izomerinde görüldüğü gibi, yapısal izomerler yapısal olarak farklıdırlar; pentan (solda) ve 2–metil bütan (sağda)

(b) *Cis-trans* izomerler

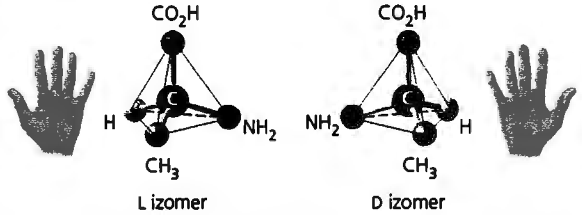




cis izomer: İki X aynı tarafla ***trans*** izomer: İki X zıt taraflarda

Cis-trans izomerler bir çift bağa göre farklı düzenlenişe sahiptir. Bu şemada X, çift bağlı karbona bağlı atomu ya da atom grubunu temsil etmektedir.

(c) Enantiyomerler



Enantiyomerler asimetrik karbon etrafındaki düzenlenişleri açısından farklıdırlar. Sonuçta sağ ve sol el gibi birbirinin ayna görüntüsü olan moleküller ortaya çıkar. Bu iki izomer L ve D izomerler olarak gösterilir. L latince "sol" (Levo), D ise "sağ" (dextro) sözcüğünden gelir. Enantiyomerler birbiri üzerine çakışmazlar.

ÇİZİNİZ *C_5H_{12}'nin üç tane yapısal izomeri vardır; (a)'da gösterilmemiş olan izomeri çiziniz.*

İlaç	Etki Durumu	Etkili Enantiyomer	Etkisiz Enantiyomer
Ibuprofen	Ağrı; yangı	S-Ibuprofen	R-Ibuprofen
Albuterol	Astım	R-Albuterol	S-Albuterol

▲ **Şekil 4.8 Enantiyomerlerin farmakolojik önemi.** Ibuprofen ve albuterol farklı etkilere sahip enantiyomerleri olan ilaç örnekleridir. (S ve R harfleri enantiyomerleri ayırt etmek için kullanılır.) İbuprofen, yangı ve ağrıyı azaltır. Bu ilaç genellikle iki enantiyomerin karışımı halinde satılır. S enantiyomer diğerinden 100 kat daha etkilidir. Albuterol astım hastalarında bronş kaslarını rahatlatarak solunum yollarındaki hava akımını artırır. Sadece R-albuterol ilaç olarak sentezlenir ve satılır; S formu R formun etkisini ortadan kaldırır.

den sadece biri biyolojik olarak aktiftir; çünkü bu form, bir organizmadaki özgül moleküllere bağlanabilir.

Enantiyomerler kavramı ilaç endüstrisinde önemlidir; çünkü ibuprofen ve astım tedavisinde kullanılan albuterol örneklerinde olduğu gibi, bir ilacın iki enantiyomeri aynı etkiye sahip olmayabilir (**Şekil 4.8**). Metamfetamin de çok farklı etkilere sahip iki enantiyomer halinde bulunur. Enantiyomerlerden biri bağımlılık yapan ve sokaklarda yasa-dışı yollarla satılan uyarıcı bir ilaçtır. Diğer enantiyomer ise çok daha hafif etkilidir ve hatta burun tıkanıklığının tedavisinde kullanılan nefes açıcı buharın içeriğinde bulunur! Enantiyomerlerin vücut içindeki farklı etkileri organizmaların moleküler mimarideki en küçük değişikliklere bile duyarlı olduklarını gösterir. Bir kez daha görüyoruz ki, moleküller kendilerini kuran atomların özgül düzenlenişlerine bağlı olarak yeni ortaya çıkan özelliklere sahiptirler.

KAVRAM KONTROLÜ 4.2

1. **ÇİZİNİZ** C_2H_4 için bir yapısal formül çiziniz.
2. Şekil 4.5'deki moleküllerden hangileri izomerdir? Her çiftin izomer tipini tanımlayınız.
3. Petrol ile yağ hangi açıdan kimyasal benzerlik taşır?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Propan (C_3H_8) izomer oluşturabilir mi?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

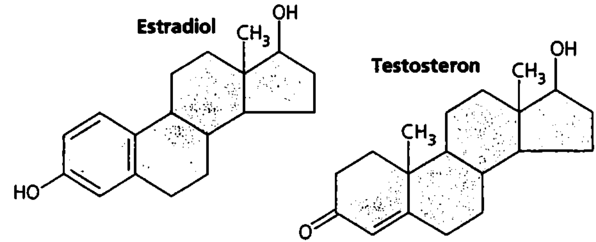
KAVRAM 4.3

Biyolojik moleküllerin işlevlerinde az sayıda fonksiyonel grup anahtar rol oynar

Bir organik molekülün ayırt edici özellikleri, sadece onun karbon iskeletinin düzenlenişine değil, aynı zamanda bu iskelete bağlı moleküler bileşenlere de bağlıdır. En basit organik moleküller olan hidrokarbonları, kompleks organik moleküllerin temel taslağı olarak düşünebiliriz. Hidrokarbonun karbon iskeletine bağlı hidrojenlerden biri ya da birkaçı çeşitli kimyasal gruplarla yer değiştirebilir. (İleride göreceğiniz gibi bazı gruplar karbon iskeletinin atomlarını içerebilir.) Bu gruplar kimyasal tepkimelere katılabilir ya da molekülün biçimi üzerine etki eder ve dolaylı olarak onun işlevine katkı sağlar. Bu grupların sayısı ve düzenlenişi, her molekülün kendine özgü özellikler kazanmasına yardımcı olur.

Yaşam Süreçlerindeki En Önemli Kimyasal Gruplar

Testosteron ile bir çeşit östrojen olan estradiol arasındaki farklılıklara bakalım. Bu bileşikler, insan ve diğer omurgalıların erkek ve dişilerinde bulunan cinsiyet hormonlarıdır. Her ikisi de steroid olan bu bileşikler, birbirleriyle kaynaşmış şekilde dört adet halkasal karbon iskeleti içeren organik moleküllerdir. Bu cinsiyet hormonları halkalara bağlı kimyasal gruplar (burada basitleştirilmiş olarak gösterilmişlerdir) bakımından farklıdırlar; moleküler mimarideki farklar mavi renkte belirtilmiştir:



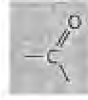
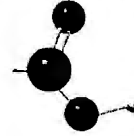
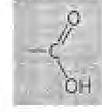
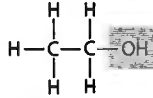
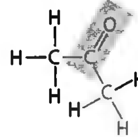
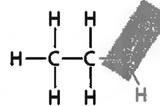
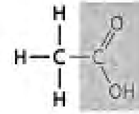
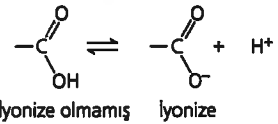
Bu iki molekülün vücuttaki birçok hedef üzerinde farklı etkiler yapması, omurgalıların erkek ve dişilerinde birbirlerine zıt anatomik ve fizyolojik özellikler ortaya çıkmasına yardımcı olur. Dolayısıyla, cinsiyetlerimiz bile moleküler mimarideki değişikliklerden kaynaklanan biyolojik bir temele sahiptir.

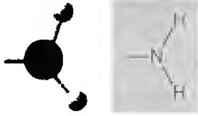
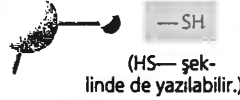
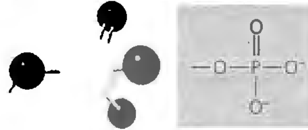
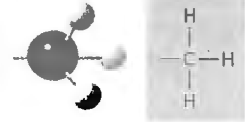
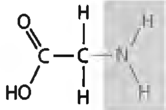
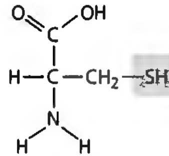
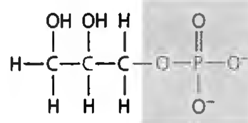
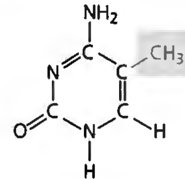
Cinsiyet hormonları örneğinde farklı kimyasal gruplar molekülün biçimini etkileyerek işleve katkı yapar. Başka durumlarda kimyasal gruplar kimyasal tepkimelere doğrudan katılarak moleküler işlevi etkilerler. Bu önemli kimyasal gruplara **fonksiyonel gruplar** denir. Her fonksiyonel grup, bir organik molekülden diğerine değişiklik gösteren karakteristik yolla kimyasal tepkimede yer alır.

Biyolojik süreçlerdeki en önemli yedi kimyasal grup hidroksil, karbonil, karboksil, amino, sülfidril, fosfat ve metil gruplarıdır. İlk altısı fonksiyonel grup olarak etki edebilir ve hidrofilik özellikte olduklarından organik bileşiklerin sudaki çözünürlüğünü artırır. Metil grubu reaktif değildir. Bu grup biyolojik moleküllerin tanınmasını sağlayan etiket gibi iş görür. İlerideki konulara geçmeden önce sonraki sayfalardaki **Şekil 4.9**'u inceleyerek biyolojik olarak önemli olan bu kimyasal grupları öğreniniz.

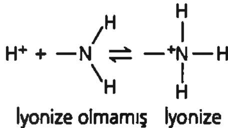
▼ **Şekil 4.9**

İnceleme Biyolojik Olarak Önemli Bazı Kimyasal Gruplar

KİMYASAL GRUP	**Hidroksil**	**Karbonil**	**Karboksil**
YAPI	  (HO— şeklinde yazılabilir) **Hidroksi grubunda** (—OH) hidrojen atomu bir oksijen atomuna bağlıdır; bu oksijen atomu da bir organik molekülün karbon iskeletine bağlıdır. (Bu fonksiyonel grubu hidroksid iyonu (OH^-) ile karıştırmayın.	  **Karbonil grubu** (>CO) bir okisjen atomuna çift bağla bağlı bir karbon atomundan oluşur.	  Aynı zamanda bir —OH grubuna bağlı olan karbon atomu bir oksijen atomuna çift bağla bağlı olduğunda, bu atomların tümü karboksil grubu (—COOH) olarak adlandırılır.
BİLEŞİK ADI	**Alkoller** (özel isimleri genellikle *-ol* eki ile biter)	**Ketonlarda** karbonil grubu karbon iskeletinin içindedir. **Aldehitlerde** karbonil grubu karbon iskeletinin sonundadır.	**Karboksilik asitler,** ya da organik asitler
ÖRNEK	 **Etanol,** alkollü içkilerde bulunan alkoldür.	 **Aseton,** en basit ketondur.  **Propanal,** bir aldehittir.	 **Asetik asit,** sirkeye ekşi tadını verir.
FONKSİYONEL ÖZELLİKLERİ	• Elektronların elektronegatif oksijen atomu etrafında daha uzun süre bulunmasından ötürü polardır. • Su molekülleri ile hidrojen bağları kurabilir; böylece şekerler gibi organik bileşiklerin çözünmesine yardımcı olur.	• Aseton ve propanal durumunda olduğu gibi, bir keton ile bir aldehit farklı özelliklere sahip yapısal izomerler olabilir. • Keton ve aldehit grupları şekerlerde de bulunur ve iki temel şeker grubunu oluşturur: ketozlar (keton grupları içerir) ve aldozlar (aldehit grupları içerir).	• Asit gibi davranır; oksijen ve hidrojen arasındaki kovalent bağ polar olduğu için H^+ verebilir.  • Hücrelerde –1 değerlikli karboksilat iyonu halinde bulunur.

Amino	Sülfidril	Fosfat	Metil
	 (HS— şeklinde de yazılabilir.)		
Amino grubu (—NH_2) iki hidrojen atomu ve karbon iskeletine bağlı bir azot otumundan oluşur.	**Sülfidril grubu** (—SH) bir hidrojen atomuna balğı kükürt atomundan oluşur; şekli hidroksil grubuna benzer.	Burada görülen **fosfat grubunda** fosfor atomu dört adet okisjen atomuna bağlıdır; oksijenlerden biri karbon iskeletine bağlıdır; iki oksijen negatif yük taşır (—OPO_3^{2-}). Metin içindeki Ⓟ sembolü bağlı fosfatı temsil eder.	Metil grubu (—CH_3) üç hidrojen atomuna bağlı bir karbon atomundan oluşur. Metil grubundaki karbon bir karbona ya da farklı bir atoma bağlı olabilir.
Aminler	**Tiyoller**	**Organik fosfatlar**	**Metillenmiş bileşikler**
			
Glisin, hem amino hem de karboksil, grubu içerdiği için hem bir amin, hem de bir karboksilik asittir; her iki grubu içeren bileşiklere amino asit denir	**Sistein**, kükürt içeren önemli bir amino asit	**Gliserol fosfat**, hücrelerdeki önemli kimyasal tepkimelerde yer alır; gliserol fosfat aynı zamanda hücre zarlarında yaygın olarak bulunan fosfolipidlerin omurgasını oluşturur.	**5-metil sitidin**, bir metil grubu eklenerek modifiye edilmiş DNA bileşeni.

- Baz gibi davranır; çevredeki sıvıdan (canlı organizmalarda sudan) H^+ alabilir.



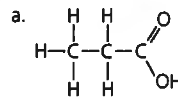
- Hücrelerde +1 yük taşıyan iyonize formda bulunur.

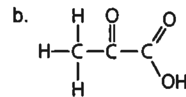
- İki sülfidril grubu bir kovalent bağ oluşturacak şekilde tepkimeye girebilir. Bu "çapraz-bağ" protein yapısını kararlı kılmaya yardım eder (bkz. Şekil 5.20, Üçüncül yapı)
- Saç proteinlerindeki sistein çapraz-bağları saçın düz ya da kıvırcık kalmasını sağlar. Düz saç bigudi etrafına sarılıp kıvrılır ve çapraz-bağlar kırılıp yeniden şekillendirilirse, kalıcı olarak kıvırcak hale getirebilir.

- Bir parçası olduğu moleküle negatif yük kazandırır (yukandaki gibi molekülün sonunda olduğunda –2 yük kazandırdığı halde, fosfatlardan oluşan zincirin iç kısmında yer aldığında –1 yük kazandırır.
- Fosfat gruplan taşıyan moleküller su ile tepkimeye girerek enerji açığa çıkarma potansiyeline sahiptir.

- DNA'ya ya da ona bağlı moleküllere metil grubu eklenmesi gen ifadesini etkiler.
- Erkek ve dişi cinsiyet hormonlarındaki metil gruplarının düzenlenişi bu hormonların biçimini ve işlevini etkiler (bkz. s. 63)

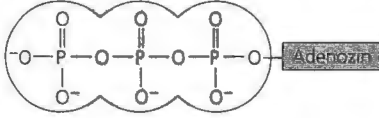
BAĞLANTI KUR *Bu şekilde verilen bilgi ve oksijenin elektronegativitesi hakkında öğrendiklerinizden (bakınız Kavram 2.3, s. 39) yararlanarak aşağıdaki moleküllerden hangisinin daha kuvvetli bir asit olduğunu tahmin ediniz (bakınız Kavram 3.3, s. 53). Cevabınızı açıklayınız.*

a. 

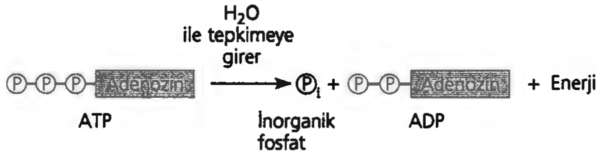
b. 

ATP: Hücresel Süreçler İçin Önemli Bir Enerji Kaynağı

Şekil 4.9'daki "Fosfat" kolonu, organik fosfat molekülü için basit bir örneği göstermektedir. Daha kompleks bir organik fosfat olan **adenozin trifosfat** ya da **ATP**'den de burada bahsetmek gerekir; çünkü bunun hücredeki işlevi oldukça önemlidir. ATP, üç adet fosfattan oluşan bir zincire bağlı haldeki adenozin adı verilen organik molekülden oluşur:



ATP'de olduğu gibi üç fosfat bir seri halinde bulunduğunda, bu fosfatlardan biri su ile girdiği tepkime sonucunda molekülden ayrılabilir. Bu inorganik fosfat iyonu, $HOPO_3^{-2}$ bu kitapta sıklıkla P_i şeklinde kısaltılmıştır. Bir fosfatını kaybeden ATP adenozin *di*fosfat ya da ADP haline gelir. Her ne kadar ATP'nin enerji depoladığından söz edilse de, aslında onun su ile tepkimeye girme potansiyeli depoladığını düşünmek daha doğrudur. Bu tepkime, hücre tarafından kullanılabilen enerjiyi açığa çıkarır. Bölüm 8'de bu konuyu daha ayrıntılı olarak göreceksiniz.



KAVRAM KONTROLÜ 4.3

1. Amino asit terimi bu molekülün yapısı hakkında ne gibi bir bilgi verir?
2. ATP, su ile tepkimeye girerek enerji verdiğinde hangi kimyasal değişikliğe uğrar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Elinizde sistein gibi bir organik molekül olduğunu (Şekil 4.9'daki sülfidril grubu örneğine bakınız) ve bu moleküldeki $—NH_2$ grubu yerine —COOH grubu getirdiğinizi düşünün. Bu molekülün yapısal formülünü çizin ve kimyasal özelliklerinin ne olabileceğini tartışın. Değişiklikten önce merkezi karbon asimetrik miydi? Değişiklikten sonra bu karbon asimetrik oldu mu?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

Canlılardaki Kimyasal Elementler: *Tekrar*

Canlı maddenin çoğunlukla karbon, oksijen, hidrojen, azot ve az miktarlarda da kükürt ve fosfor içerdiğini öğrendiniz. Bu elementler, güçlü kovalent bağlar oluştururlar; bu özellik, karmaşık organik moleküllerin yapılandırılmasında vazgeçilmez bir özelliktir. Bu elementler arasında kovalent bağ oluşturma açısından karbonun özel bir yeri vardır. Karbonun bağ yapmadaki çeşitliliği, her biri karbon iskeletinin ve bu iskelete bağlanmış kimyasal grupların özgün düzenlenişinden kaynaklanan belirli özelliklere sahip çok çeşitli organik molekülün oluşumunu mümkün kılar. Biyolojik çeşitliliğin temelinde, moleküler düzeydeki çeşitlilik yatar.

4 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 4.1

Organik kimya karbon bileşiklerini inceler (ss. 58-59)

- Canlı maddenin çoğu karbon, oksijen, hidrojen ve azot, az bir miktarı da kükürt ve fosfattan oluşur. Biyolojik çeşitliliğin moleküler temeli, karbonun özgül biçim ve kimyasal özelliklere sahip çok sayıda molekül oluşturabilme potansiyelidir.
- Önceleri organik bileşiklerin sadece canlı organizmalar içinde oluştuğu düşünülüyordu. Ancak bu fikir (vitalizm), kimyacıların organik bileşikleri laboratuvarda sentezlemeyi başarmasıyla reddedilmiştir.

? *Stanley Miller'ın deneyleri, mekanizm fikrini canlılığın başlangıcını kapsayacak şekilde nasıl genişletmiştir?*

KAVRAM 4.2

Karbon atomları diğer dört atoma bağlanarak çeşitli moleküller oluşturabilirler (ss. 60-63)

- Valansı 4 olan karbon, O, H ve N'un aralarında olduğu çeşitli atomlarla bağ yapabilir. Karbon aynı zamanda organik bileşiklerdeki karbon iskeletlerini oluşturacak şekilde diğer karbon atomlarıyla da bağ yapabilir. Organik moleküllerin karbon iskeletleri farklı uzunluk ve biçimlerde olup, diğer elementlerin atomları için bağlanma bölgeleri içerir. **Hidrokarbonlar** sadece karbon ve hidrojenden oluşur.
- **İzomerler** molekül formülleri aynı olduğu halde, farklı yapı ve özelliklere sahip moleküllerdir. Üç tip izomer vardır: **yapısal izomerler**, ***cis/trans* izomerler** ve **enantiyomerler**.

? *Şekil 4.9'a tekrar bakınız. Aseton ve propanal ne tip izomerlerdir? Asetik asit, glisin ve gliserol fosfatta kaçar tane asimetrik karbon vardır? Bu üç molekül enantiyomerik formlarda bulunabilir mi?*

KAVRAM 4.3

Biyolojik moleküllerin işlevlerinde az sayıda fonksiyonel grup anahtar rol oynar (ss. 63-66)

- Organik moleküllerdeki karbon iskeletlerine bağlı kimyasal gruplar, kimyasal tepkimelere katılabilir (**fonksiyonel gruplar**) ya da moleküler biçimi etkileyerek işleve katkı yaparlar (bakınız Şekil 4.9).
- **ATP (adenozin trifosfat)** üç adet fosfat grubuna bağlı adenozinden oluşur. ATP, su ile tepkimeye girerek inorganik fosfat ve ADP (adenozin difosfat) oluşturur. Bu tepkime hücre tarafından kullanılabilen enerji açığa çıkarır (bir sonraki sayfanın üst bölümündeki eşitliğe bakınız).

H_2O ile tepkimeye girer

Ⓟ-Ⓟ-Ⓟ-Adenozin ⟶ $Ⓟ_i$ + Ⓟ-Ⓟ-Adenozin + Enerji

ATP İnorganik fosfat ADP

? ***Metil grubu Şekil 4.9'da görülen diğer altı önemli kimyasal gruptan kimyasal olarak hangi açılardan farklıdır?***

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

SEVİYE 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Organik kimya,
   a. sadece canlı hücreler tarafından yapılabilen bileşikleri inceler.
   b. karbon bileşiklerini inceler.
   c. doğaüstü güçleri inceler.
   d. doğal (sentetik olmayan) bileşikleri inceler.
   e. hidrokarbonları inceler.
2. Bu molekülde hangi fonksiyonel grup *yoktur*?
   a. karboksil
   b. sülfidril
   c. hidroksil
   d. amino

```
HO   O
  \ //
   C   H
   |   |
H—C—C—OH
   |   |
   N   H
  / \
 H   H
```

3. **BAĞLANTI KUR** Bir organik molekülün baz gibi davranmasından sorumlu olması en muhtemel kimyasal grup hangisidir? (bakınız Kavram 3.3, s.53).
   a. hidroksil c. karboksil e. fosfat
   b. karbonil d. amino

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

4. Aşağıdaki hidrokarbonlardan hangisinin karbon iskeletinde bir çift bağ vardır?
   a. C_3H_8 b. C_2H_6 c. CH_4 d. C_2H_4 e. C_2H_2
5. Bu iki şeker molekülü arasındaki ilişkiyi doğru olarak tanımlayan terim hangisidir?
   a. yapısal izomerler
   b. *cis/trans* izomerler
   c. enantiyomerler
   d. izotoplar

```
    H              H   O
    |               \ //
H—C—OH               C
    |                |
    C=O          H—C—OH
    |                |
H—C—OH           H—C—OH
    |                |
    H                H
```

6. Bu moleküldeki asimetrik karbonu belirtiniz:

```
O    OH H  H  H
 \\ a |b |c |d |e
   C—C—C—C—C—H
  /   |  |  |  |
 H    H  H  H  H
```

7. Aşağıdaki olaylardan hangisi ile bir karbonil grubu ortaya çıkar?
   a. karboksil grubundaki –OH'nın hidrojen ile yer değiştirmesi
   b. hidroksile bir tiyol eklenmesi
   c. fosfata bir hidroksil eklenmesi
   d. bir amindeki azotun oksijen ile yer değiştirmesi
   e. bir karboksile sülfidril eklenmesi
8. Beşinci soruda gösterilen moleküllerden hangileri asimetrik karbon içerir? Hangi karbon asimetriktir?

SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

ÇİZİNİZ Bazı bilim insanları evrende bulunması olası diğer canlılığın dünyadaki gibi karbon değil silisyum temelli olabileceğini düşünmektedirler. Şekil 2.9'da silisyumun elektron dağılımına bakınız ve silisyum Lewis nokta yapısını çiziniz. Silisyum-temelli canlılığı örneğin neon-temelli ya da alüminyum-temelli canlılıktan daha olası kılan ve silisyumun karbon ile paylaştığı özellikler nelerdir?

10. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Thalidomide, hamilelikleri sırasında mide bulantısına karşı bu ilacı kullanmış olan kadınların sakat çocuklar doğurmaları nedeniyle, 50 yıl önce kötü şöhret yapmış bir ilaçtır. Thalidomide, iki enantiyomerin karışımı halinde olup, bunlardan biri sabah bulantılatılarını azaltır, diğeri ise ciddi doğum kusurlarına neden olur. (Her ne kadar yararlı enantiyomer sentezlenerek hastalara verilebilse de bunun vücut içinde zararlı enantiyomere dönüştürülmesi mümkündür.) Amerikan Gıda ve İlaç Dairesi (FDA), thalidomide için verilen onayı 1960 yılında kaldırmıştır. Bununla birlikte FDA, o günden bu yana Hansen hastalığına (cüzzam) bağlı durumlarda ve yeni keşfedilmiş bir hastalık olan multiple myeloma (kan ve kemik iliği kanseri) tedavisinde bu ilacın kullanımına izin vermektedir. Klinik deneyler thalidomide isimli ilacın AIDS, tüberküloz ve bazı kanser türlerinin tedavisinde ümit verici olduğunu göstermiştir. Thalidomide benzeri moleküllerin laboratuvarda sentezlenebileceğini düşünerek, bu ilacın yararlarını artıracak, zararlı etkilerini ise en aza indirecek ne gibi deneyler yapabileceğinizi geniş bir biçimde anlatınız.

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yapı ve İşlev 1918 yılındaki uyku hastalığı salgını, hayatta kalan bazı kişilerde ilerlemiş Parkinson hastalığında görülen semptomlara benzeyen, alışılmamış felçlere neden olmuştur. Yıllar sonra, bu hastalardan bazılarına Robin Williams'ın başrolünü oynadığı *Awakeinings* filminde canlandırıldığı gibi, Parkinson tedavisinde kullanılan bir kimyasal olan L-dopa (aşağıda, solda) verilmiştir. L-dopa, felçlerin geçici bir süre için de olsa, ortadan kalkmasında büyük ölçüde etkili olmuştur. Buna karşılık L-dopa'nın enantiyomeri olan D-dopa'nın (sağda) Parkinson hastalığı için hiç etkili olmadığı gösterilmiştir. Enantiyomerlerden birinin etkili olmasına karşılık diğerinin etki göstermemesinin yapı ve işlev temasını nasıl açıkladığını kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazarak tartışınız.

L-dopa D-dopa

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Karbon Bağları ve Fonksiyonel Gruplar

Aktiviteler Karbon-Temelli Moleküllerin Çeşitliliği • İzomerler • Fonksiyonel Gruplar

Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele.

3. Çalışma Alanı

Pratik testler • Toplu testler • BioFlix® 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Büyük Biyolojik Moleküllerin Yapı ve İşlevi



▲ **Şekil 5.1 Bilim insanları makromoleküllerin yapısını neden incelerler?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

5.1 Makromoleküller monomerlerden oluşan polimerlerdir
5.2 Karbohidratlar yakıt ve yapı maddesi olarak iş görür
5.3 Lipidler çeşitli hidrofobik molekül gruplarıdır
5.4 Proteinler işlevsel olarak farklı, çeşitli yapıları içerir
5.5 Nükleik asitler kalıtsal bilgiyi depolar, aktarır ve ifade eder

GENEL BAKIŞ

Yaşamın Molekülleri

Yeryüzündeki yaşamın kompleksliğindeki zenginlik göz önünde bulundurulduğunda, organizmaların büyük bir molekül çeşitliliğine sahip oldukları tahmin edilebilir. Bununla birlikte, bakterilerden fillere kadar tüm canlı varlıklardaki kritik öneme sahip büyük moleküllerin karbohidratlar, lipidler, proteinler ve nükleik asitler olmak üzere sadece dört ana sınıfta yer aldığı görülür. Moleküler ölçekte bakıldığında bu sınıflardan üçünün üyeleri -karbohidratlar, proteinler ve nükleik asitler- çok büyük oldukları için **makromoleküller** olarak adlandırılırlar. Örneğin bir protein, binlerce atomun oluşturduğu 100.000 daltondan fazla kütlesi olan devasa bir moleküler birliktir. Makromoleküllerin boyutları ve karmaşıklığı göz önüne alındığında, biyokimyacıların birçok makromolekülün ayrıntılı yapısını saptamış olmaları dikkate değer bir başarıdır. **Şekil 5.1**'de görülen bilim kadını, ekranda görülen proteinin yapısını görüntülemeye yardımcı olması için 3-B gözlük kullanmaktadır.

Büyük bir molekülün mimarisi, bu molekülün nasıl çalıştığını açıklamaya yardımcı olur. Su ve basit organik moleküllere benzer şekilde, büyük biyolojik moleküller de atomlarının düzenli bir araya gelmesinden kaynaklanan yeni ortaya çıkmış özellikler sergilerler. Bu bölümde öncelikle makromoleküllerin nasıl kurulduğu üzerinde duracağız. Daha sonra, dört büyük biyolojik molekül sınıfı olan karbohidratlar, lipidler, proteinler ve nükleik asitlerin yapı ve işlevlerini inceleyeceğiz.

KAVRAM 5.1

Makromoleküller monomerlerden oluşan polimerlerdir

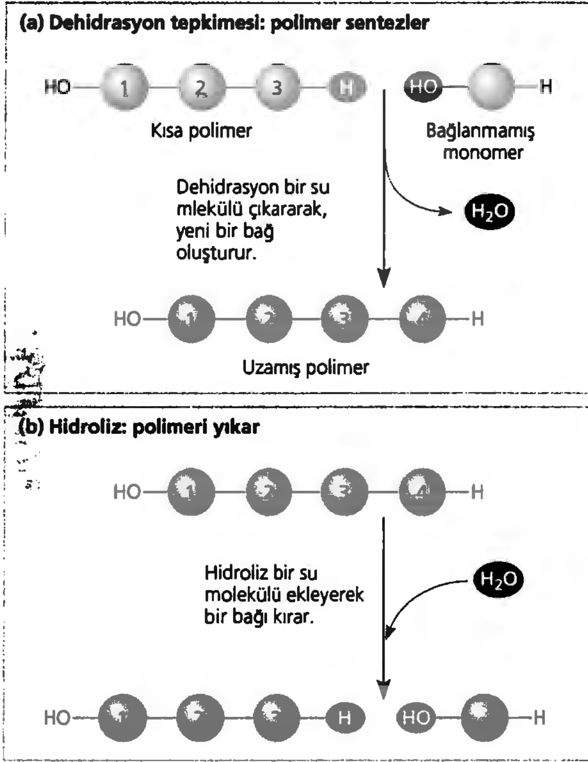
Canlılardaki organik bileşiklerin dört makromolekül sınıfından üçü— karbohidratlar, proteinler ve nükleik asitler— polimer adı verilen zincir benzeri moleküllerdir (Yunanca'da *polys*=çok, *meros*=kısım anlamındadır). **Polimer**, birbirinin aynısı ya da benzeri yapıtaşlarının kovalent bağlarla bağlanarak oluşturdukları, vagonlardan oluşan trene benzer uzun bir moleküldür. Bir polimerin tekrarlanan birimleri, yapıtaşları olarak görev yapan ve **monomerler** (Yunanca *monos*=tek) olarak adlandırılan küçük moleküllerdir. Monomer olarak görev yapan bazı moleküllerin kendilerine özgü başka işlevleri de vardır.

Polimerlerin Sentezi ve Yıkımı

Polimer sınıflarının her biri farklı tipte monomerlerden yapılmış olmakla birlikte, hücrelerin polimerleri kurmak ve yıkmak için kullandıkları kimyasal mekanizmalar her durumda temel olarak aynıdır. Hücrelerde bu süreçler kimyasal tepkimeleri hızlandırmak üzere özelleşmiş makromoleküller olan **enzimler** tarafından yürütülür. Monomerler birbirlerine **dehidrasyon tepkimesi** olarak bilinen ve bir molekül su çıkışıyla iki molekül arasında kovalent bağ kuran tepkime ile bağlanırlar (**Şekil 5.2a**). İki monomer arasında bir bağ kurulurken, her monomer tepkime sırasında açığa çıkan su molekülünün bir kısmını sağlar: Monomerlerden birisi hidroksil grubunu (—OH), diğeri ise hidrojeni (—H) verir. Bu tepkime monomerlerin teker teker zincire eklenmesiyle tekrarlanır ve polimer oluşur.

Polimerler **hidroliz** adı verilen ve esasen dehidrasyon tepkimesinin tersine işleyen bir süreç ile monomerlerine ay-

▼ Şekil 5.2 Polimerlerin sentezi ve yıkımı.



rılır (**Şekil 5.2b**). Hidroliz, su kullanarak kırma demektir (Yunanca *hydro*=su, *lysis*=kırma). Monomerler arasındaki bağlar, sudaki hidrojenin monomerlerden birine, hidroksilin ise komşu monomere bağlanması ve böylece bir su molekülünün eklenmesiyle kırılırlar. Vücudumuzda gerçekleşen sindirim süreci, bir hidroliz örneğidir. Besinlerimizdeki organik maddenin çoğu hücrelerimize giremeyecek kadar büyük polimerler halindedir. Sindirim kanalında bulunan çeşitli enzimler polimerleri etkileyerek, hidrolizi hızandırırlar. Ortaya çıkan monomerler vücuttaki diğer hücrelere dağıtılmak üzere kan dolaşımına absorbe edilir. Daha sonra bu hücreler monomerleri birleştirmek ve besinlerle alınan polimerlerden kendileri için gerekli özgül işlevler gören farklı polimerleri sentezlemek üzere, dehidrasyon tepkimelerini kullanırlar.

Polimer Çeşitliliği

Her hücre binlerce çeşit makromoleküle sahiptir; hatta aynı organizmada bu molekül kombinasyonu bir hücre tipinden diğerine değişir. İnsan yavruları arasındaki kalıtsal farklılık, polimerler ve özellikle de DNA ve proteinlerdeki küçük farklılıkları yansıtır. Birbiriyle akraba olmayan bireyler arasındaki moleküler farklılıklar daha da fazladır. Türler arasında ise çok daha büyük farklılıklar söz konusudur. Canlılar dünyasındaki makromolekül çeşitliliği çok büyük ölçekli olup, mümkün olan çeşitlilik sınırsızdır.

Canlılardaki polimer çeşitliliği nereden kaynaklanır? Bu moleküller, yaygın olarak bulunan 40-50 çeşit monomerden oluşur. Bazı monomerler ise çok daha az miktarlarda bulunmaktadır. Kısıtlı sayıdaki monomerle çok büyük çeşitlilikteki polimerlerin yapılabilmesi, alfabedeki 26 harfle yüz binlerce sözcüğün kurulmasına analogtur. Buradaki anahtar, düzenlenme yani birimlerin izlediği belirli diziliş sırasıdır. Ancak bu analoji makromoleküllerin çeşitliliğini tanımlamada oldukça yetersiz kalmaktadır; çünkü biyolojik polimerlerin çoğu en uzun sözcüklerdeki harf sayısından çok daha fazla sayıda monomer içermektedir. Örneğin proteinler sadece 20 çeşit amino asidin yüzlercesinin zincirler halinde düzenlemesiyle oluşurlar. Bu zincirler tipik olarak yüzlerce amino asit uzunluğundadır. Canlılığın moleküler mantığı sade ama şıktır: Tüm organizmalar için ortak olan küçük moleküller, özgül makromoleküller şeklinde düzenlenirler.

Bu muazzam çeşitliliğe rağmen, moleküler yapı ve işlev kabaca belirli sınıflar altında gruplandırılabilir. Şimdi artık bu dört büyük biyolojik molekül sınıfının her birini incelemeye başlayabiliriz. Her sınıftaki büyük moleküller, yapıtaşı birimlerinde bulunmayan yeni ortaya çıkmış özellikler taşır.

KAVRAM KONTROLÜ 5.1

1. Büyük biyolojik moleküllerin dört temel sınıfı nelerdir? Hangi sınıf, polimerlerden oluşmaz?
2. On monomer uzunluğundaki bir polimeri tamamen hidroliz etmek için kaç tane su molekülü gerekir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir porsiyon balık yediğinizi düşünün. Balığın proteinlerindeki amino asit monomerlerinin sizin vücudunuzdaki yeni proteinlere dönüştürülmesi için hangi tepkimelerin gerçekleşmesi gerekir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 5.2

Karbohidratlar yakıt ve yapı maddesi olarak iş görür

Karbohidratlar hem şekerleri hem de bunların polimerlerini içerirler. En basit karbohidratlar, kompleks karbohidratları kuran monosakkaritler ya da basit şekerlerdir. Disakkaritler kovalent bağ ile bağlı iki monosakkaritten oluşur. Karbohidrat sınıfı, çok sayıda şeker yapıtaşından oluşmuş polimerler olan ve polisakkaritler olarak adlandırılan makromolekülleri de içerir.

Şekerler

Monosakkaritler (Yunanca *monos*=tek, *sacchar*=şeker demek) genel olarak CH_2O'nun katları ile ifade edilebilecek molekül formüllerine sahiptir. En yaygın olarak bulunan monosakkarit olan glukoz ($C_6H_{12}O_6$) canlı kimyasında hayati bir öneme sahiptir. Glukozun yapısında şekerlerin ge-

Aldozlar (Aldehit Şekerler) Karbonil grubu karbon iskeletinin sonunda	Ketozlar (Keton Şekerler) Karbonil grubu karbon iskeletinin içinde
Triozlar: 3-karbonlu şekerler ($C_3H_6O_3$)	
H [redacted] H—C—OH H—C—OH H **Gliseraldehit** Glukozun başlangıç yıkım ürünü	H H—C—OH C=O H—C—OH H **Dihidroksiaseton** Glukozun başlangıç yıkım ürünü
Pentozlar: 5-karbonlu şekerler($C_5H_{10}O_5$)	
H [redacted] H—C—OH H—C—OH H—C—OH H—C—OH H **Riboz** RNA bileşeni	H H—C—OH C=O H—C—OH H—C—OH H—C—OH H **Ribüloz** Fotosentez ara ürünü
Heksozlar: 6-karbonlu şekerler ($C_6H_{12}O_6$)	
H, C=O / H, C=O H—C—OH / H—C—OH HO—C—H / HO—C—H H—C—OH / HO—C—H H—C—OH / H—C—OH H—C—OH / H—C—OH H / H **Glukoz** / **Galaktoz** Organizmalar için enerji kaynakları	H H—C—OH [redacted] HO—C—H H—C—OH H—C—OH H—C—OH H **Fruktoz** Organizmalar için enerji kaynağı

▲ **Şekil 5.3 Bazı monosakkaritlerin yapısı ve sınıflandırılması.** Şekerler, karbonil gruplarının (turuncu) yeri, karbon iskeletlerinin uzunluğu ve asimetrik karbonlar etrafındaki düzenlenişler (örneğin glukoz ve galaktozun mor kısımlarını karşılaştırınız) bakımından farklılık taşırlar.

BAĞLANTI KUR *1970'lerde mısır şurubundaki glukozu daha tatlı bir glukoz izomeri olan fruktoza çevirecek bir işlem geliştirildi. Meşrubat ve işlenmiş gıdaların içeriğinde bulunan ve fruktoz açısından zengin olan mısır şurubu, glukoz ve fruktoz karışımı halindedir. Glukoz ve fruktoz ne tip izomerlerdir? Bakınız Şekil 4.7 s. 62.*

nel yapısının ipuçlarını görebiliriz: Bu molekül, bir tane karbonil grubu (C=O) ve çok sayıda hidroksil grubu (-OH) içerir **(Şekil 5.3)**. Karbonil grubunun yerleşimine bağlı olarak şeker ya bir aldoz (aldehit şeker) ya da bir ketozdur (keton şeker). Örneğin, glukoz bir aldoz iken, bunun yapısal izomeri olan fruktoz bir ketozdur. (Birçok şekerin adı *-oz* soneki ile biter.) Şekerleri sınıflandırmada kullanılan bir başka kıstas, karbon iskeletinin uzunluğudur. Bu iskeletteki karbon sayıları üç ilâ yedi arasındadır. Altı karbona sahip glukoz, fruktoz ve diğer şekerler hekzoslar olarak adlandırılırlar. Triozlar (üç-karbonlu şekerler) ve pentozlar (beş-karbonlu şekerler) da yaygın olarak bulunan diğer şekerlerdir.

Basit şekerlerdeki çeşitliliğe neden olan bir başka etmen, molekül kısımlarının asimetrik karbonlar etrafındaki düzenlenişidir. (Asimetrik karbon, dört bağına farklı atom ya da atom grupları bağlı olan karbon atomudur.) Örneğin glukoz ve galaktoz bir asimetrik karbona bağlı grupların düzenlenişi bakımından birbirlerinden farklıdırlar (Şekil 5.3'deki bordo renkli kutulara bakınız). Küçük bir farklılığın bu iki şekerin ayrı biçim ve davranışa sahip olmalarını sağlamaya yeterli olduğu görülmektedir.

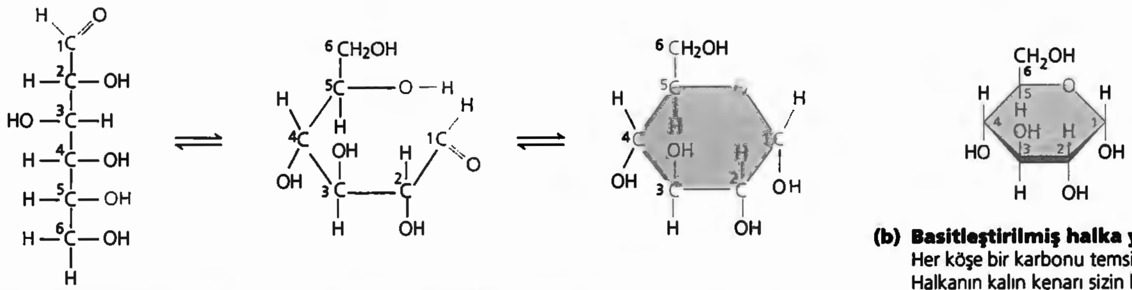
Glukoz molekülünü doğrusal karbon iskeleti şeklinde çizmek kolay olmakla birlikte, bu sunum tamamen doğru değildir. Sulu çözeltiler içindeki glukoz molekülleri, diğer beş ve altı karbonlu birçok şeker gibi, halkasal yapılar oluştururlar **(Şekil 5.4)**.

Monosakkaritler ve özellikle de glukoz, hücreler için temel besindir. Hücre solunumu adı verilen süreçte, hücreler, glukoz molekülünden başlayan reaksiyon serileri ile enerji elde ederler. Basit şeker molekülleri hücresel işler için temel yakıt olmalarının yanı sıra, bunların karbon iskeletleri, amino asitler ve yağ asitleri gibi diğer küçük organik moleküllerin sentezlenmesi için hammadde olarak da iş görür. Bu amaçlar için kullanılmamış olan şeker molekülleri ise genellikle, disakkarit ya da polisakkaritlerin yapılarına katılır.

Disakkarit, glikozidik bağ ile bağlı iki monosakkaritten oluşur. Glikozidik bağ, iki monosakkaritin dehidrasyon tepkimesi ile oluşturduğu kovalent bağdır. Örneğin bir disakkarit olan maltoz iki molekül glukozun bağlanmasıyla oluşur **(Şekil 5.5a)**. Malt şekeri olarak da bilinen maltoz, bira yapımında iş gören bileşenlerden birisidir. Çay şekeri olan sükroz en bol bulunan disakkarittir. Bunun monomerleri glukoz ve fruktozdur **(Şekil 5.5b)**. Bitkiler karbohidratları yapraklardan köklere ve fotosentetik olmayan diğer organlara genellikle sükroz halinde aktarırlar. Sütte bulunan laktoz, bir başka disakkarittir ve glukoz ile galaktoz molekülünün birleşmesiyle oluşmuştur.

Polisakkaritler

Polisakkaritler yüzlerce ya da birkaç bin monosakkaridin glikozidik bağlarla bağlanarak oluşturdukları polimerlerdir. Depo maddesi olarak görev yapan bazı polisakkaritler, hücrelerin şekere gereksinimi olduğunda hidroliz edilirler. Diğer



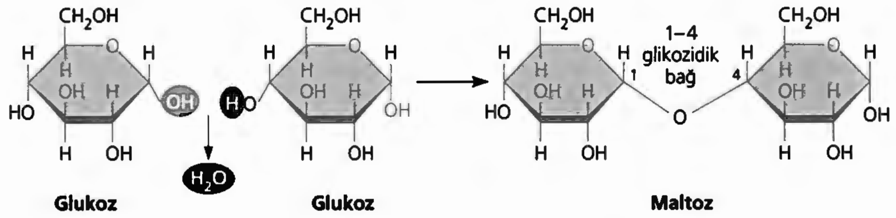
(a) Doğrusal ve halkasal formlar. Doğrusal ve halkasal yapılar arasındaki kimyasal denge büyük ölçüde halka oluşumu yönünü tercih eder. Şeker karbonları görüldüğü gibi 1 ile 6 arasındaki sayılarla numaralandırılır. Glukoz halkası oluşturmak için 1 no'lu karbon 5 no'lu karbona bağlı oksijene bağlanır.

(b) Basitleştirilmiş halka yapısı. Her köşe bir karbonu temsil eder. Halkanın kalın kenarı sizin baktığınız tarafı gösterir; halkaya bağlı olan bileşenler halka düzleminin altında ya da üstünde yer alırlar.

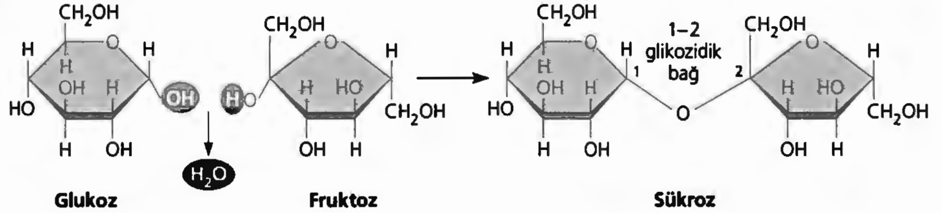
▲ **Şekil 5.4 Glukozun doğrusal ve halkasal formları.**

ÇİZİNİZ *Fruktozun doğrusal formuyla (bakınız Şekil 5.3) işe başlayın ve iki basamakta halkasal fruktozun oluşumunu çizin. İlk önce doğrusal yapıdaki karbonları en üsttekinden başlayarak numaralandırın. Daha sonra 5. karbonu ona bağlı oksijen aracılığı ile 2. karbona bağlayın. Fruktoz ve glukoz halkalarındaki karbonların numaralarını karşılaştırın.*

(a) Maltoz sentezindeki dehidrasyon tepkimesi. İki glukoz biriminin bağlanması ile maltoz oluşur. Glikozidik bağ birinci glukozun 1 no'lu karbonunu ikinci glukozun 4 no'lu karbonuna bağlar. Glukoz monomerlerinin farklı şekilde bağlanması farklı bir disakkarit oluşturur.



(b) Sükroz sentezindeki dehidrasyon tepkimesi. Sükroz, glukoz ve fruktozdan oluşan bir disakkarittir. Fruktoz da glukoz gibi bir hekzos olmakla birlikte beş-üyeli halka oluşturur.



▲ **Şekil 5.5 Disakkarit sentezi örnekleri.**

ÇİZİNİZ *Şekil 5.4'ü referans alarak, bu şekildeki her şekerin karbonlarını numaralandırın. Her disakkaritteki glikozidik bağ adının numaralama ile nasıl uyumlu olduğunu gösterin.*

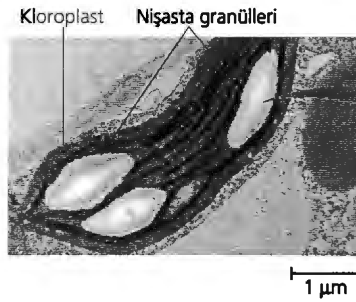
polisakkaritler ise, hücreyi ya da tüm bir organizmayı koruyan yapıların kurulması için temel madde olarak iş görürler. Polisakkaridin yapısı ve işlevi bunun şeker birimleri ve glikozidik bağların pozisyonları tarafından belirlenir.

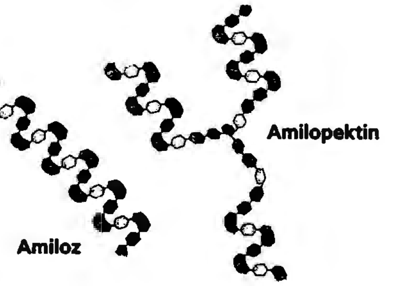
Depo Polisakkaritleri

Hem bitkiler hem de hayvanlar şekerleri daha sonra kullanmak üzere polisakkaritler halinde depolarlar. Bitkiler, glukoz monomerlerinden oluşan bir polimer olan **nişasta**yı plastid adı verilen hücre yapıları içinde granüller halinde depolarlar. Nişasta sentezi, bitkinin fazla glukozu depolamasını olası kılar. Glukozun temel hücresel yakıt olması nedeniyle, nişasta depolanmış enerjiyi temsil eder. Şeker daha sonra glukoz monomerleri arasındaki bağları kıran hidroliz aracılığı ile karbohidrat "bankasından" alınır. İnsanların da dahil olduğu birçok hayvan, bitkisel nişastayı hidroliz edebilen enzimlere sahip oldukları için, glukozu hücresel besin olarak kullanabilirler. Patates yumruları ve tahıl taneleri —buğday, mısır, pirinç ve diğer otsu bitkilerin meyveleri— insan diyetindeki temel nişasta kaynaklarıdır.

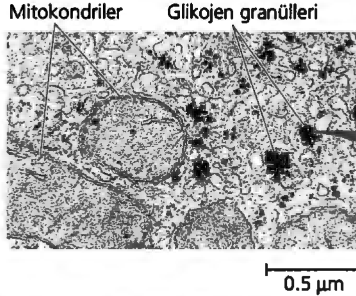
Nişastadaki glukoz monomerlerinin çok büyük kısmı maltozdaki glukoz birimlerinde olduğu gibi 1–4 bağlarıyla (1 no'lu karbon ile 4 no'lu karbon arasındaki bağ) bağlıdırlar (bakınız Şekil 5.5a). En basit nişasta formu olan amiloz

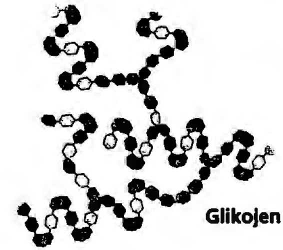
(a) Nişasta: bitki polisakkaridi. Bu fotoğraf, glukozun yapıldığı ve daha sonra orada nişasta tanecikleri şeklinde depolandığı bir organel olan kloroplastı içeren bir bitki hücresini göstermektedir. Nişastanın amiloz (dallanmamış) ve amilopektin (dallanmış) olmak üzere iki formu vardır.





(b) Glikojen: hayvan polisakkaridi. Hayvan hücreleri glikojeni, karaciğer hücresinin bu fotoğrafında görüldüğü gibi, karaciğer ve kas hücrelerinin içerisinde yoğun tanecik kümeleri şeklinde depolar. Mitokondriler, glikojenden salınan glukozu yıkan hücre organelleridir. Glikojenin, amilopektin denen nişasta çeşidinden daha dallı olduğuna dikkat ediniz.





▲ **Şekil 5.6 Bitki ve hayvanlardaki depo polisakkaritleri.** Bu örneklerde, nişasta ve glikojen altıgenler ile temsil edilen glukoz monomerlerinden oluşmuştur. 1-4 bağlarının açısından dolayı, polimer zincirlerinin dallanmamış bölgeleri sarmal oluşturacak şekilde kıvrılma eğilimindedir.

dallanmamış zincir halindedir. Daha karmaşık yapılı nişasta formu olan amilopektin ise, dallanma noktalarında 1–6 bağları taşıyan, dallanmış yapılı bir polimerdir. Her iki nişasta formu **Şekil 5.6a**'da görülmektedir.

Hayvanlar **glikojen** adı verilen ve amilopektin gibi glukoz polimeri olmakla birlikte, ondan çok daha fazla dallanmış yapıya sahip olan bir polisakkaridi depolarlar (**Şekil 5.6b**). İnsanlar ve diğer omurgalılar glikojenin çoğunu karaciğer ve kas hücrelerinde depolarlar. Şeker gereksinimi arttığında, bu hücrelerdeki glikojenin hidrolizi ile glukoz açığa çıkarılır. Ancak bu depo yakıt, hayvana uzun süre yetecek miktarda değildir. Örneğin insanlardaki glikojen depoları yiyecekle yenilenmediği taktirde, bir günde tükenir. Bu konu, düşük-karbohidrat diyetlerinin ilgi alanı içindedir.

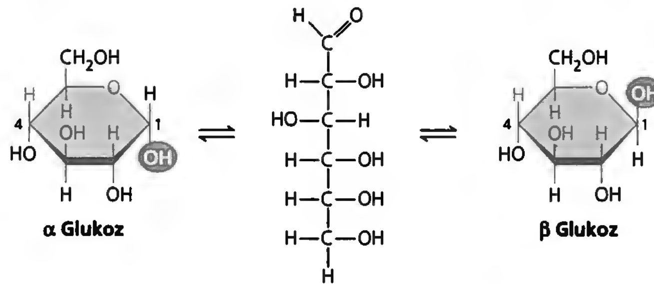
Yapısal Polisakkaritler

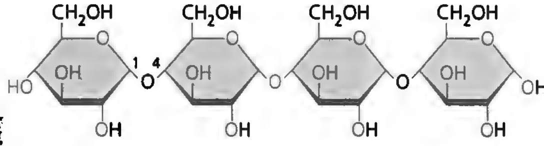
Organizmalar yapısal polisakkaritlerden güçlü materyaller oluştururlar. Örneğin **selüloz** adı verilen polisakkarit, bitki hücrelerini çevreleyen sert duvarın temel bileşenidir. Küresel ölçekte bitkiler yılda yaklaşık olarak 10^{14} kg (100 milyar ton) selüloz sentezlerler. Bu nedenle selüloz dünya üzerinde en bol bulunan organik bileşiktir. Nişasta gibi selüloz da, bir glukoz polimeri olmakla birlikte bu iki polimerin glikozidik bağları birbirinden farklıdır. Bu farklılığın temeli, glukozun iki farklı halkasal formu olmasıdır (**Şekil 5.7a**). Glukoz halka yapısı oluştururken, 1 no'lu karbona bağlı hidroksil grubu halka düzleminin altında ya da üstünde yer alabilir. Glukozun bu iki halkasal formu sırasıyla alfa (α) ve beta (β) olarak adlandırılır. Nişastadaki bütün glukoz monomerleri α konfigürasyondadır (**Şekil 5.7b**). Bu düzenleniş Şekil 5.4 ve 5.5'de görülmektedir. Buna karşılık, selülozun glukoz monomerleri β konfigürasyonda olup, selülozdaki her glukoz monomeri, komşusuna göre "baş aşağı" pozisyondadır (**Şekil 5.7c**).

Nişasta ve selülozdaki farklı glikozidik bağlanmalar, bu iki moleküle farklı üç-boyutlu biçimler kazandırır. Bazı nişasta molekülleri büyük ölçüde sarmal biçimde iken, selüloz molekülü doğrusal yapıdadır. Selüloz asla dallanma göstermez ve üzerindeki glukoz monomerlerinin bazı hidroksil grupları, bu zincire paralel olan selüloz zincirindeki hidroksil grupları ile hidrojen bağları yapacak şekilde serbest durumdadır. Bitki hücre duvarlarındaki paralel selüloz molekülleri bu şekilde bir araya gelerek mikrofibril adı verilen birlikler halinde gruplaşırlar (**Şekil 5.8**). Kablo-benzeri bu mikrofibriller bitkiler için güçlü yapısal madde olmasının yanı sıra, insanlar için de önemli bir bileşiktir; çünkü selüloz kâğıdın temel, pamuğun ise tek bileşenidir.

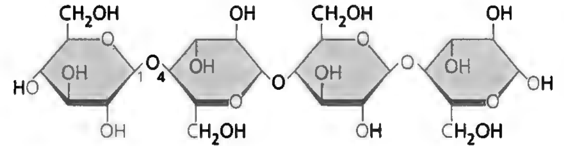
α bağlarını hidroliz ederek nişastayı sindiren enzimler selülozdaki β bağlarını hidroliz edemezler; çünkü bu iki molekülün biçimleri birbirinden farklıdır. Sadece az sayıda organizma selülozu sindirebilen enzimlere sahiptir. İnsanlar da dahil olmak üzere hayvanlar selülozu sindiremez; besinlerimizdeki selüloz, sindirim kanalından geçerek, dışkı ile atılır. Yolu üzerindeki sindirim kanalı duvarını aşındıran selüloz, kanalı döşeyen hücreleri mukus salgılamak üzere uyarır; böylece besinlerin sindirim kanalından kolayca geçmesi mümkün olur. Dolayısıyla selüloz, insanlar için bir besin olmasa da sağlıklı diyetin önemli parçasıdır. Taze meyvelerin çoğu, sebzeler ve tahıllar selüloz açısından zengindir. Yiyecek paketlerinin üzerindeki "çözünmeyen lif" ibaresi esasen selüloz anlamına gelmektedir.

(a) α ve β glukozun halka yapıları. Birbirine çevrilebilen bu iki glukoz formu 1 no'lu karbona bağlı hidroksil grubunun (mavi ile gösterilen) yerleşimi bakımından farklıdır.





(b) Nişasta: α glukoz monomerlerinin 1-4 bağları. Tüm monomerler aynı pozisyondadır. Sarı ile gösterilen –OH gruplarının pozisyonunu (c)'deki selülozunkilerle karşılaştırınız.



(c) Selüloz: β glukoz monomerlerinin 1-4 bağları. Selülozdaki her β glukoz monomeri komşusuna göre baş aşağı pozisyondadır.

▲ Şekil 5.7 **Nişasta ve selülozun yapıları.**

Hücre duvarı

10 µm

Bitki hücre duvarındaki selüloz lifleri

0,5 µm

Mikrofibril

Bitki hücre duvarının temel yapısal birimi olan mikrofibrili oluşturmak üzere yaklaşık 80 selüloz molekülü bir araya gelir.

Selüloz molekülleri

Paralel selüloz molekülleri 3. ve 6. karbon atomlarına bağlı hidroksil grupları arasındaki hidrojen bağları ile birarada tutulur.

Selüloz molekülü dallanmamış β glukoz polimeridir.

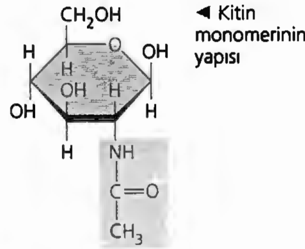
β glukoz monomeri

▲ Şekil 5.8 **Bitki hücre duvarlarındaki selülozun düzenlenişi.**

Bazı mikroorganizmalar selülozu sindirerek, onu glukoz monomerlerine yıkarlar. Sığırların midesinde selülozu sindiren prokaryotlar ve protista üyeleri bulunur. Bu mikroplar saman ve otun içindeki selülozu hidroliz ederek bunu sığırın kullanabileceği glukoz ve diğer besinlere dönüştürürler. Benzer şekilde termitler de selülozu sindirememekle birlikte, bunların midesinde yaşayan prokaryot ve protista türleri odunu iyi bir besine çevirir. Selülozu sindirebilen bazı funguslar kimyasal elementlerin yeryüzündeki ekosistemler arasında dolaşımına yardımcı olurlar.

Bir başka önemli yapısal polisakkarit, eklembacaklılar (böcekler, örümcekler, kabuklular ve benzer organizmalar) tarafından dış iskeletin yapılmasında kullanılan karbohidrat olan **kitindir** (**Şekil 5.9**). Dış iskelet, hayvanın yumuşak kısımlarını çevreleyen bir kılıftır. Saf kitin, deri gibi yumuşak ve esnek olmakla birlikte, yapısına kalsiyum karbonat tuzunun katılmasıyla sertleşir. Kitin, hücre duvarlarını oluşturmak için selüloz yerine bu polisakkariti kullanan birçok fungusun yapısında bulunur. Kitin selüloza benzer; ancak kitindeki glukoz monomeri azot içeren bir yan grup taşır (bakınız Şekil 5.9, üst sağ).





◄ Kitin monomerinin yapısı

◄ Kitin eklembacaklıkların dış iskeletini oluşturur. Buradaki ağustos böceği gömlek değiştirmekte ve eski dış iskeletinden çıkarak ergin forma dönüşmektedir.



▲ Kitin yara ya da kesik iyileştikten sonra parçalanan, güçlü ve esnek ameliyat ipi yapımında kullanılır.

▲ **Şekil 5.9 Yapısal bir polisakkarit olan kitin.**

KAVRAM KONTROLÜ 5.2

1. Üç karbonlu bir monosakkaridin formülünü yazınız.
2. Dehidrasyon tepkimesi maltoz oluşturmak üzere iki glukoz molekülünü birleştirir. Glukozun formülü $C_6H_{12}O_6$'dır. Maltozun formülü nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir sığıra enfeksiyon tedavisi için antibiyotik verildikten sonra, veteriner hayvana çeşitli prokaryotlar içeren bir "mide kültürü" verir. Bu neden gereklidir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM **5.3**

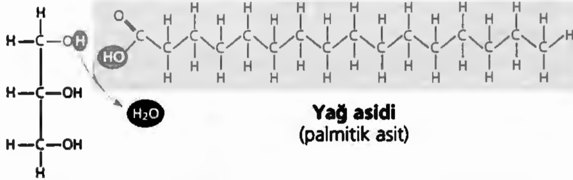
Lipidler çeşitli hidrofobik molekül gruplarıdır

Lipidler, gerçek polimerleri içermeyen büyük biyolojik molekül sınıflarından biridir; ve makromolekül olarak değerlendirilmeleri için yeteri kadar büyük değillerdir. **Lipid** adı verilen moleküller önemli bir ortak özellik taşıdıkları için, bir araya gelerek gruplaşırlar. Bu özellik, su ile çok az karışabilmeleridir. Lipidlerin hidrofobik davranışı molekül yapılarından kaynaklanır. Lipidler oksijen varlığından kaynaklanan bazı polar bağlara sahip olmakla birlikte, çoğunlukla hidrokarbon kısımlardan oluşurlar. Lipidler biçimsel ve işlevsel olarak değişiklik gösterir. Mumlar ve bazı pigmentler de lipidlere dahil olmakla birlikte, biz burada biyolojik olarak en önemli lipid tipleri olan yağlar, fosfolipidler ve steroidler üzerinde duracağız.

Yağlar

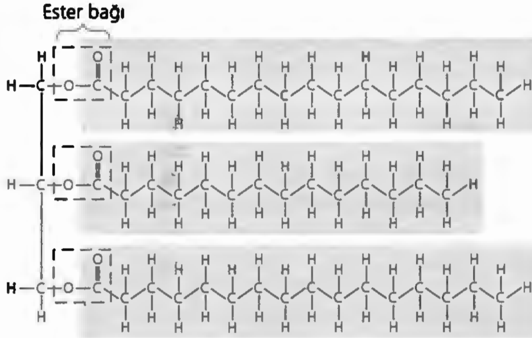
Yağlar polimer olmamakla birlikte, dehidrasyon tepkimeleriyle küçük moleküllerin bir araya gelmesiyle oluşan büyük moleküllerdir. **Yağ**, iki tip küçük molekülden oluşur: gliserol ve yağ asitleri (**Şekil 5.10a**). Gliserol, üç karbonlu bir alkoldür ve her karbonu bir hidroksil grubu taşır. **Yağ asidi,** genellikle 16 ya da 18 karbon atomu içeren uzun karbon iskeletine sahiptir. Bu iskeletin en ucundaki karbon, karboksil grubunun parçasıdır. Moleküle yağ *asidi* adının verilme nedeni, bu fonksiyonel gruptur. İskeletin geri kalan kısmı bir hidrokarbon zincirinden oluşur. Yağ asitlerinin hidrokarbon zincirlerindeki polar olmayan C—H bağları yağların hidrofobik olmalarının nedenidir. Yağlar su ile karışmaz; çünkü su molekülleri, birbirleriyle hidrojen bağı kurar ve yağları dışlar. Şişe içindeki salata sosunda bulunan bitkisel yağın (sıvı yağ) sulu sirke çözeltisinden ayrılma nedeni budur.

Yağ oluşumu sırasında üç adet yağ asidinin her biri bir ester bağı ile gliserole bağlanır. Hidroksil grubu ile karboksil grubu arasında kurulan bağa ester bağı denir. Sonuçta ortaya çıkan ve aynı zamanda **triaçilgliserol** olarak da adlandırılan yağ, bir gliserole bağlı üç tane yağ asidinden oluşur. (Yağ için kullanılan bir başka isim *trigliserit*tir. Bu sözcük, özellik-



Gliserol

(a) Yağ sentezindeki üç adet dehidrasyon tepkimesinden biri



(b) Yağ molekülü (triaçilgliserol)

▲ **Şekil 5.10 Yağ ya da triaçilgliserolün sentezi ve yapısı.** Yağ molekülünün yapıtaşları, bir molekül gliserol ve üç molekül yağ asididir. **(a)** Gliserole eklenen her yağ asidi için bir molekül su uzaklaştırılır. **(b)** Üç yağ asidi içeren bir yağ molekülü; yağ asitlerinin iki tanesi birbirinin aynısıdır. Her karbona ait dört adet tek bağın gerçek oryantasyonlarını belirtebilmek için yağ asitlerindeki karbonlar zikzak şekilde düzenlenmişlerdir (bakınız Şekil 4.3a).

le yiyecek paketlerinin üzerindeki içerik listesinde bulunur.) Yağın yapısındaki yağ asitleri **Şekil 5.10b**'deki gibi aynı tipte olabilir ya da ikisi ya da üçü farklı çeşitte olabilir.

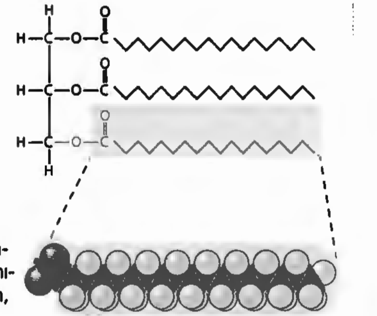
Beslenme konusundan söz edilirken genellikle *doymuş yağ* ve *doymamış yağ* terimleri kullanılır **(Şekil 5.11)**. Bu terimler yağ asitlerindeki hidrokarbon zincirlerinin yapısını anlatmaktadır. Eğer zinciri oluşturan karbon atomları arasında hiç çift bağ yoksa, bu durumda karbon iskeletine mümkün olan en fazla sayıda hidrojen atomu bağlanır. Böyle bir yapının hidrojen ile *doymuş* olduğu söylenir ve bu yapıdaki yağ asidi de **doymuş yağ asidi** olarak adlandırılır **(Şekil 5.11a)**. **Doymamış yağ asidi** ise bir ya da daha fazla çift bağ içerir ve çift bağ ile bağlı her karbonda bir hidrojen eksiktir. Doğal yağlardaki çift bağların hemen hemen hepsi, bulunduğu noktada hidrokarbon zincirinin dirsek yapmasına neden olan *cis* çift bağdır **(Şekil 5.11b)**. (*cis* ve *trans* çift bağlar hakkındaki bilginizi hatırlamak için Şekil 4.7'ye bakınız.)

Doymuş yağ asitlerinden meydana gelen yağa, doymuş yağ denir. Hayvansal yağların çoğu doymuş yağdır. Bunların yağ asitlerinin hidrokarbon zincirleri -yağ moleküllerinin "kuyrukları"- çift bağ içermez ve esnek yapılarından dolayı bu yağ molekülleri sıkıca paketlenir. İçyağ ya da tereyağı gibi hayvansal yağlar, oda sıcaklığında katı haldedir. Buna karşılık, bitkisel yağlar ve balıkyağı genellikle doymamış olup, bir ya da birkaç çeşit doymamış yağ asidinden yapılmışlardır. Mısırözü yağı ve balıkyağı oda sıcaklığında genellikle sıvı haldedir. *Cis* çift bağların yer aldığı dirsek bölgeleri, moleküllerin birbirlerine yaklaşarak, paketlenmelerini ve oda sıcaklığında katılaşmalarını önler. Yiyecek etiketlerindeki "hidrojene bitkisel yağlar" ibaresi, doymamış yağların hidrojen eklenmesiyle sentetik olarak doymuş yağlara dönüştürüldüğü anlamına gelir. Fıstık ezmesi, margarin ve

▼ **Şekil 5.11 Doymuş ve doymamış yağlar ve yağ asitleri.**

(a) Doymuş yağ

Doymuş yağ (örneğin tereyağı) molekülleri oda sıcaklığındayken katı hale gelecek şekilde üst üste paketlenirler.

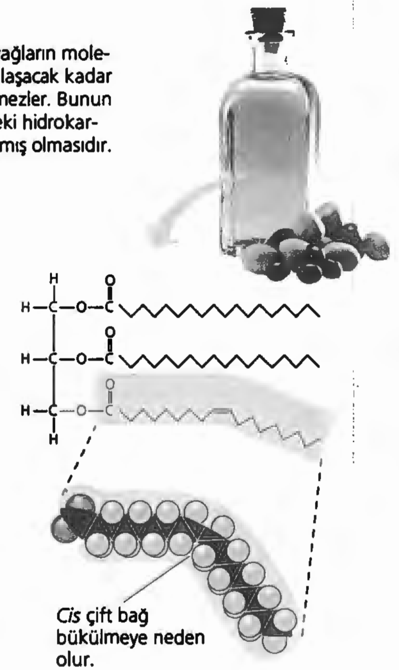


Doymuş yağ asidi molekülünün yapısal formülü (Her hidrokarbon zinciri zikzak çizgi halinde temsil edilmiştir. Köşelerin her biri bir karbon atomunu temsil etmektedir. Hidrojenler gösterilmemiştir.)

Doymuş yağ asidi olan stearik asidin uzay modeli (kırmızı = oksijen, siyah = karbon, gri = hidrojen)

(b) Doymamış yağ

Zeytinyağı gibi doymamış yağların molekülleri oda sıcaklığında katılaşacak kadar yakın konumda paketlenemezler. Bunun nedeni, bazı yağ asitlerindeki hidrokarbon zincirlerinin dirsek yapmış olmasıdır.



Doymamış yağ asidinin molekül formülü

Doymamış yağ asidi olan oleik asidin uzay modeli

diğer birçok ürün, içlerindeki lipidlerin sıvı halde ayrılmasını önlemek için hidrojene edilirler.

Doymuş yağlar açısından zengin diyetler atherosklerozis adı verilen kalp ve damar hastalığına neden olan etmenlerden birisidir. Bu hastalıkta kan damarlarının iç çeperinde plak adı verilen birikintiler oluşur. Bu plaklar kan akışını engeller ve damarların esnekliğini azaltır. En son çalışmalar bitkisel yağların hidrojene edilme sürecinin sadece doymuş yağlar değil aynı zamanda *trans* çift bağ içeren doymamış yağlar da oluşturduğunu göstermiştir. Bu **trans yağlar** atherosklerozis ve diğer sağlık problemlerine doymuş yağlardan daha fazla neden olmaktadır (bakınız Bölüm 42). Trans yağlar, özellikle pastane ürünleri ve işlenmiş gıdalarda yaygın olduğundan, A.B.D. Tarım Bakanlığı besin etiketleri üzerinde trans yağ içeriği hakkında bilgi bulunmasını gerekli görmektedir. A.B.D'deki bazı şehirler ve en azından bir ülke -Danimarka- restoranlarda trans yağların kullanımını yasaklamıştır.

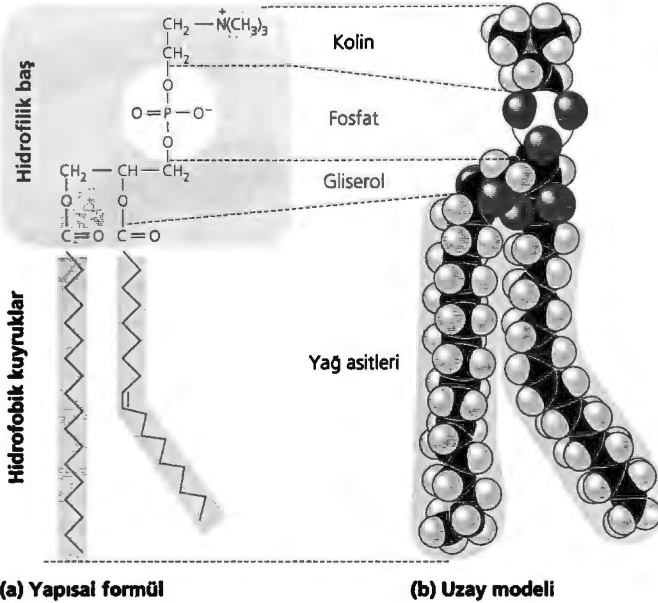
Bazı doymamış yağların insan diyetine eklenmesi gerekir; çünkü bunlar vücutta sentezlenemez. Bu esasiyel yağlar arasında çocukların normal gelişimi için gerekli olan ve yetişkinleri kalp-damar hastalıklarına karşı koruyan omega-3 yağ asitleri de vardır. Yağlı balıklar, çeşitli kuruyemişler ve bitkisel yağlar, omega-3 yağ asitleri açısından zengindir (bu yağ asitleri hidrokarbon zincirinin sonundan önceki üçüncü karbon-karbon bağında bir çift bağ içerdikleri için bu şekilde adlandırılmaktadır).

Yağların temel işlevi enerji deposu olmalarıdır. Yağlardaki hidrokarbon zincirleri, benzindeki moleküllere benzer ve onlar kadar zengin enerji kaynağıdır. Bir gram yağın depoladığı enerji, bir gram polisakkaridin (örneğin nişasta) depoladığı enerjinin iki mislinden fazladır. Bitkiler nispeten hareketsiz olduklarından dolayı, işlevlerini nişasta halindeki büyük enerji deposu aracılığı ile sürdürür (Bitkisel yağlar genellikle tohumlardan elde edilir. Tohumlar bitki için daha sıkıştırılmış bir depolanma yeridir.) Diğer taraftan hayvanlar enerji depolarını kendileri ile birlikte taşımak zorundadırlar. Dolayısıyla, daha sıkıştırılmış bir yakıt rezervi olan yağ, daha avantajlı olacaktır. İnsanlar ve diğer memeliler, uzun-dönemli besin rezervlerini yağ dokusu hücrelerinde depolar (bakınız Şekil 4.6a). Bu hücreler yağ depolanması ya da azalmasına bağlı olarak, şişer ya da büzülürler. Adipoz doku, enerji deposu olmasına ek olarak, böbrek gibi hayatî organlar için yastık görevi yapar ve deri altındaki yağ tabakası vücut için izolasyon sağlar. Deri altındaki bu yağ tabakası özellikle balina, fok ve diğer deniz memelilerinde oldukça kalındır ve bu canlıları soğuk okyanus suyuna karşı korur.

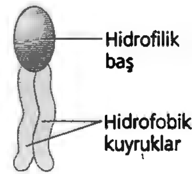
Fosfolipidler

Hücreler bir başka lipid tipi olan fosfolipidler olmaksızın varlıklarını sürdüremezler (**Şekil 5.12**). Fosfolipidler hücre zarlarını oluşturdukları için hücrelerin zorunlu bileşenidir. Zarların yapısı moleküler düzeyde biçim ile işlev uyumuna klasik bir örnek oluşturur. Şekil 5.12'de görüldüğü gibi, fosfolipid yağa benzemekle birlikte, gliserole bağlı üç yerine iki tane yağ asidine sahiptir. Gliseroldeki üçüncü hidroksil grubu, hücre içindeyken eksi elektrik yükü taşıyan bir fosfat grubuna bağlanmıştır. Bu fosfat grubuna genellikle yüklü ya da polar olan küçük ek grupların bağlanmasıyla farklı fosfolipid grupları ortaya çıkar

Fosfolipidlerin iki ucu, suya karşı farklı davranış sergiler. Hidrokarbon kuyruklar hidrofobik olup, sudan uzaklaşmışlardır. Buna karşılık, fosfat grubu ve buna ekli kısımlar suya karşı birleşme eğilimi gösteren hidrofilik baş kısmını oluşturur. Fosfolipidler suya eklendiğinde, hidrofobik kısımlarını sudan saklayacak şekilde bir araya gelerek, çift-tabakalı yapılar oluştururlar (**Şekil 5.13**).



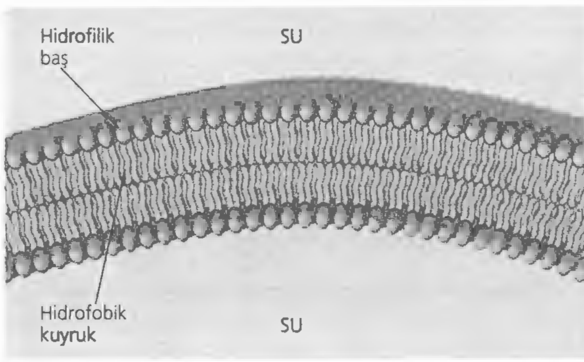
(a) Yapısal formül **(b) Uzay modeli**



(c) Fosfolipid sembolü

◄ **Şekil 5.12 Fosfolipid yapısı.** Fosfolipid bir tane hidrofilik (polar) baş ve iki tane hidrofobik (polar-olmayan) kuyruk içerir. Fosfolipidlerdeki çeşitlilik, iki yağ asidi kuyruğu ve baş kısımdaki fosfat grubuna ekli grupların farklılığından kaynaklanır. Burada görülen fosfatidilkolin özel bir fosfolipid olup, fosfata bağlı bir kolin grubu taşır. Yapısındaki kuyruklardan birinde bulunan bükülme, *cis* çift bağdan ileri gelir. **(a)** Yapısal formül, **(b)** uzay modeli (sarı = fosfor, mavi = azot), **(c)** bu kitapta fosfolipid için bu sembol kullanılacaktır. (Şekillerin birçoğunda bu sembol, ister doymuş, isterse doymamış kuyruklara sahip olsun, bir fosfolipidi temsil etmek üzere kullanılacaktır.)

ÇİZİNİZ *Uzay modelinin baş kısmını daire içine alınız.*

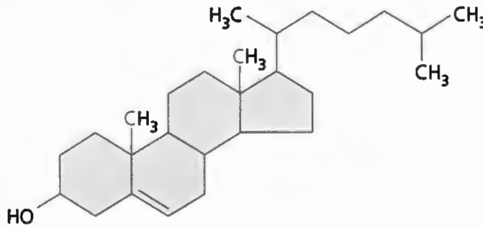


▲ **Şekil 5.13 Sulu ortamdaki fosfolipidlerin kendiliğinden biraraya gelerek oluşturdukları çift-tabakalı yapı.** Burada görülen çift-tabakalı fosfolipid, biyolojik zarların temel yapısını oluşturur. Fosfolipidlerin hidrofilik başları su ile temas halindeyken, hidrofobik kuyruklar sudan uzak olacak şekilde, birbiriyle temas halindedir.

Hücre yüzeyindeki fosfolipidler çift-katlı bir tabaka şeklinde düzenlenirler. Moleküllerin hidrofilik başları çift-katlı tabakanın dış tarafında yer alır ve hücrenin iç ve dış kısımlarındaki sıvı çözeltilerle temas halindedirler. Hidrofobik kuyruklar ise, sudan uzak olacak şekilde, çift-katlı tabakanın iç kısmına doğru yönelmiştir. Çift-katlı fosfolipid hücre ile onun dış ortamı arasında bir sınır oluşturur; aslına bakılırsa, fosfolipidler olmazsa hücreler de var olamaz.

Steroidler

Steroidler birbirleriyle kaynaşmış dört adet halka içeren karbon iskeleti ile karakterize edilen lipidlerdir. Kolesterol ve omurgalıların eşey hormonları gibi farklı steroidler, bu halkalara eklenmiş olan kimyasal gruplar açısından birbirinden ayrılır (**Şekil 5.14**). Kolesterol, hayvanlar için kritik öneme sahip bir moleküldür. Hem hayvan hücresi zarlarının bir bileşenidir, hem de diğer steroidlerin sentezlendiği öncüldür. Omurgalılarda kolesterol karaciğerde sentezlenir ve diyetle



▲ **Şekil 5.14 Bir steroid olan kolesterol.** Cinsiyet hormonlarının da dahil olduğu diğer steroidler, kolesterol molekülünden sentezlenirler. Steroidler, birbirine bağlı dört halkaya (altın renginde gösterilmiştir) eklenen kimyasal gruplar açısından birbirinden ayrılırlar.

BAĞLANTI KUR *Sayfa 63'deki Kavram 4.3'de gösterilen cinsiyet hormonlarını kolesterol ile karşılaştırınız. Kolesterol ile estradiolün ortak olan kimyasal gruplarını daire içine alarak, kolesterol ile testosteronun ortak olan kimyasal gruplarını ise kare içine alarak gösteriniz.*

alınır. Kandaki yüksek kolesterol düzeyi atherosklerozise neden olabilir. Hem doymuş yağlar hem de trans yağlar, kolesterol düzeylerini etkileyerek sağlık üzerinde olumsuz etki yaparlar.

KAVRAM KONTROLÜ 5.2

1. Yağ (trigliserid) ile fosfolipid yapılarını karşılaştırınız.
2. İnsan eşey hormonları niçin lipid olarak değerlendirilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bitkilerin tohum hücrelerinde olduğu gibi zarla çevrili bir yağ damlacığı düşünün. Bu damlacığın hangi şekli alacağını açıklayın.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 5.4

Proteinler işlevsel olarak farklı, çeşitli yapıları içerir

Canlının hemen hemen her dinamik işlevi, proteinler aracılığı ile gerçekleşir. Gerçekten de proteinler, adlarından da anlaşılacağı gibi, önemli moleküllerdir. Yunanca *proteios* sözcüğü "ilk" ya da "birincil" anlamındadır. Proteinler birçok hücrede kuru ağırlığın %50'den fazlasını oluşturur ve organizmaların yaptığı hemen her işte görev alırlar. Bazı proteinler kimyasal tepkimeleri hızlandırırken, diğerleri savunma, depolama, taşıma, hücresel haberleşme, hareket ya da yapısal destek sağlamada rol oynar. Bir sonraki sayfada yer alan **Şekil 5.15**, bu işlevleri yapan ve daha sonraki bölümlerde haklarında daha fazla bilgi sahibi olacağınız protein örneklerini göstermektedir.

Çoğu protein olan enzimler olmasaydı, canlılık mümkün olamazdı. Enzimatik proteinler **katalizör** olarak davranarak metabolizmayı düzenlerler. Katalizörler tepkime sırasında tüketilmeksizin, kimyasal tepkimeleri seçici olarak hızlandıran kimyasal ajanlardır. Bir enzim tekrar tekrar işlev görebildiği için, bu moleküller canlılık süreçlerini sürdürerek hücreleri hayatta tutan "yük katırları"dır.

Bir insan her biri özgül yapı ve işleve sahip on binlerce proteine sahiptir. Gerçekten de proteinler bilinen en karmaşık yapılı moleküllerdir. Çok farklı görevler üstlenmelerine uygun olarak, yapıları da çok farklıdır. Her tip protein, kendine özgü üç-boyutlu yapıya sahiptir.

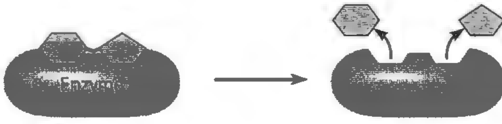
Polipeptidler

Çok farklı çeşitlerde olabilmekle birlikte, bütün proteinler aynı 20 amino asit setinden oluşturulmuş dallanmamış polimerlerdir. Amino asit polimerleri, **polipeptid** olarak adlandırılırlar. **Protein**, her biri özgül üç-boyutlu yapı kazanacak şekilde katlanıp, kıvrılmış bir ya da birden fazla polipeptidden oluşmuş, biyolojik olarak işlevsel bir moleküldür.

Şekil 5.15 Proteinlerin işlevlerine genel bakış.

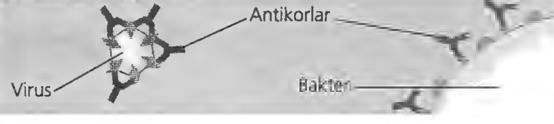
Enzim proteinleri

İşlev: Kimyasal tepkimelerin seçici olarak hızlandırılması
Örnek: Sindirim enzimleri besin moleküllerindeki bağların hidrolizini katalizler.



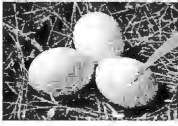
Savunma proteinleri

İşlev: Hastalığa karşı koruma
Örnek: Antikorlar bakteri ve virüsleri inaktiv etkisiz hale getirerek, parçalanmalarına yardım eder.



Depo proteinleri

İşlev: Amino asitlerin depolanması
Örnekler: Süt proteini olan kazein, memeli yavruları için temel amino asit kaynağıdır. Bitkilerin tohumlarında depo proteinleri bulunur. Yumurta akındaki ovalbumin proteini, gelişen embriyo tarafından amino asit kaynağı olarak kullanılır.

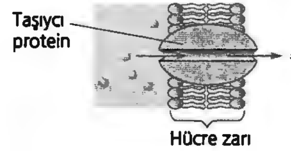


Ovalbumin

Embriyo için amino asitler

Taşıyıcı prtoeinler

İşlev: Bileşiklerin taşınması
Örnekler: Omurgalıların kanındaki demir-içeren protein olan hemoglobin akciğerlerden vücudun diğer kısımlarına oksijen taşır. Diğer proteinler maddeleri zarların bir tarafından diğer tarafına taşırlar.



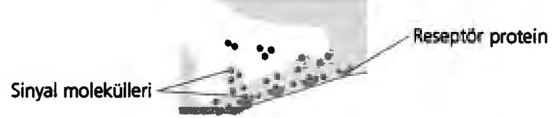
Hormonal proteinler

İşlev: Organizmadaki aktivitelerin koordinasyonu
Örnek: Pankreas tarafından salınan insulin hormonu diğer dokuların glukozu almasına ve böylece kan şekeri konsantrasyonunun düzenlenmesine neden olur.



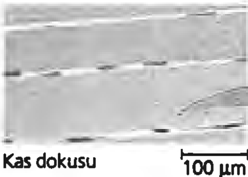
Reseptör proteinler

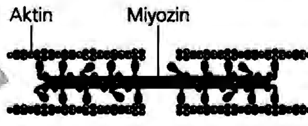
İşlev: Hücrenin kimyasal uyarana cevap vermesi
Örnek: Sinir hücresinin zarına yerleşmiş olan reseptörler diğer sinir hücreleri tarafından salınan sinyal moleküllerini algılar.



Kasılma ve motor proteinleri

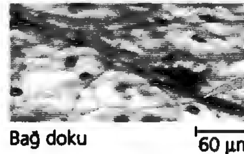
İşlev: Hareket
Örnekler: Motor proteinler sil ve kamçının dalga hareketinden sorumludur. Aktin ve miyozin kasların kasılmasından sorumludur.





Yapısal proteinler

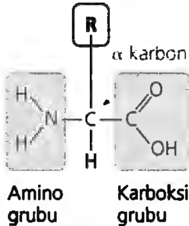
İşlev: Destek
Örnek: Keratin saç, boynuz, tüy ve diğer deri uzantılarındaki proteindir. Böcekler ve örümcekler kozalarını ve ağlarını yapmak için ipek ipliklerini kullanırlar. Kolojen ve elastin proteinleri hayvanların bağ dokularındaki fibröz yapıyı oluşturur.





Amino Asit Monomerleri

Amino asitlerin hepsi ortak bir yapıyı paylaşır. **Amino asit** hem amino, hem de karboksil grubu içeren bir organik moleküldür (bakınız Şekil 4.9). Sağdaki şekil bir amino asidin genel formülünü göstermektedir. Amino asidin merkezinde *alfa* (α) *karbon* olarak adlandırılan bir asimetrik karbon atomu bulunur. Bu karbona bağlı halde bir

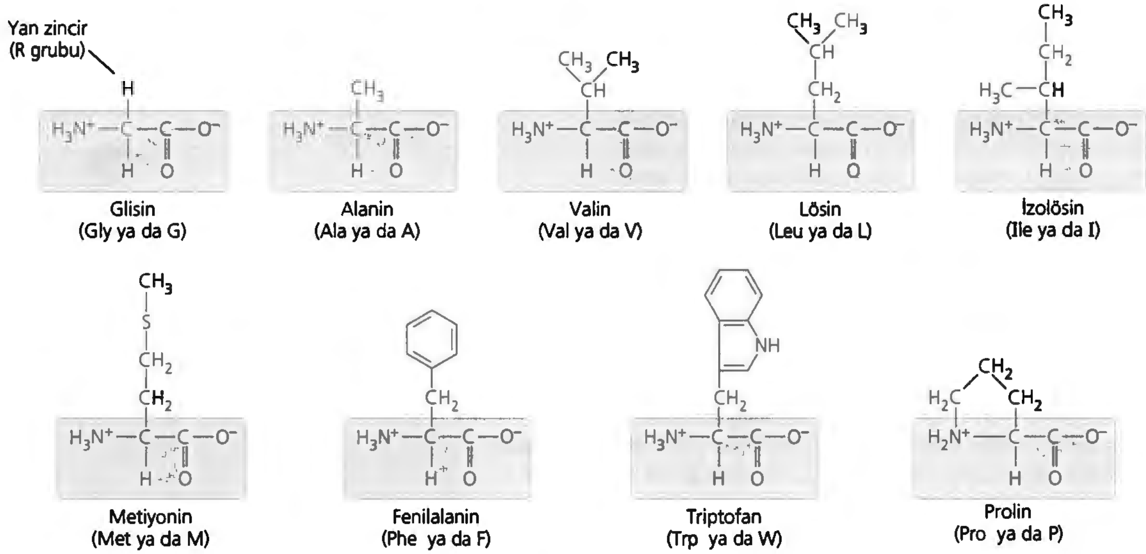


amino grubu, bir karboksil grubu, bir hidrojen atomu ve R ile sembolize edilen değişken bir grup vardır. Yan zincir olarak da adlandırılan R grubu, her amino asitte farklıdır.

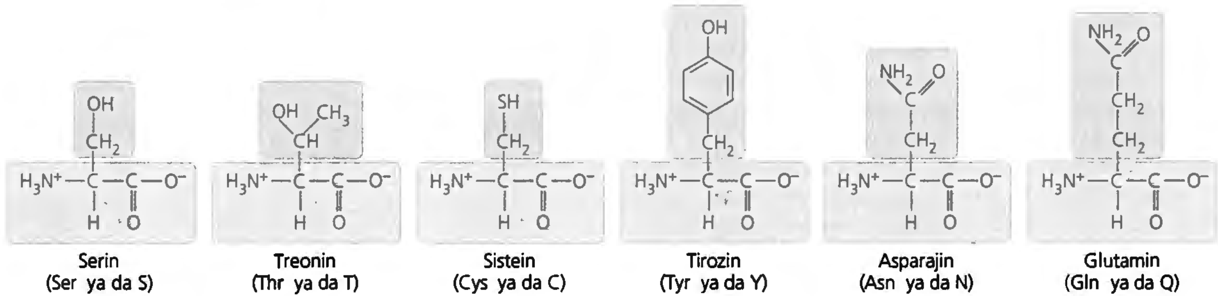
Şekil 5.16, hücrelerin binlerce proteini sentezlemek için kullandıkları 20 amino asidi göstermektedir. Bu şekildeki amino asitler, hücre içindeki pH'da bulundukları iyonize formlarında gösterilmiştir. Yan zincir (R grubu), glisin amino asidinde olduğu gibi tek bir hidrojen atomu, ya da glutaminde olduğu gibi çeşitli fonksiyonel gruplar içeren bir karbon iskeleti olabilir.

▼ **Şekil 5.16 Proteinlerdeki 20 amino asit.** Buradaki amino asitler yan zincirlerinin (R grupları) özelliklerine göre gruplanmış olup, hücre içi pH'sı olan pH 7.2'deki baskın iyonik formlarında gösterilmiştir. Amino asitlerin üç-harfli ve tek-harfli kısaltmaları parantez içinde verilmiştir. Proteinlerdeki tüm amino asitler burada görülen L-enantiyomer formundadırlar (bakınız Şekil 4.7).

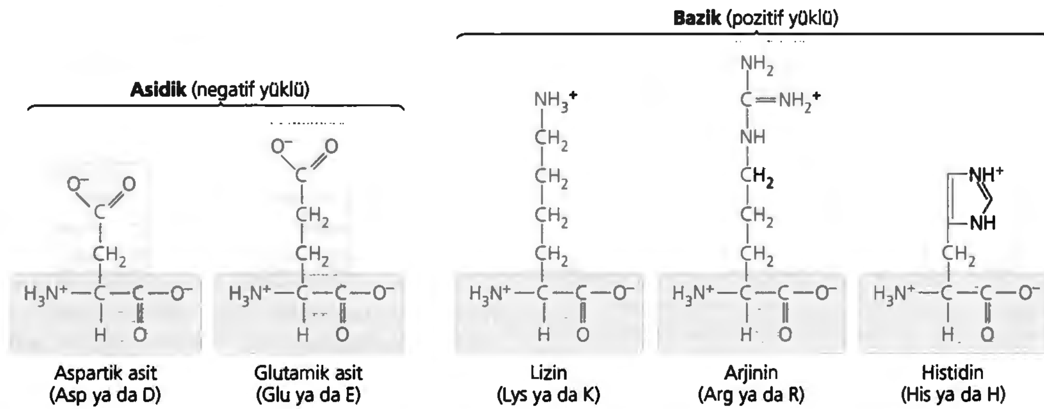
Polar-olmayan yan zincirler; hidrofobik



Polar yan zincirler; hidrofilik



Elektrik yüklü yan zincirler; hidrofilik



Yan zincirin fiziksel ve kimyasal özellikleri, ait olduğu amino asidin kendine özgü davranışını belirler ve böylece onun polipeptid içindeki rolünü etkiler. Şekil 5.16'da görülen amino asitler, yan zincirlerinin özelliklerine göre gruplandırılmışlardır. Bu gruplardan bir tanesi polar olmayan hidrofobik amino asitleri içerir. Diğer bir grup, hidrofilik olan polar yan zincirlere sahip amino asitleri içerir. Asidik amino asitler, hücre-içi pH'da genellikle disosiye olmuş (iyonik) halde bulunan bir karboksil grubunun varlığından dolayı, eksi yük taşırlar. Bazik amino asitler ise yan zincirlerinde genellikle artı yük taşıyan amino grupları içerirler. (*Tüm* amino asitlerin karboksil ve amino grupları içerdiğine dikkat ediniz; burada sözü edilen *asidik* ve *bazik* terimleri sadece yan zincirler için geçerlidir.) Elektrik yükü taşıdıklarından dolayı, asidik ve bazik yan zincirler aynı zamanda hidofiliktir.

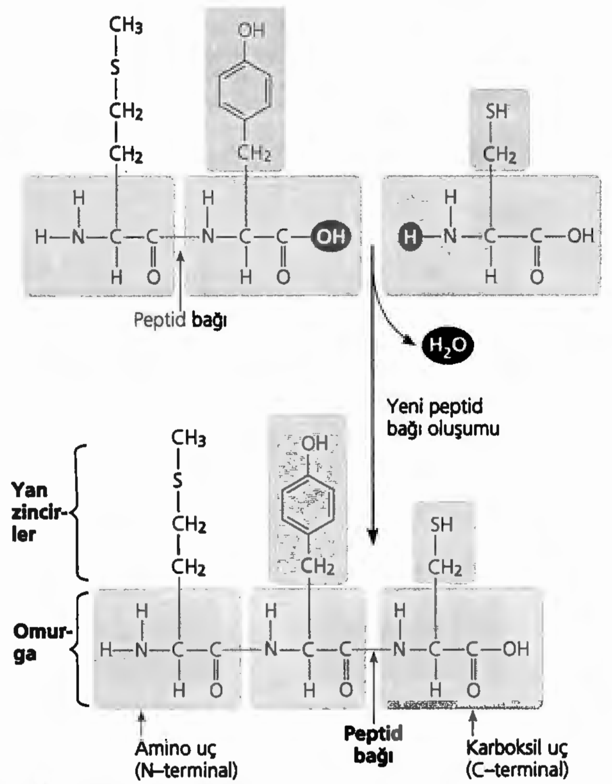
Amino Asit Polimerleri

Amino asitleri gözden geçirdiğimize göre, şimdi artık bunların polimerler oluşturmak üzere nasıl bağlandıklarını inceleyebiliriz (**Şekil 5.17**). Bir amino asidin karboksil grubu ile komşu amino asidin amino grubu birbirlerine yakın konumda bulunduğu zaman, bir molekül su çıkışıyla gerçekleşen dehidrasyon tepkimesi ile birbirine bağlanırlar. Ortaya çıkan kovalent bağa **peptid bağı** denir. Bu işlemin tekrar tekrar cereyan etmesi sonucunda, peptid bağlarıyla bağlı çok sayıda amino asit içeren bir polimer olan polipeptid oluşur.

Şekil 5.17'de bordo renkte gösterilmiş olan tekrarlanan atomlar dizisi, polipeptid omurgası olarak adlandırılır. Farklı amino asit yan zincirleri (R grupları), bu omurganın dışına doğru uzanır. Polipeptidlerin uzunluğu birkaç monomerden binlerce amino aside kadar değişir. Her özgül polipeptid, kendine özgü doğrusal amino asit dizisine sahiptir. Polipeptid zincirinin bir ucunda serbest bir amino grubu, diğer ucunda ise serbest bir karboksil grubu olduğuna dikkat ediniz. Dolayısıyla, belirli uzunluktaki bir polipeptid tek bir amino ucu (N-terminal) ve tek bir karboksil ucu (C-terminal) içerir. Büyük boyutlu bir polipeptidde yan zincirlerin sayısı terminal grupların sayısından çok fazla olduğu için, molekülün bütün olarak kimyasal niteliği bu yan zincirlerin çeşidi ve sayısı tarafından belirlenir. Doğadaki polipeptidlerin büyük bir çeşitlilik içinde bulunmaları, daha önce de belirttiğimiz gibi, önemli bir kavramdır. Bu kavram, hücrelerin sınırlı sayıda monomeri farklı dizilerde birbirine bağlayarak, çok farklı polimerleri oluşturabilmeleridir.

Protein Yapısı ve İşlevi

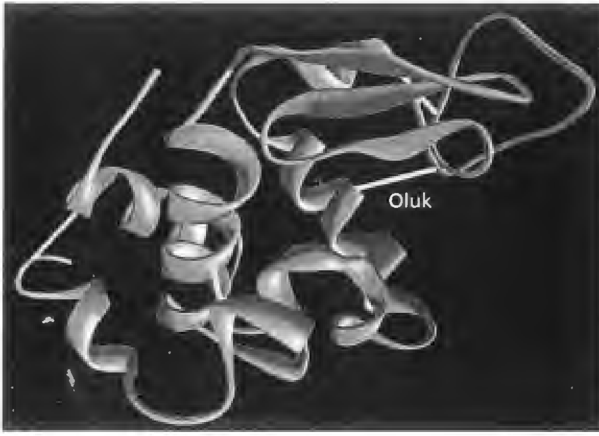
Proteinlerin özgül işlevleri, onların üç-boyutlu mimarilerinin bir sonucudur. Bu mimarinin en basit düzeyi amino asitlerin dizisidir. Proteinlerin amino asit dizisini ilk belirleyen Frederick Sanger, İngiltere'deki Cambridge Üniversitesi'nde çalışma arkadaşları ile birlikte 1940'ların sonu ve 1950'lerin başında insulin hormonu üzerinde çalışmıştır. Bu araştırıcı, polipeptidleri özgül bölgelerden kıran ayıraçlar kullanmış ve bu küçük fragmentlerin amino asit dizisini saptamak için kimyasal yöntemler uygulamıştır. Sanger ve çalışma arkadaşları yıllarca süren çabalar sonucunda insulinin tüm dizisini ortaya çıkarmayı başarmışlardır.



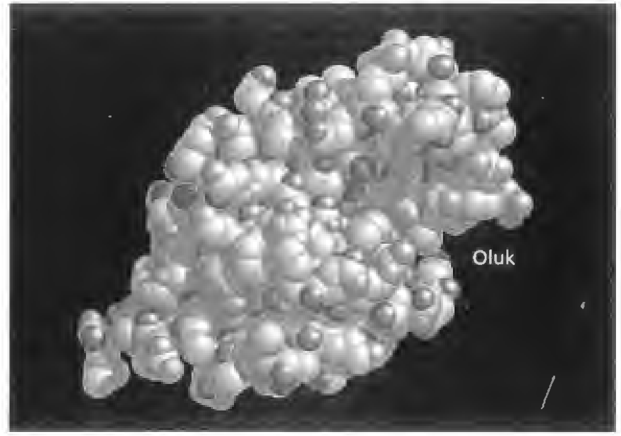
▲ **Şekil 5.17 Polipeptid zincirinin oluşumu.** Peptid bağları, bir amino asidin karboksil grubunu bir sonraki amino asidin amino grubuna bağlayan dehidrasyon tepkimeleriyle oluşturulur. Peptid bağları, amino uçtaki (N-terminal) amino asitten başlayarak, teker teker oluşturulur. Polipeptid, tekrarlanan bir omurga yapısına (mor) sahiptir. Amino asit yan zincirleri (sarı ve yeşil) bu omurgaya bağlıdır.

ÇİZİNİZ *Yeni peptid bağını oluşturacak olan karboksil ve amino gruplarını daire içine alarak işaretleyiniz.*

Bir polipeptidin amino asit dizisini öğrendiğimizde, bu bize proteinin üç-boyutlu yapısı (sıklıkla "yapı" olarak ifade edilir) ve işlevi hakkında ne anlatır? *Polipeptid* terimi *protein* teriminin eşanlamlısı değildir. Tek bir polipeptidden oluşan bir protein söz konusu olduğunda bile bu iki terim arasındaki ilişki, uzun bir yün ipliği ile bu yünden örülen belirli büyüklük ve biçimdeki kazak ile analogtur. İşlevsel bir protein *sadece* bir polipeptid zinciri olmayıp, çok özel şekilde bükülüp, kıvrılıp, özgül biçim kazanmış bir ya da birkaç polipeptidden oluşan bir moleküldür (**Şekil 5.18**). Proteinin normal



(a) Kurdele modeli, tek bir polipeptid zincirinin işlevsel proteini oluşturmak üzere nasıl katlanıp büküldüğünü göstermektedir. (Sarı çizgiler proteinin biçimini kararlı kılan disülfid köprülerini temsil etmektedir; bakınız Şekil 5.20.)



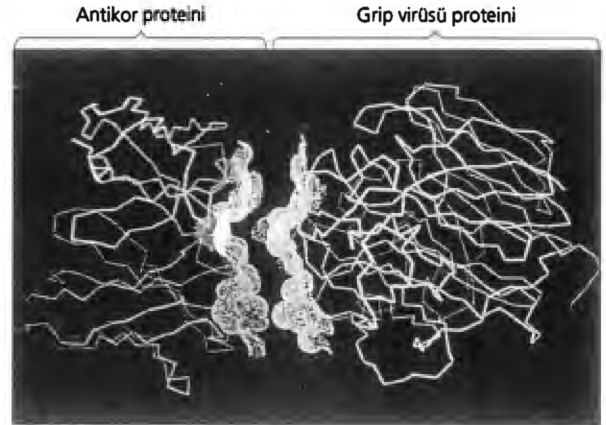
(b) Uzay modeli, birçok proteinde görülen globüler biçimi ve lizozime özgü üç-boyutlu yapıyı daha net göstermektedir.

▲ **Şekil 5.18 Bir protein olan lizozim enziminin yapısı.** Ter, gözyaşı ve tükürükte bulunan lizozim, birçok bakteri türünün yüzeyinde bulunan özgül moleküllere bağlanarak, bunları parçalayan ve bu yolla enfeksiyonu engelleyen bir enzimdir. Proteinin oluk kısmı, bakteri duvarındaki hedef molekülleri tanır ve bunlara bağlanır.

hücresel koşullar altında hangi üç-boyutlu yapıya sahip olacağını, her polipeptidin amino asit dizisi belirler.

Hücre bir polipeptid sentezlediği zaman, bu zincir, proteinin işlevsel yapısını kazanması için, genellikle kendiliğinden katlanır. Bu katlanma, zincirin farklı kısımları arasında, yine amino asit dizileri tarafından belirlenen, çeşitli bağlar kurulmasıyla sürdürülür ve desteklenir. Birçok protein kabaca küresel biçimliyken (*globüler proteinler*) diğerleri uzun iplikler şeklindedir (*fibröz proteinler*).

Bir proteinin özgül yapısı, onun nasıl çalışacağını belirler. Hemen hemen her durumda bir proteinin işlevi, bir başka molekülü tanıyarak ona bağlanma yeteneğine dayanır. **Şekil 5.19** biçim ve işlev evliliğinin en çarpıcı örneklerinden birini, yani bir antikor (vücuttaki bir protein) ile bu antikorun bağlanarak parçalanmak üzere işaretlediği grip virusu üzerindeki yabancı bir bileşiğin mükemmel biçimsel uygunluğunu göstermektedir. Bölüm 43'de bağışıklık sisteminin özgül yabancı moleküllerin biçimlerine uygun antikorları nasıl sentezlediğini öğreneceksiniz. Bölüm 2'den endorfin adı verilen doğal sinyal moleküllerinin insan beyin hücrelerinin yüzeyindeki özgül reseptörlere bağlanarak, mutluluk duygusu verdiğini ve acıyı giderdiğini hatırlayınız. Morfin, eroin ve diğer opiat türü ilaçların tümü biçimsel olarak endorfinlere benzedikleri ve dolayısıyla beyindeki endorfin reseptörlerine yerleşebildikleri için onları taklit edebilmektedirler. Bu uyum, anahtar ve kilit örneğindeki gibi son derece özgüldür (bakınız Şekil 2.18). Dolayısıyla, bir proteinin işlevi – örneğin bir reseptör proteinin ağrı giderici özgül bir sinyal molekülüne bağlanma yeteneği- moleküler düzenin sonucu olarak yeni ortaya çıkan bir özelliktir.



▲ **Şekil 5.19 Grip virüsündeki bir proteine bağlanan antikor.** Grip virüsü proteinlerinden birine (sağda, yeşil ve sarı) bağlı bir antikor proteininin (solda, mavi ve turuncu) bilgisayar modelini oluşturmak üzere X-ışını kristalografisi adı verilen teknik kulanılmıştır. Daha sonra bilgisayar yazılımı kullanılarak bu iki proteinin görüntüleri birbirinden ayrılmış ve yüzeyleri arasındaki biçimsel komplemanterite tam olarak ortaya çıkarılmıştır.

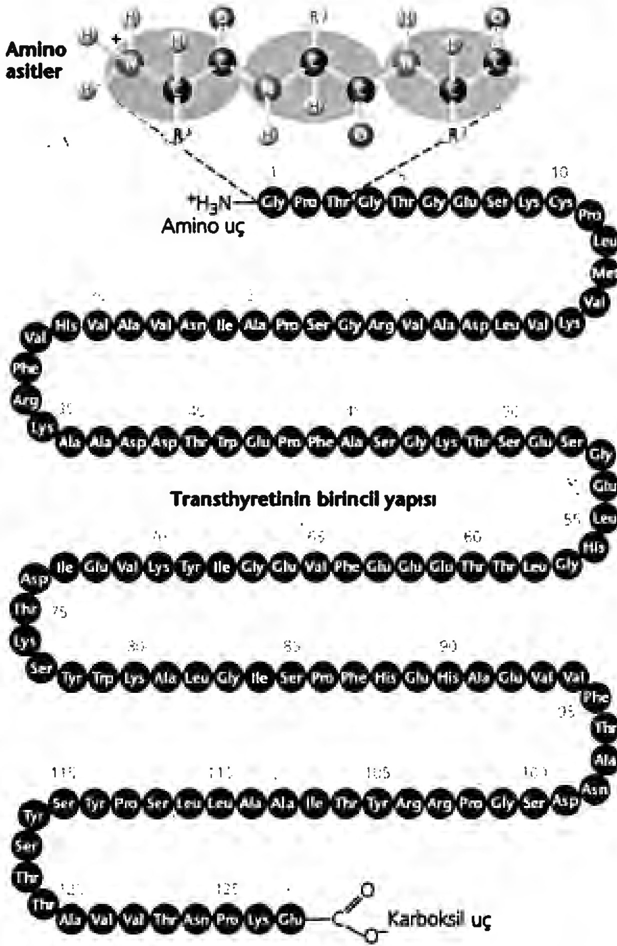
Protein Yapısının Dört Düzeyi

Bir proteinin işlevini anlama amacı söz konusu olduğunda, onun yapısını bilmek genellikle yararlı olur. Çok fazla çeşitlilik göstermelerine rağmen tüm proteinler birincil, ikincil ve üçüncül yapı olarak adlandırılan, üst üste çakışmış üç yapısal düzeyi paylaşır. Dördüncü düzey olan dördüncül yapı iki ya da daha fazla sayıda polipeptid zinciri içeren proteinlerde ortaya çıkar. Bu sayfayı izleyen iki sayfada yer alan **Şekil 5.20** protein yapısının bu dört düzeyini açıklamaktadır. Bundan sonraki bölüme geçmeden önce bu şekli dikkatlice inceleyiniz.

İnceleme: Proteinlerin Yapısal Düzeyleri

Birincil Yapı

Doğrusal amino asit zinciri

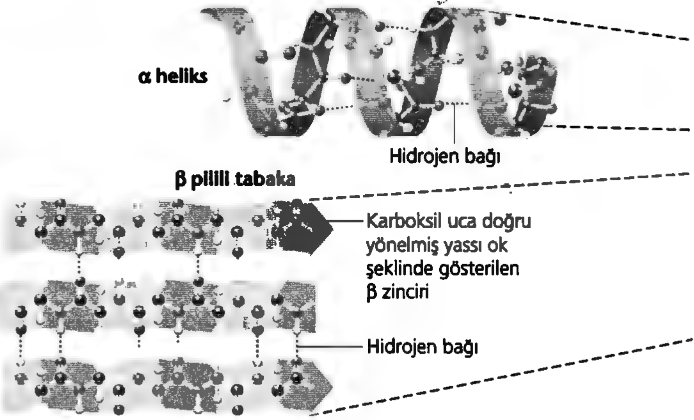


Bir proteinin **birincil yapısı** özgül diziyle bağlanmış amino asit serileridir. Bir örnek olarak transthyretini inceleyelim. Globüler yapılı bir kan proteini olan transthyretin, A vitaminini ve tiroit hormonunu tüm vücuda taşır ve her biri 127 amino asitten oluşan dört adet özdeş polipeptid zinciri içerir. Birincil yapıyı daha yakından inceleyebilmek için burada zincirlerden biri gösterilmiştir. Zincir üzerindeki 127 pozisyonun her biri, burada üç-harfli kısaltması ile gösterilen 20 amino asitten biri tarafından işgal edilmiştir.

Birincil yapı çok uzun bir sözcükteki harflerin sırasına benzer. Eğer şansa bırakılırsa, 127 amino asit uzunluğundaki bir polipeptid zinciri 20^{127} farklı şekilde oluşabilir. Oysa bir proteinin birincil yapısı, amino asitlerin rastgele bağlanması tarafından değil, kalıtsal genetik bilgi tarafından belirlenir. Bu birincil yapı, zincir boyunca yerleşmiş amino asit yan zincirlerinin (R grupları) ve omurganın kimyasal niteliğine bağlı olarak ikincil ve üçüncül yapıları tayin eder.

İkincil Yapı

Polipeptid omurgasındaki atomlar arasında kurulan hidrojen bağları ile kararlı kılınan bölgeler



Proteinlerin çoğu, proteinin genel biçiminin belirlenmesine katılan ve tekrarlanan kıvrım ya da katlanmalar şeklinde olan zincir kısımlarına sahiptir. Tümü bir arada **ikincil yapı** olarak ifade edilen bu yapı, polipeptid omurgasının tekrarlanan bileşenleri arasındaki (amino asit yan zincirleri arasında değil) hidrojen bağlarının sonucudur. Omurga içindeki oksijen atomları kısmi negatif yüke sahipken, azotlara bağlı hidrojen atomları kısmi pozitif yük taşırlar (bakınız Şekil 2.16); dolayısıyla bu atomlar arasında hidrojen bağları kurulabilir. Hidrojen bağları tek başına olduğunda zayıf olmakla birlikte, polipeptid zincirinin nispeten uzun bir bölgesinde birçok kez tekrar edildiklerinden dolayı proteinin bu kısmını belirli bir biçimde tutabilirler. Bu tip ikincil yapılardan biri α-**heliks** olup, yukarıda görüldüğü gibi, birinci ve dördüncü amino asitler arasındaki hidrojen bağları ile bir arada tutulur. Her transthyretin polipeptidi sadece bir tane α-heliks bölgesi içermekle birlikte (bir sonraki sayfadaki üçüncül yapıya bakınız), diğer globüler proteinler heliks yapısında olmayan bölgelerle birbirinden ayrılmış birden fazla α-helikse sahiptir (bir sonraki sayfadaki hemoglobine bakınız). Saçın yapısal proteini olan α- keratin gibi bazı fibröz proteinler tamamen α-heliks yapısındadırlar.

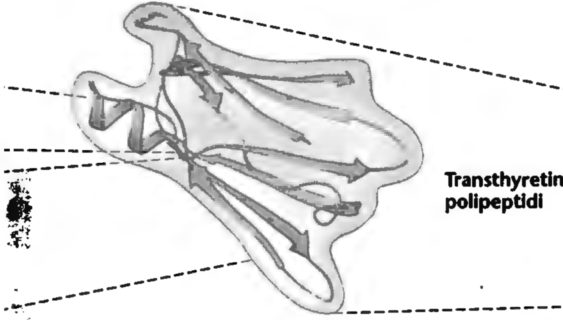
Bir başka ikincil yapı tipi **β-pilili tabaka**dır. Yukarıda görüldüğü gibi, bu yapıda yan yana uzanan iki ya da daha fazla polipeptid zincir kısımları (β iplikler olarak adlandırılır), paralel iki polipeptid omurga kısımları arasında kurulan hidrojen bağları ile bir arada tutulurlar. β pilili tabakalar, transthyretinde olduğu gibi, (bir sonraki sayfadaki üçüncül yapıya bakınız) birçok globüler proteinin merkez kısmını oluşturur ve örümcek ağının ipek proteini de dahil, bazı fibröz proteinlerde baskın olarak bulunur. Çok sayıda hidrojen bağının birlikte etkisi, her örümcek ağı ipliğini aynı ağırlıktaki çelik iplikten daha güçlü yapar.

▼ Örümcekler ağın uzayıp kısalmasına izin veren β pilili tabakalar içeren ve yapısal bir protein olan ipek iplikleri salgılar.



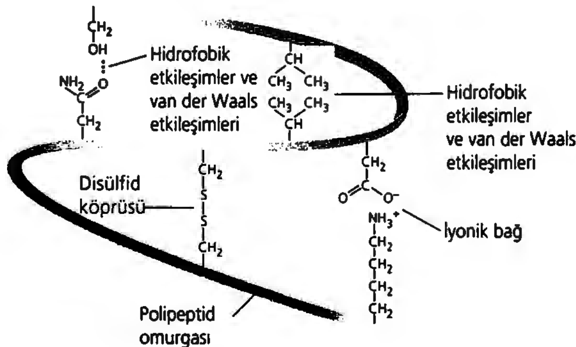
Üçüncül Yapı

Yan zincirler arasındaki etkileşimlerle kararlı kılınan üç-boyutlu biçim



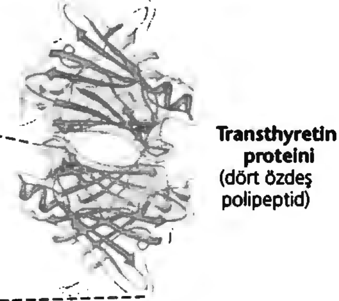
Üst üste çakışmış ikincil yapı motifleri, bir proteinin üçüncül yapısıdır. Yukarıda transthyretin polipeptidinin kurdele modeli görülmektedir. İkincil yapı, omurga bileşenleri arasındaki etkileşimleri içerirken, üçüncül yapı çeşitli amino asit yan zincirleri (R grupları) arasındaki etkileşimlerle ortaya çıkar ve proteinin genel yapısını yansıtır. Üçüncül yapıya katılan etkileşimlerden biri **hidrofobik etkileşim** adını alır. Bir polipeptid, işlevsel biçimini almak üzere katlanırken, hidrofobik (polar-olmayan) yan zincire sahip amino asitler genellikle sudan uzaklaşarak, proteinin merkezinde kümeleşme eğilimindedirler. Dolayısıyla, "hidrofobik etkileşim" aslında polar-olmayan bileşiklerin su moleküllerinden kaçmasından ileri gelir. Polar-olmayan amino asit yan zincirleri birbirine yaklaştığında, van der Waals etkileşimleri onları bir arada tutar. Bu arada, polar yan zincirler arasındaki hidrojen bağları ve pozitif ve negatif yüklü yan zincirler arasındaki iyonik bağlar üçüncül yapının kararlı olmasına yardım eder. Bunların tümü sulu hücre ortamındaki zayıf etkileşimlerdir; ancak bunların kümülatif etkisi bir proteinin özgül biçimini kazanmasına yardımcı olur.

Disülfid köprüleri denilen kovalent bağlar proteinin biçimini daha da güçlendirir. Disülfid köprüleri yan zincirlerinde sülfidril grupları (-SH) (bakınız Şekil 4.9) taşıyan sistein monomerlerinin proteinin katlanmasıyla birbirlerine yaklaşması sonucunda kurulur. Bir sisteinin kükürdü ikinci sisteinin kükürdü ile bağlanır ve disülfid köprüsü (-S-S-) proteinin farklı kısımlarını bir araya getirir (bakınız Şekil 5.18a'daki sarı çizgiler). Bu farklı etkileşimlerin tümü buradaki hipotetik protein parçası üzerinde görüldüğü gibi bir proteinin üçüncül yapısına katkı yapar:



Dördüncül Yapı

İşlevsel bir proteini oluşturmak üzere polipeptidlerin bir araya gelişi

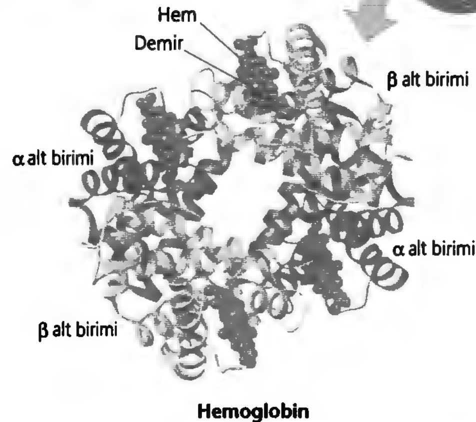


Bazı proteinler işlevsel tek bir makromolekül halinde bir araya gelmiş iki ya da daha fazla polipeptid zincirinden oluşur. **Dödüncül yapı** bu polipeptid alt birimlerin bir araya gelmesiyle oluşan protein yapısıdır. Örneğin, yukarıda dört polipeptid zincirinden oluşan transthyretin proteininin globüler yapısı görülmektedir.

Bir başka örnek aşağıda görülen fibröz bir protein olan ve birbirine sarılmış üç adet özdeş helikal polipeptid zinciri içeren kolojendir. Bu yapı uzun liflere büyük bir güç kazandırır. Bu güç kolojen liflerinin deri, kemik, tendonlar, ligamentler ve diğer vücut kısımlarındaki bağ dokunun askıları gibi iş görmesi için uygundur. (Kolojen insan vücudundaki proteinlerin %40'ını oluşturur.)

Kolojen

Aşağıda görülen ve kırmızı kan hücrelerinin oksijen bağlayan proteini olan hemoglobin, dördüncül yapıya sahip globüler proteinlere bir başka örnek oluşturur. Bu protein dört adet alt birimden oluşur. Bunların ikisi α, diğer ikisi β zincirdir. Hem α hem β alt birimler temel olarak α-helikal ikincil yapıya sahiptir. Her alt birim oksijene bağlanan demir atomuna sahip olan ve hem olarak adlandırılan polipeptid yapıda olmayan bir bileşen içerir.



Hemoglobin

	Birincil yapı	İkincil ve üçüncül yapılar	Dördüncül yapı	İşlev	Alyuvar Hücresi Biçimi
Normal hemoglobin	1 Val 2 His 3 Leu 4 Thr 5 Pro 6 Glu 7 Glu	β alt birimi	Normal hemoglobin α β α β	Moleküller bir araya gelmez; her biri oksijen taşır.	Normal alyuvar hücreleri her biri oksijen taşıyan hemoglobin molekülleri le doludur. 10 µm
Orak-hücre hemoglobini	1 Val 2 His 3 Leu 4 Thr 5 Pro 6 Val 7 Glu	Dış tarafa bakan hidrofobik bölge β alt birimi	Orak-hücre hemoglobini α β α β	Moleküller birbiri ile etkileşir ve lif şeklinde kristalize olur; oksijen taşıma kapasitesi büyük ölçüde azalır.	Anormal hemoglobin lifleri alyuvar hücresini orak şeklini alacak şekilde deforme eder. 10 µm

▲ **Şekil 5.21 Proteindeki tek bir amino asit değişikliği, orak-hücre hastalığına neden olur.**

BAĞLANTI KUR *Valin ve glutamik asit amino asitlerinin (bakınız Şekil 5.16) kimyasal özelliklerini dikkate alarak, valinin glutamik asit yerine geçmesinin proteinin işlevi üzerindeki dramatik etki için muhtemel bir açıklama öneriniz.*

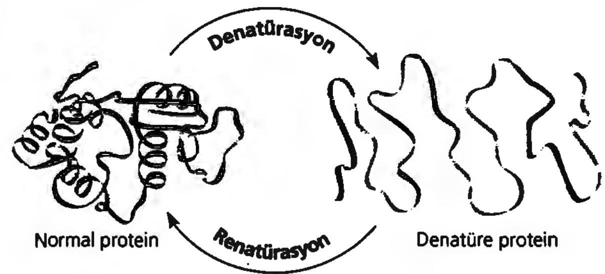
Orak-Hücre Hastalığı: Birincil Yapıdaki Değişiklik

Birincil yapıdaki çok küçük bir değişiklik, proteinin konformasyonunu ve iş görme yeteneğini etkileyebilir. Örneğin, kırmızı kan hücrelerinin oksijen taşıyan proteini olan hemoglobinin normal birincil yapısındaki belirli bir pozisyonda yer alan bir amino asidin (glutamik asit) başka bir amino asitle (valin) yer değiştirmesi, kalıtsal bir kan rahatsızlığı olan **orak-hücre hastalığına** neden olur. Normal kırmızı kan hücreleri disk şeklindedir. Ancak orak-hücre hastalığında, anormal hemoglobin molekülleri kristalleşme eğiliminde olduklarından, hücrelerin bazıları deforme olarak, orak şeklini alır (**Şekil 5.21**). Bu hastalığı taşıyan bazı kişiler köşeli hücrelerin ince kan damarlarını tıkayarak kan akışını engellemesi sonucunda, periyodik olarak "orak-hücre" krizi geçirir. Bu gibi hastalar, protein yapısındaki basit bir değişikliğin proteinin işlevinde yıkıcı bir etki yaratabileceğini gösteren dramatik örneklerdir.

Protein Yapısını Belirleyen Nedir?

Kendine özgü bir biçime sahip olan her proteinin özgül bir işlev kazandığını gördük. Protein yapısını belirleyen temel etmenler nelerdir? Bu sorunun cevabının çoğunu zaten biliyorsunuz: Belirli amino asit dizisine sahip bir polipeptid zinciri, ikincil ve üçüncül yapıdan sorumlu olan etkileşimlerle belirlenen ve devam ettirilen üç-boyutlu biçimini kendiliğinden kazanır. Bu olay, hücre içindeki kalabalık ortamda proteinin sentezi sırasında diğer proteinlerin yardımıyla doğal olarak gerçekleşir. Bununla birlikte, protein yapısı çevresindeki kimyasal ve fiziksel koşullara da bağlıdır. Eğer pH, tuz derişimi, sıcaklık ya da diğer çevre koşulları değişirse, zayıf kimyasal bağlar ve protein içindeki etkileşimler bozulabilir ve protein doğal biçimini kaybederek **denatürasyon** denilen bir değişikliğe uğrar (**Şekil 5.22**). Denatüre protein, biçimini kaybetmiş olduğundan dolayı, biyolojik olarak aktif değildir.

Proteinlerin çoğu sulu ortamdan eter ya da kloroform gibi polar olmayan bir çözücü içine aktarıldığında, polipeptid zinciri, hidrofobik kısımları çözücünün bulunduğu dış tara-



▲ **Şekil 5.22 Protein denatürasyonu ve renatürasyonu.** Yüksek sıcaklıklar ya da çeşitli kimyasal maddelerle işleme sokma, proteinin şeklini ve dolayısıyla işlevini kaybetmesine yol açarak onu denatüre edecektir. Eğer denatüre protein çözünmüş halde kalırsa, çevrenin kimyasal ve fiziksel koşulları tekrar normale döndüğünde genellikle renatüre olur.

fa doğru yönelecek şekilde yeniden katlanır ve denatüre olur. Denatürasyona neden olan diğer ajanlar arasında proteinin biçimini koruyan hidrojen bağlarını, iyonik bağları ve disülfit köprülerini kıran kimyasallar bulunur. Yapıyı kararlı kılan zayıf etkileşimleri kırarak, polipeptid zincirini bozan aşırı sıcaklık da denatürasyona yol açar. Pişirme sırasında yumurta akı opaklaşır; bunun nedeni, denatüre olan proteinlerin çözünmez hale gelerek, katılaşmasıdır. Bu durum aşırı yüksek ateşin, neden öldürücü olabildiğini de açıklar: Yüksek vücut sıcaklıklarında kandaki proteinler denatüre olabilirler.

Test tüpü içindeki çözeltide bulunan bir protein ısı ya da kimyasallarla denatüre edildikten sonra, denatüre edici ajanın ortamdan uzaklaştırılmasıyla, sıklıkla işlevsel biçimine tekrar geri dönebilir. Bu olgudan şu sonucu çıkarabiliriz: Özgül biçimin kurulması için gerekli bilgi, proteinin birincil yapısında mevcuttur. Amino asit dizisi proteinin yapısını belirler -α heliks nerede oluşacak, β-pilili tabakalar nerede ortaya çıkacak, disülfit köprüleri nerede yer alacak, iyonik bağlar nerede kurulacak vs. gibi-. Ancak, hücre içinde protein katlanması nasıl gerçekleşir?

Hücre İçindeki Protein Katlanması

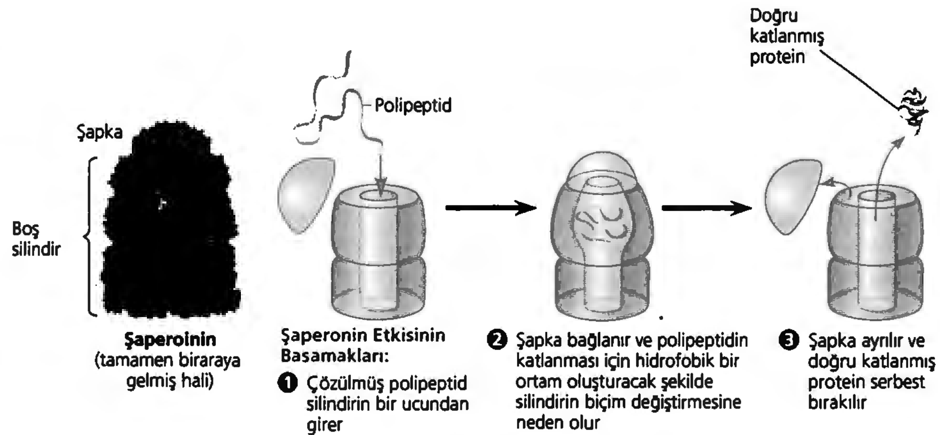
Bugün biyokimyacılar 10 milyondan fazla proteinin amino asit dizisini ve 20.000'den fazla proteinin de üç-boyutlu biçimini biliyorlar. Araştırıcılar protein katlanmasındaki kuralları keşfedebilmek için, birçok proteinin birincil yapısıyla üç boyutlu yapısı arasında korelasyon kurmaya çalışmışlardır. Ancak ne yazık ki, protein-katlanma problemi bu kadar basit değildir. Proteinlerin çoğu kararlı konformasyona giden yolda muhtemelen çeşitli ara basamaklardan geçer ve olgun yapıya bakmak, bu formun kazanılması için gereken ara basamakları açıklamaz. Bununla birlikte biyokimyacılar bir proteinin katlanması sırasındaki ara aşamaları izlemek için yöntemler geliştirmişlerdir.

Katlanma sürecinde kritik olan **şaperoninler** (aynı zamanda şaperon proteinleri olarak adlandırılırlar), diğer proteinlerin doğru katlanmasına yardımcı olurlar (**Şekil 5.23**). Şaperoninler, polipeptidin sonuçta kazanacağı yapıyı belirlemezler. Bunun yerine yeni polipeptid zinciri kendiliğinden katlanırken, onu sitoplazmik ortamdaki "kötü etkilerden" ayrı tutarlar. Şekil 5.23'de görülen şaperonin, *E. coli* bakterisindeki içi boş silindir şeklindeki, dev çoklu-protein kompleksidir. Silindirin içindeki boşluk polipeptidlerin katlanması için koruyucu bir ortam sağlar. Geçen on yılda araştırıcılar şaperoninlerle etkileşen ve doğru katlanmanın gerçekleşip gerçekleşmediğini kontrol eden moleküler sistemleri keşfetmişlerdir. Bu sistemler ya yanlış katlanmış proteinleri yeniden katlamakta ya da parçalanmak üzere onları işaretlemektedir.

Yanlış katlanmış polipeptidler hücre içinde ciddi bir problem yaratır. Alzheimer, Parkinson ve deli dana hastalığı gibi birçok hastalık, yanlış katlanmış proteinlerin birikimiyle ilişkilidir. Gerçekten de Şekil 5.20'de görülen transthyretin proteini, yaşlılığa bağlı bunamanın bir tipininin de aralarında olduğu çeşitli hastalıklarda saptanmıştır.

Bilim insanlarının elinde doğru katlanmış bir protein olsa bile, bunun üç-boyutlu yapısını tam olarak saptamak çok kolay değildir. Bunun nedeni protein molekülünün binlerce atom içermesidir. İlk 3-B yapılar 1959'da hemoglobin ve buna benzer bir protein üzerinde çalışılmıştır. Bu çalışmaları mümkün kılan yöntem **X-ışını kristalografisi** olup, bu yöntem o günden bu yana birçok farklı proteinin 3-B yapısını saptamada kullanılmaktadır. Yakın zamanda Stanford Üniversitesi'nde çalışan Roger Kornberg ve arkadaşları bu yöntemi, gen ifadesinde çok kritik bir rol oynayan RNA polimeraz enziminin yapısını ortaya çıkarmak için kullanmışlardır (**Şekil 5.24**). Protein yapısını analiz eden bir diğer yöntem, nükleer magnetik rezonans (NMR) spektroskopidir. Bu yöntem protein kristalizasyonunu gerektirmez. Çok daha yeni olan bir başka yaklaşım, amino asit dizisinden polipeptidlerin 3-B yapısını tahmin etmede biyoinformatiği kullanır (bakınız Bölüm 1). X-ışını kristalografisi, NMR spektroskopi ve biyoinformatik, proteinlerin yapısını ve işlevini ortaya çıkarmada birbirini tamamlayan yaklaşımlardır.

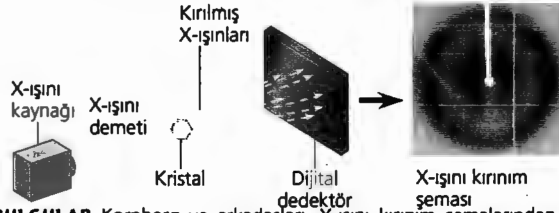
▶ **Şekil 5.23 Şaperonin etkisi.** Bilgisayarla çizilmiş bu şekil (solda) *E.coli* bakterisindeki büyük bir şaperonin protein kompleksini göstermektedir. Şaperoninin iç kısmındaki boşluk, yeni sentezlenmiş polipeptidlerin doğru biçimde katlanmaları için bir korunak oluşturur. Bu kompleks, iki proteinden oluşur: Proteinlerden birisi içi boş silindiri, diğeri ise her iki uca da uyabilen bir şapka oluşturur.



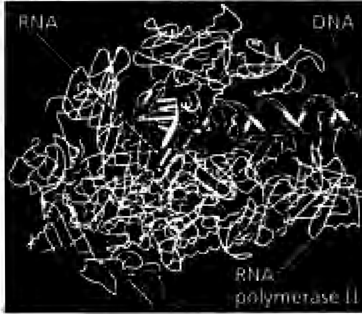
▼ Şekil 5.24 **SORGULAMA**

RNA polimeraz II enziminin 3-B biçimi bize onun işlevi hakkında ne anlatır?

DENEY Roger Kornberg, DNA ikili sarmalına bağlanarak RNA sentezleyen RNA polimeraz II'nin 3-B biçimini saptamak üzere X-ışını kristalografisini kullandığı için 2006'da Nobel Kimya Ödülü'nü kazandı. Kornberg ve arkadaşları üç bileşenden oluşan kompleksin tümünü kristalize ettikten sonra, kristalin içine bir X-ışını demeti gönderdiler. Kristalin atomları X-ışınlarını dijital bir detektör tarafından kaydedilen ve X-ışını kırınım şeması adı verilen noktalar halinde düzenli bir biçimde dağıttı (kırdı).



BULGULAR Kornberg ve arkadaşları, X-ışını kırınım şemalarından ve kimyasal yöntemlerle saptanan amino asit dizisinden elde edilen verileri kullanarak, bilgisayar yazılımı yardımıyla kompleksin 3-B modelini oluşturdular.



SONUÇ Araştırıcılar oluşturdukları modeli analiz ederek RNA polimeraz II'nin farklı bölgelerinin işlevleri hakkında bir hipotez oluşturdular. Örneğin DNA'nın üst kısmındaki bölge, nükleik asitleri yerinde tutan bir kıskaç gibi davranabilirdi. (Bölüm 17'de bu enzim hakkında daha fazla bilgi edineceksiniz.)

KAYNAK A. L. Gnatt et al., Structural basis of transcription: an RNA polymerase II elongation complex at 3.3Å, *Science* 292: 1876-1882 (2001).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer siz makalenin yazarı ve modeli açıklayan kişi olsaydınız, RNA polimeraz II'nin içindeki küçük polipeptid sarmallarını ne tip bir protein yapısı olarak adlandırırdınız?

KAVRAM KONTROLÜ 5.4

1. Denatüre olmuş bir protein, niçin artık normal işlevini yapamaz?
2. İkincil yapıyı bir arada tutan bağlarda polipeptidin hangi kısımları görev alır? Üçüncül yapı için cevabınız nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Valin, lösin ve izolösin amino asitleri açısından zengin bir polipeptid bölgesinin katlanmış polipeptidde nerede yer almasını beklersiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM **5.5**

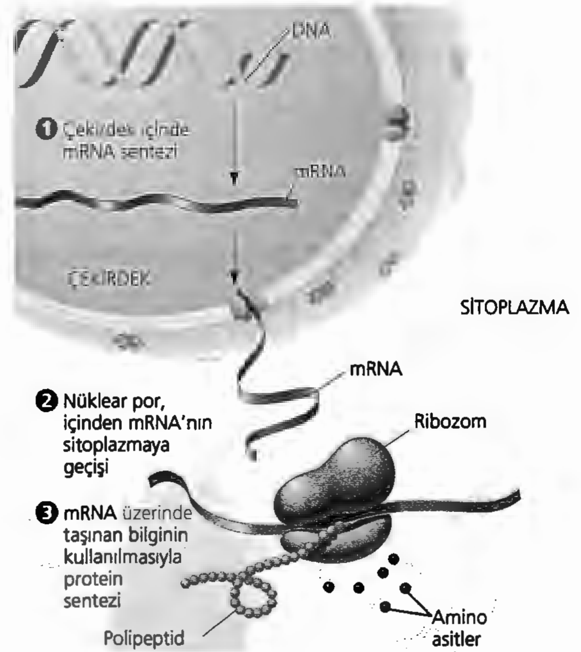
Nükleik asitler kalıtsal bilgiyi depolar, aktarır ve ifade eder

Eğer polipeptidlerin birincil yapısı proteinin biçimini belirliyorsa, birincil yapıyı belirleyen şey nedir? Bir polipeptidin amino asit dizisi **gen** olarak bilinen kalıtsal birim tarafından programlanır. Genler, nükleik asitler olarak bilinen bileşik sınıfına dahil olan DNA'dan ibarettir. Nükleik asitler *nükleotidler* olarak adlandırılan monomerlerin polimerleridir.

Nükleik Asitlerin Rolü

İki tip nükleik asit olan **deoksiribonükleik asit (DNA)** ve **ribonükleik asit (RNA)** canlı organizmaların kompleks bileşenlerini çoğaltarak, bir sonraki kuşağa aktarmalarını sağlar. Bütün moleküller içinde sadece DNA kendi replikasyonunu yönetebilir. DNA aynı zamanda RNA sentezini ve RNA aracılığı ile protein sentezini de yönetir (**Şekil 5.25**).

DNA, organizmaların ebeveynlerinden kalıtımla kazandığı genetik maddedir. Her kromozom genellikle yüzlerce ya da binlerce gen taşıyan uzun bir DNA molekülü içerir. Hücre bölünerek çoğalırken, bunun DNA molekülleri kopyalanır ve bir hücre kuşağından bir sonrakine aktarılır. Hücrenin bütün etkinliklerini programlayan bilgi, DNA yapısında kodlanmıştır. Bununla birlikte DNA, hücre işlevlerinin yeri-



▲ **Şekil 5.25 DNA → RNA → protein.** Ökaryotik hücrelerde çekirdekteki DNA, sitoplazmadaki protein üretimini, elçi RNA (mRNA) sentezini yöneterek programlar. (Hücre çekirdeği diğer elemanlara oranla bu şekilde gösterildiğinden çok daha büyüktür.)

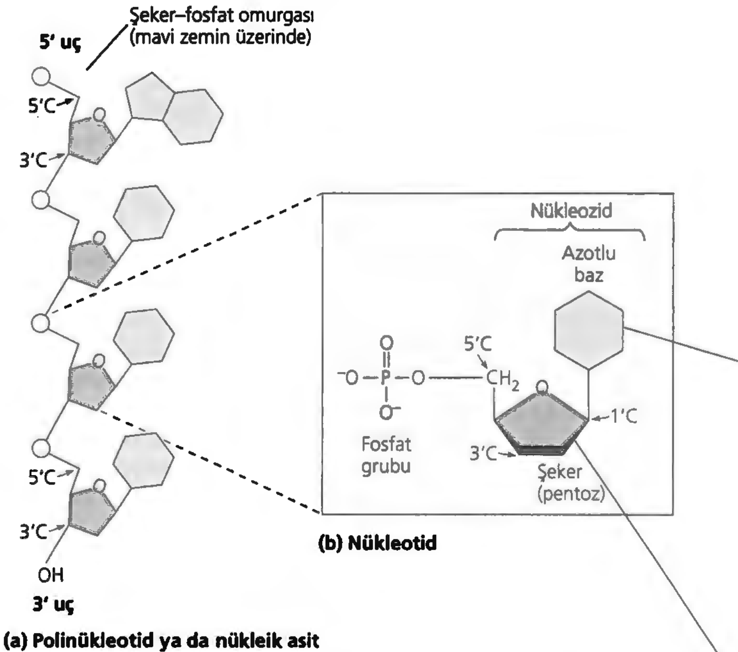
ne getirilmesinde doğrudan doğruya işe karışmaz. Bu özellik bir bilgisayar programının kendi başına bir banka dekontunu yazamaması ya da bir mısır gevreği kutusu üzerindeki barkodu okuyamamasına benzetilebilir. Banka dekontunun yazdırılabilmesi için bir yazıcıya, barkodun okunabilmesi için de bir tarayıcıya gereksinim olduğu gibi, genetik programların uygulanabilmesi için de proteinlere gereksinim vardır. Hücrelerin moleküler teçhizatı —biyolojik işlevlerin araçları—proteinlerdir. Örneğin, kırmızı kan hücrelerinin oksijen taşıyıcısı DNA değil, DNA'nın kodladığı hemoglobin molekülüdür.

Diğer nükleik asit tipi olan RNA, gen ifadesinde, yani genetik bilginin DNA'dan proteinlere doğru akışında nasıl görev alır? DNA molekülü üzerindeki her gen, *elçi RNA* (*mRNA*) denilen özel bir RNA tipinin sentezini yönetir. Bu mRNA molekülü bir proteinin tamamını ya da bir kısmını oluşturmak üzere katlanan polipeptid üretimini yönetmek için hücrenin protein-sentez mekanizması ile etkileşir. Genetik bilgi akışını DNA → RNA → protein şeklinde özetleyebiliriz (bakınız Şekil 5.25). Protein sentezinin gerçekleştiği yer ribozom olarak adlandırılan küçük hücresel yapılardır. Ökaryotik hücrede ribozomlar sitoplazmada, DNA ise çekirdekte yer alır. Elçi RNA, proteinlerin sentezi için gerekli talimatları çekirdekten sitoplazmaya taşır. Prokaryotik hücreler çekirdekten yoksun olmakla birlikte, DNA'dan ribozomlara ve kodlanmış bilgiyi amino asit dizilerine tercüme eden diğer hücre ekipmanlarına göndermek için RNA'yı kullanırlar. Son yıllarda dikkatler hücrelerde başka roller üstlenmiş olan ve daha önce bilinmeyen RNA tipleri üzerine çevrilmiştir. Biyolojide çok sıklıkla gerçekleştiği gibi, tarih yazılmaya devam etmektedir! Bölüm 18'de RNA moleküllerinin yeni keşfedilen işlevlerinden haberdar olacaksınız.

Nükleik Asitlerin Bileşenleri

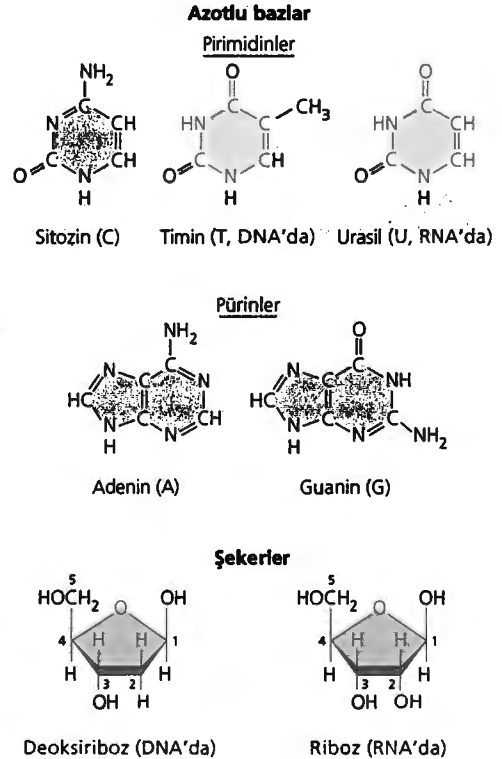
Nükleik asitler, **polinükleotid** denilen polimerler halinde bulunan makromoleküllerdir (**Şekil 5.26a**). Adından da anlaşılacağı gibi her polinükleotid, **nükleotid** denilen monomerlerden oluşmuştur. Genel olarak bir nükleotid üç kısımdan oluşur: azot içeren bir baz, beş-karbonlu bir şeker (pentoz) ve bir ya da daha fazla fosfat grubu (**Şekil 5.26b**). Polinükleotid içindeki her monomer, sadece bir tane fosfat grubuna sahiptir. Fosfat içermeyen nükleotid kısmına *nükleozid* adı verilir.

Öncelikle bir nükleotidi kurmak için gereken azotlu bazları inceleyelim (**Şekil 5.26c**). Her azotlu baz, azot atomları içeren bir ya da iki adet halkaya sahiptir. (Azotlu *baz* teriminin kullanılma nedeni, azot atomunun çözeltiden H^+ alarak



(a) Polinükleotid ya da nükleik asit

(b) Nükleotid



(c) Nükleozid bileşenleri

▲ **Şekil 5.26 Nükleik asitlerin bileşenleri. (a)** Bir polinükleotid, azotlu bazların değişik sırayla bağlandığı bir şeker-fosfat omurgası taşır. **(b)** Bir nükleotid monomeri bir azotlu baz, bir şeker ve bir fosfat grubu içerir. Fosfat grubu içermeyen yapıya nükleozid adı verilir. **(c)** Nükleozid bir azotlu baz (pürin ya da pirimidin) ve beş karbonlu bir şeker (riboz ya da deoksiriboz) içerir.

baz gibi davranma eğiliminde olmasıdır.) İki tane azotlu baz ailesi vardır: pirimidinler ve pürinler. **Pirimidin**, karbon ve azot atomlarından oluşan altı-üyeli bir halkaya sahiptir. Pirimidin ailesinin üyeleri sitozin (C), timin (T) ve urasil (U)'dir. **Pürinler** daha büyüktür ve altı-üyeli bir halka ile beş-üyeli bir başka halkanın kaynaşmasıyla oluşurlar. Adenin (A) ve guanin (G) pürindir. Özgül pirimidin ve pürinler, halkalara bağlı kiyasal gruplar açısından farklılık taşırlar. Adenin, guanin ve sitozin hem DNA'da hem de RNA'da bulunur; timin sadece DNA'da, urasil ise sadece RNA'da yer alır.

Şimdi azotlu baza bir şeker ekleyelim. DNA'daki şeker **deoksiriboz**, RNA'daki şeker ise **riboz**dur (bakınız Şekil 5.26c). Bu iki şeker arasındaki tek fark, deoksiriboz halkasının 2 no'lu karbonunda bir oksijenin eksik olmasıdır; *deoksi*riboz adı buradan kaynaklanır. Şeker karbonlarının rakamlarını, şekerin bağlı olduğu azotlu bazın halka yapısındaki atomlar için kullanılan rakamlardan ayırt etmek için, nükleozid ya da nükleotidin şeker karbonlarından sonra üssü (′) işareti kullanılır. Dolayısıyla, şeker halkasındaki ikinci karbon 2′ ("2 üssü"), halkanın dışına doğru uzanan karbon ise 5′ olarak adlandırılır.

Buraya kadar bir nükleozid (azotlu baz + şeker) oluşturduk. Nükleotid yapısını tamamlamak için şekerin 5′ karbonuna bir fosfat grubu ekleriz (bakınız Şekil 5.26b). Nükleotid yapısı, şekerin 5 no'lu karbonuna bir tane fosfat grubunun eklenmesiyle tamamlanır (Şekil 5.29b). Bu molekül bir nükleozid monofosfat ya da daha doğru deyişle bir nükleotiddir.

Nükleotid Polimerleri

Şimdi bir polinükleotid oluşturmak üzere bu nükleotidlerin birbirine nasıl bağlandığını görebiliriz. Komşu nükleotidler, iki nükleotidin şekerlerini bağlayan bir fosfat grubundan oluşan fosfodiester bağı ile bağlanır. Bu bağlanma, tekrarlanan şeker-fosfat birimlerinden oluşan bir omurga ile sonuçlanır (Şekil 5.26a). (Azotlu bazların şeker-fosfat omurgasına dahil olmadığına dikkat ediniz.) Polimerin iki serbest ucu birbirinden belirgin olarak farklıdır. Bir uçta 5′ karbona bağlı bir fosfat, diğerinde ise 3′ karbona bağlı hidroksil grubu vardır; bu uçlar sırasıyla 5′ ve 3′ olarak ifade edilir. Polinükleotidin, tek yönlü yola benzer şekilde, şeker-fosfat omurgası boyunca 5″den 3″ye doğru yöneldiğini söyleyebiliriz. Bu şeker-fosfat omurgası boyunca azotlu bazların oluşturduğu uzantılar yer alır.

DNA (ya da RNA) polimeri üzerindeki her gene özgü baz dizisi, o hücreye özgün bir bilgi sağlar. Genler yüzlerce, binlerce nükleotid uzunluğunda olabildikleri için, muhtemel baz dizileri sonsuz sayıda olabilir. Hücre için bir gen, dört adet DNA bazının özgül dizisinde kodlanmış bilgi anlamını taşır. Örneğin 5′-AGGTAACTT-3′ dizisi belirli bir anlam taşırken, 5′-CGCTTTAAC-3′ dizisi farklı bir anlam ifade eder. (Hiç kuşkusuz gerçek genler çok daha uzundur.) Bir gendeki bazların doğrusal sırası, proteinin amino asit dizisini —birincil yapısını—; proteinin amino asit dizisi ise, proteinin üç-boyutlu yapısını ve hücredeki işlevini belirler.

DNA ve RNA Moleküllerinin Yapısı

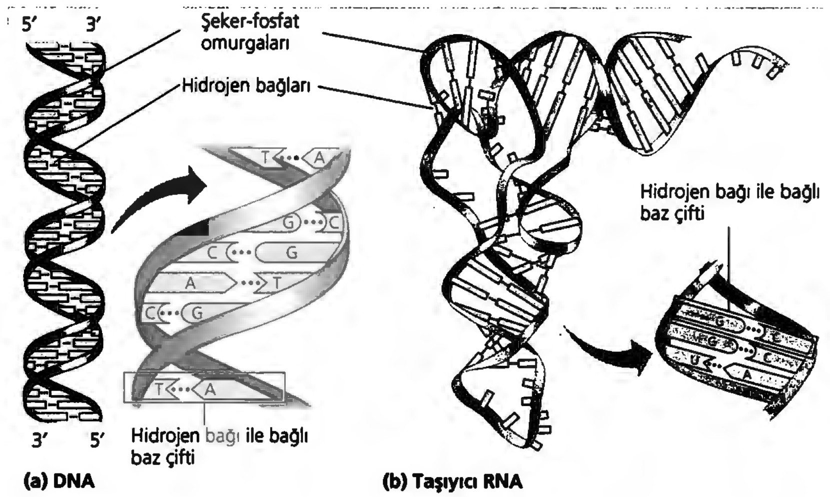
Hücredeki RNA molekülleri, Şekil 5.26a'da görüldüğü gibi, tekli polinükleotid zincirleri halindedir. Buna karşılık, DNA molekülleri, **ikili sarmal** oluşturacak şekilde hayalî bir eksen etrafında sarılmış iki tane polinükleotide ya da "zincire" sahiptirler (**Şekil 5.27a**). Şeker-fosfat omurgaları birbirine zıt 5′ → 3′ yönlerde uzanırlar; bölünmüş otoyola benzeyen bu düzenleniş **antiparalel** olarak ifade edilir. Şeker-fosfat omurgaları, sarmalın dışında yer alırken, azotlu bazlar sarmalın iç kısmında birbirleriyle eşleşirler. İki zincir, eşleşmiş bazlar arasındaki hidrojen bağları (bakınız Şekil 5.27a) ile bir arada tutulur. DNA moleküllerinin çoğu yüzlerce ve hatta milyonlarca baz çifti uzunluğundadır. Uzun bir DNA ikili sarmalı, pek çok gen içerir; bu genlerin her biri molekülün belirli bir kısmını işgal eder.

İkili sarmal içinde sadece belirli bazlar birbirlerine uygunluk taşır. Adenin (A) daima timin (T), guanin (G) ise daima sitozin (C) ile eşleşir. İkili sarmal boyunca zincirlerden birinin baz dizisini okumak istersek, diğer zincirin baz dizisini bilmemiz gerekir. Eğer bir zincir parçasının baz dizisi 5′-AGGTCCG-3′ ise, baz eşleşmesi kurallarına göre, diğer zincirde bu parçanın karşısındaki kısmın baz dizisi 3′-TCCAGGC-5′ olacaktır. İkili sarmalın zincirleri birbirlerine *komplemanter*dir. Bu özellik bölünmeye hazırlanan bir hücrede her DNA molekülünün birbirine özdeş iki kopyasının oluşturulmasını mümkün kılar. Hücre bölündüğünde bu kopyalar yavru hücrelere dağıtılır ve onları atasal hücrenin genetik özdeşi yapar. O halde DNA'nın yapısı, hücre çoğalması sırasında genetik bilginin aktarım işlevinin sorumlusudur.

Komplemanter baz eşleşmesi iki RNA molekülü ve hatta *aynı* RNA molekülü içindeki belirli nükleotid dizileri arasında da yer alabilir. Gerçekten de bir RNA molekülü içindeki baz eşleşmesi, onun işlevi için gerekli olan üç-boyutlu biçimi kazanmasına izin verir. Örneğin polipeptid sentezi sırasında amino asitleri ribozoma getiren ve *taşıyıcı RNA* (*tRNA*) olarak adlandırılan RNA tipini düşünün. Bir tRNA molekülü yaklaşık 80 nükleotid uzunluğundadır. Bunun işlevsel biçimi, molekülün birbirine antiparalel uzanan komplemanter kısımlarındaki nükleotidler arasında kurulan baz eşleşmesi sonucunda ortaya çıkar (**Şekil 5.27b**).

RNA'da adenin (A) urasil (U) ile eşleşir; RNA'da timin (T) bulunmaz. RNA ile DNA arasındaki bir diğer fark, DNA'nın daima ikili sarmal halde bulunması, RNA'nın ise daha değişken biçimli olmasıdır. Bu çeşitliliğin nedeni RNA molekülü içindeki komplemanter baz eşleşmesinin uzunluğu ve yerinin, Bölüm 17'de göreceğiniz gibi, farklı RNA tiplerinde farklı olmasıdır.

▶ **Şekil 5.27 DNA ve tRNA moleküllerinin yapıları. (a)** DNA molekülü genellikle, antiparalel polinükleotid zincirlerinin (burada mavi kurdeleler şeklinde sembolize edilmiştir) şeker-fosfat omurgaları sarmalın dışında yer alan, ikili sarmal şeklindedir. İki zincir hidrojen bağları ile birbirlerine bağlı azotlu baz çiftleri ile birarada tutulur. Burada sembolik şekillerle gösterildiği gibi adenin (A) sadece timin ile, guanin (G) ise sadece sitozin (C) ile eşleşir. Bu şekildeki her DNA zinciri Şekil 5.26a'da şematize edilen polinükleotidin özdeşidir. **(b)** tRNA molekülü RNA'daki antiparalel kısımların komplementer baz eşleşmesi yaptığı kabaca L şeklinde bir yapıdır. RNA'da A ile U eşleşir.



DNA ve Proteinler Evrimin Ölçülmesinde Kullanılabilir

EVRİM Bizler, memelilerdeki kıl ve süt üretimi gibi ortak özelliklerin ortak ataların kanıtı olduğunu düşünmeye alışkınız; çünkü artık biliyoruz ki DNA kalıtsal bilgiyi genler halinde taşır ve görüyoruz ki genler ve onların ürünleri (proteinler), bir organizmanın kalıtsal geçmişini belgeler. DNA moleküllerindeki nükleotidlerin doğrusal dizisi, ebeveynlerden yavrulara geçer ve bu diziler proteinlerin amino asit dizilerini belirler. Kardeşlerin DNA'ları, aynı türe ait ancak akraba olmayan bireylerin DNA'larından daha fazla benzerlik taşır. Eğer canlıların evrimleştiği görüşü doğru ise, "moleküler genealoji" kavramını türler arasındaki akrabalıkları kapsayacak şekilde genişletebiliriz: Fosillere ve anatomik kanıtlara dayanarak yakın akraba oldukları görülen iki türün, DNA ve protein dizilerinin, uzak akraba türlere oranla daha fazla ortak kısım içermelerini bekleriz. Gerçekte varolan durum da budur. Bir örnek olarak, insan hemoglobininin β polipeptid zinciri diğer omurgalılardaki hemoglobin polipeptidi ile karşılaştırılabilir. 146 amino asitlik bu zincir insanlar ve gorillerde sadece bir amino asit açısından farklı iken, insanlarla kurbağalar 67 amino asit açısından farklıdır. Moleküler biyoloji, evrimsel akrabalıkları ölçmede biyologların kullandıkları araçlara bir yenisini daha eklemiştir.

Canlı Kimyasındaki Yeni Ortaya Çıkan Özellikler Teması: *Tekrar*

Canlılığın yapısal düzeylerde hiyerarşik olarak organize olduğunu hatırlayınız (bakınız Şekil 1.4). Bu sıranın bir üstteki her düzeyinde yeni özellikler ortaya çıkar. Bölüm 2-5'de canlı kimyasını inceledik. Aynı zamanda, hiyerarşi sırasının artışına bağlı olarak yeni özelliklerin nasıl ortaya çıktığı hakkında daha bütünleşmiş bir fikir geliştirmeye de başladık.

Suyun davranışının su molekülleri arasındaki etkileşimlerin sonucu olduğunu gördük. Bu etkileşimlerin her biri hidrojen ve oksijen atomlarının düzenlenişleri ile ortaya çıkar. Organik bileşiklerin karmaşıklığını ve çeşitliliğini, karbon iskeletlerine ve bunlara bağlı kimyasal gruplara indirgedik. Makromoleküllerin küçük organik moleküllerden oluştuğunu ve yeni özellikler kazandıklarını gördük. Makromoleküllere ve lipidlere bir giriş yaparak incelememizi tamamlarken, hücre yapısını ve işlevini öğreneceğiniz İkinci Üniteye bir köprü kurduk. Canlılığı daha basit süreçlere indirgeme gerekliliği ile bu süreçleri bir bütün halinde gözden geçirme arasında bir denge sağlamayı sürdüreceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 5.4

1. **ÇİZİN** Şekil 5.26a'ya bakınız. Şeklin en üstündeki üç nükleotidin şeker karbonlarını numaralandırınız, azotlu bazları daire içine alınız, fosfatların üzerine yıldız işareti koyunuz.
2. **ÇİZİN** DNA ikili sarmalındaki zincirlerden biri 5'-TAGGCCT-3' azotlu baz dizisine sahip bir bölge içermektedir. Bu diziye komplementer zinciri yazarak bunun 5' ve 3' uçlarını işaretleyiniz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** (a) 2. Sorudaki DNA ikili sarmalının zincirlerinden birinde aşağıdaki şekilde sonuçlanacak bir değişiklik olduğunu düşünün:
5'-TAAGCCT-3'
3'-ATCCGGA-5'
Bu iki zincirde yanlış eşleşmiş bazları daire içine alarak işaretleyiniz. (b) Eğer değişikliğe uğramış üstteki zincir hücre tarafından komplementer zincir oluşturmak için kullanılırsa, buna uyan zincir nasıl olacaktır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 5.1

Makromoleküller monomerlerden oluşan polimerlerdir (ss. 68-69)

- Karbohidratlar, proteinler ve nükleik asitler **monomer** zincirleri halindeki **polimerlerdir**. Lipidlerin bileşenleri değişkenlik gösterir. Monomerler, su moleküllerinin uzaklaştırıldığı **dehidrasyon tepkimeleri** ile daha büyük moleküller oluştururlar. Bunun ters yönündeki **hidroliz** süreci ile polimerler bileşenlerine ayrılırlar.

? *Karbohidratlar, proteinler ve nükleik asitler arasındaki farklılıkların temeli nedir?*

Büyük Biyolojik Moleküller	Bileşenler	Örnekler	İşlevleri
KAVRAM 5.2 Karbohidratlar yakıt ve yapısal materyal olarak iş görürler (ss. 69-74) ? *Nişasta ve selülozu bileşim, yapı ve işlev açısından karşılaştırınız. Nişasta ve selüloz insan vücudunda ne rol oynarlar?*	CH_2OH, H, O, H, OH, H, HO, OH, H, OH Monosakkarit monomeri	**Monosakkaritler:** glukoz, fruktoz	Yakıt; diğer moleküllere çevrilebilen ya da polimerler içinde biraraya gelebilen karbon kaynakları
		Disakkaritler: laktoz, sükroz	
		Polisakkaritler: • Selüloz (bitkiler) • Nişasta (bitkiler) • Glikojen (hayvanlar) • Kitin (hayvanlar ve funguslar)	• Bitki hücre duvarını güçlendirir • Enerji için glukoz depolar • Enerji için glukoz depolar • Dış iskeletleri ve fungus duvarlarını güçlendirir
KAVRAM 5.3 Lipidler çeşitli hidrofobik molekül gruplarıdır (ss.74-77) ? *Lipidler neden makromolekül ya da polimer olarak düşünülmezler?*	Gliserol 3 üç yağ asidi	**Triaçilgliseroller** katı ya da sıvı yağlar: gliserol + 3 yağ asidi	Önemli enerji kaynağı
	Ⓟ içeren baş 2 yağ asidi	**Fosfolipidler:** fosfat grubu + 2 yağ asidi	Zarların çift tabakalı lipidi Hidrofobik kuyruklar Hidrofilik başlar
	Steroid omurgası	**Steroidler:** kimyasal grupların bağlandığı dört adet kaynaşmış halka	• Hücre zarlarının bileşeni (kolesterol) • Vücut içinde dağılan sinyal molekülleri (hormanlar)
KAVRAM 5.4 Proteinler işlevsel olarak farklı, çeşitli yapıları içerir (ss. 77-86) ? *Proteinler yapısal ve işlevsel olarak en fazla çeşitlilik gösteren biyolojik molekül sınıfıdır. Bu çeşitliliğin temelini açıklayınız.*	R, H, N, C, C, O, H, H, OH Amino asit monomeri (20 çeşit)	• Enzimler • Yapısal proteinler • Depo proteinleri • Taşıyıcı proteinler • Hormonlar • Reseptör proteinler • Motor proteinler • Savunma proteinleri	• Kimyasal tepkimeleri katalizler • Yapısal destek sağlar • Amino asitleri depolar • Bileşikleri taşır • Organizmanın cevaplarını koordine eder • Hücre dışından sinyaller alır. • Hücre hareketinde işlev görür. • Hastalıklara karşı korur
KAVRAM 5.4 Nükleik asitler kalıtsal bilgiyi depolar, aktarır ve ifade eder (ss. 86-89) ? *Nükleik asitlerin işlevlerinde komplemanter baz eşleşmesi nasıl bir rol oynar?*	Azotlu baz Fosfat grubu Ⓟ—CH_2 O Şeker Nükleotid monomeri	**DNA:** • Şeker = deoksiriboz • Azotlu bazlar = C, G, A, T • Genellikle çift zincirli	Kalıtsal bilgiyi depolar
		RNA: • Şeker = riboz • Azotlu bazlar = C, G, A, U • Genellikle tek zincirli	Gen ifadesi sırasında DNA'dan ribozomlara bilgi taşıma dahil çeşitli işlevler

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

SEVİYE 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Aşağıdaki terimlerden hangisi bütün şıklarda verilen maddeleri kapsar?
   a. monosakkarit
   b. disakkarit
   c. nişasta
   d. karbohidrat
   e. polisakkarit

2. Amilaz enzimi, eğer monomerler α formunda ise glukoz monomerleri arasındaki glikozidik bağları kırabilir. Amilaz aşağıdakilerden hangisini parçalayabilir?
   a. glikojen, nişasta ve amilopektin
   b. glikojen ve selüloz
   c. selüloz ve kitin
   d. nişasta ve kitin
   e. nişasta, amilopektin ve selüloz

3. *Doymamış* yağlarla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   a. Hayvanlarda bitkilerden daha yaygındırlar.
   b. Bunların yağ asitlerindeki karbon zincirleri çift bağlar içerir.
   c. Oda sıcaklığında genellikle katılaşırlar.
   d. Aynı sayıda karbon atomuna sahip doymuş yağlardan daha fazla hidrojen içerirler.
   e. Her yağ molekülü başına, daha az sayıda yağ asidi içerirler.

4. Hidrojen bağlarının kırılmasından en az etkilenen protein yapısal düzeyi hangisidir?
   a. birincil yapı
   b. ikincil yapı
   c. üçüncül yapı
   d. dördüncül yapı
   e. Bütün yapısal düzeyler eşit ölçüde etkilenir.

5. DNA'yı parçalayan enzimler nükleotidleri birbirine bağlayan kovalent bağların hidrolizini katalizler. Bu enzimlerle muamele edilen DNA'ya ne olur?
   a. İkili sarmalın zincirleri birbirinden ayrılır.
   b. Polinükleotid omurganın fosfodiester bağları kırılır.
   c. Pürinler deoksiriboz şekerlerden ayrılır.
   d. Pirimidinler deoksiriboz şekerlerden ayrılır.
   e. Tüm bazlar deoksiriboz şekerlerden ayrılır.

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

6. Glukozun molekül formülü $C_6H_{12}O_6$'dır. On tane glukoz biriminin dehidrasyon tepkimeleri ile birleşerek oluşturduğu polimerin molekül formülü ne olacaktır?
   a. $C_{60}H_{120}O_{60}$
   b. $C_6H_{12}O_6$
   c. $C_{60}H_{102}O_{51}$
   d. $C_{60}H_{100}O_{50}$
   e. $C_{60}H_{111}O_{51}$

7. Aşağıdaki baz çifti dizilerinden hangisi normal DNA ikili sarmalı oluşturabilir?
   a. 5'-pürin-pirimidin-pürin-pirimidin-3' ile 3'-pürin-pirimidin-pürin-pirimidin-5'
   b. 5'-AGCT-3' ile 5'-TCGA-3'
   c. 5'-GCGC-3' ile 5'-TATA-3'
   d. 5'-ATGC-3' ile 5'-GCAT-3'
   e. Bu çiftlerin hepsi doğrudur.

8. Aşağıdaki terimleri organize eden bir tablo hazırlayarak, kolonları ve sıraları belirtiniz.

fosfodiester bağları	polipeptidler	monosakkaritler
peptid bağları	triaçilgliseroller	nükleotidler
glikozidik bağlar	polinükleotidler	amino asitler
ester bağları	polisakkaritler	yağ asitleri

9. **ÇİZİN** Şekil 5.26a'daki polinükleotidi defterinize kopyalayın ve 5' uçtan başlayarak G, T, C ve T bazlarını işaretleyin. Bunun bir DNA polinükleotidi olduğunu varsayarak, fosfatlar (daire), şekerler (beşgen) ve bazlar için aynı sembolleri kullanın ve buna komplementer olan zinciri çizin. Bazları işaretleyin. Her zincirin 5' →3' yönünü gösteren okları çizin. İkinci zincirin birincinin antiparalel olduğundan emin olmak için okları kullanın. *İpucu:* İlk zinciri dikey pozisyonda çizdikten sonra, kâğıdı başaşağı çevirin; ikinci zinciri 5' → 3' yönünde alttan üste doğru çizmek daha kolay olacaktır.

SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Proteinlerin amino asit dizilerinin karşılaştırılması, birbirleriyle akraba olan organizmaların evrimsel olarak nasıl farklılaştıklarına ışık tutar. Yeryüzünde yaşayan iki türü karşılaştırıyor olsanız, tüm proteinlerin aynı ölçüde farklılaşma göstermesini bekler misiniz? Cevabınız evet ya da hayır ise, nedenini açıklayınız.

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Bir araştırma asistanı olarak DNA'ya bağlanan proteinler üzerinde çalıştığınızı düşünün. Belirli bir türün genomu tarafından kodlanan tüm proteinlerin amino asit dizileri verilmiş ve DNA'ya bağlanmaya aday proteinleri bulmanız istenmiş olsun. Bu proteinlerde ne tip amino asitleri görmeyi beklersiniz? Neden?

12. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

Bazı amatör ve profesyonel atletler, vücut kitlelerini artırmak ve güç kazanmak için anabolik steroidler kullanırlar. Bu uygulamanın sağlık açısından riskler taşıdığı birçok çalışmayla gösterilmiştir. Sağlık üzerindeki etkilerini bir tarafa bırakarak, atletik performansı artırmak için bazı kimyasalların kullanılmasını nasıl değerlendiriyorsunuz? Anabolik steroid alan bir atlet, hile mi yapmaktadır, yoksa onun bu gibi kimyasalları kullanması, yarışmaya hazırlanmasının bir parçası mıdır? Açıklayınız.

13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yapı ve İşlev Hücrede farklı işlevlere sahip olan proteinlerin tümü aynı alt birimlerin –amino asitler- polimerleridir. Amino asitlerin yapısının belirli bir polimer tipinin birçok işlev yapmasına nasıl izin verdiğini tartışan kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Cevaplar için Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Karbohidrat Tipleri • Amino Asitlerdeki Fonksiyonel Gruplar • Proteinlerdeki Yapısal Düzeyler • Nükleik Asitlerin Yapıtaşları • İkili Sarmal

Aktiviteler Kondensasyon ve Hidroliz Tepkimeleri • Polimerlerin Yapılması ve Yıkılması • Karbohidrat Yapısı ve İşlevi • Karbohidratlar • Lipidler • Proteinlerin İşlevleri • Protein Yapısı • Nükleik Asit Yapısı • RNA ve DNA'nın Yapısı

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik testler • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

ÜNİTE

Hücre

Bonnie L. Bassler

ile söyleşi



Bonnie Bassler bakterilerin gizemli yaşamlarını inceleyen bir biyolog olduğu için hayatından çok memnundur. Yirmi yıldan fazla süreden beri Bonnie ve onun laboratuvar ekibi (onun deyişiyle "çete"), quorum sensing denilen süreçte bakteri hücrelerinin birbirleriyle haberleşmek için kimyasalları nasıl kullandıkları hakkında önemli buluşlar yaptı. Dr. Bassler, Davis'teki California Üniversitesi'nden Biyokimya dalında B.S, Johns Hopkins Üniversitesi'nden yine Biyokimya dalında Ph.D dereceleri aldı. Kazandığı birçok ödül ve onur üyeliği arasında MacArthur Fonu Bursu ve Ulusal Bilimler Akademisi üyeliği vardır. Dünya'daki en büyük özelleşmiş yaşam bilimleri organizasyonu olan Amerikan Mikrobiyoloji Derneği'nin 2010-2011 dönemi başkanıdır. 1994'den beri Princeton Üniversitesi'nde olup, halen Moleküler Biyoloji'de Squibb Profesörü ve Howard Hughes Tıp Enstitüsü araştırıcısıdır.

Bilimsel çalışmalara nasıl başladınız?

Her zaman doğaya ve hayvanlara, bilmecelere ve gizemli kitaplara ilgi duydum- gerçekten de bir şeyleri çözümlemeyi severim. UC Davis'te lisans öğencisi iken, bir yandan biyokimya ve genetik dersleri alırken, bir yandan da bakteriyel bir proje kapsamında bir laboratuvarda çalıştım. Daha sonra Johns Hopkins'te lisansüstü öğrencisi olarak deniz bakterileri ile çalışırken, biyokimya konusunda çok şey öğrendim. *Vibrio* cinsindeki bakterilerde kemotaksis, yani hücrelerin çevredeki besine doğru ya da zararlı kimyasallardan uzaklaşacak şekilde hareket etmeleri üzerinde çalışıyordum.

Hücre biyolojisindeki araştırmalar için bakterileri kullanmanın avantajları nelerdir?

Son 100 yıldır bakteriler kolay erişilebilir olmaları nedeniyle moleküler biyolojinin temeli olagelmiştir. Hızlı ürerler, özdeş hücrelerden ibaret koloniler oluştururlar ve biyokimyasal ve genetik analizler için çok uygundurlar. Moleküler biyoloji -genler, proteinler ve diğer biyomoleküller- konusunda başlangıçta öğrendiklerimizin çoğu bakteriler üzerinde yapılan çalışmalardan sağlandı. Bakterilerde cereyan eden en temel ve eski yaşamsal süreçler, evrimsel tarih nedeniyle insanlarda ve diğer yüksek organizmalarda da gerçekleşir. İnsanlar daha fazla proteine sahiptir, daha sofistike ve karmaşıktır. Ancak eğer bir sürecin temel bileşenlerini anlamak istiyorsanız, bunu yapabilmek için genellikle bakterileri kullanırsınız. Bunun yanı sıra bakterilerle çalışmak benim kişiliğime daha uygun. Deneyden bir sonraki gün 10 milyar bakteri soyu elde etmeyi, az sayıda yavru fare elde etmek için haftalar ya da aylarca beklemeye tercih ederim. Her sabah inkübatörde benim için bekleyen bir sürpriz vardır!

Quorum sensing nedir ve bu konudan ilk olarak nasıl haberdar oldunuz?

Doktora çalışmamı tamamladığım sırada San Diego'daki Agouron Enstitüsü'nde bilim insanı olan Mike Silverman'den bakterilerin birbirleri ile nasıl "konuştukları", kaç tane olduklarını nasıl "saydıkları" ve davranışlarını nasıl koordine ettikleri konusunda bir konuşma dinledim. Mike çeşitli deniz hayvanları içinde simbiyotik olarak yaşayan ve ışık-oluşturan (biyolüminesan) bir deniz bakterisi olan *Vibrio fischeri* ile çalışıyordu. Hayvan kendi vücudu içinde kapalı bir ortamda yaşayan bakteriler için besin sağlar. Buna karşılık bakteriler de -predatörleri kaçıracak veya avını ya da eşini cezbedecek- ışık oluşturarak hayvana yarar sağlar. Ancak eğer sadece az sayıda bakteri mevcutsa, ışık oluşturmazlar -ışık oluşturmak enerji israfı olur; çünkü bu ışık görünecek miktarda olmaz. "Quorum" sözcüğü bir şey yapmak için gereken sayı anlamına gelir; bakteriler quorum olup olmadığını algılayabilir ve buna uygun davranırlar.

Quorum sensing'in işleyişi bakterilerin çevreye belirli sinyal kimyasalları salmasıyla gerçekleşir. Bakteri hücrelerinin sayısı arttıkça, salınan moleküller bakterilerin yüzeyindeki ya da içindeki reseptör proteinlere bağlanacak bir konsantrasyona ulaşır. Sinyal molekülü ile reseptör birbirine, kilit içindeki anahtar örneğine benzer bir uygunluktadır. Yüzey reseptörlerine gelince, her reseptör molekülünün bir kısmı hücrenin dışında, bir kısmı ise içinde yer alır. Sinyal getiren kimyasal, reseptörün dış kısmına bağlanır, proteini "gıdıklar" ve böylece hücre içinde bir şeyin gerçekleşmesine yol açar. Örneğin *Vibrio fischeri*'de sinyal moleküllerinin bağlanması, ışık oluşturan enzimleri kodlayan genleri aktive eder. Mike, *Vibrio fischeri* hücrelerinin senkronize biçimde ışık oluşturma mekanizması üzerinde çalışmıştı.

Artık daha önceleri olduğu gibi, bakterilerin birbirlerini reddettiklerini ve işlerini münferit hücreler olarak yaptıklarını düşünmüyoruz. Bunu anlamış olmak önemlidir. Tamamen büyülenmiştim. "O ya deli ya da dâhi- ama ben mutlaka bu konuda çalışmalıyım." diye düşündüm. Konuşmasından sonra podyuma gittim ve beni doktora-sonrası çalışmasına alması için ona yalvardım. O bir genetikçi, ben ise bir biyokimyacı olduğum halde sonunda "evet" dedi! Bana bir şans tanıdı.

Genetik yaklaşım ile biyokimyasal yaklaşım arasında nasıl bir fark vardır?

Genetikçiler çok sayıda mutant organizma yaratır, daha sonra ilgilendikleri genlerde mutasyon taşıyanları bulmak için akıllı stratejiler düşünürler. Biyolüminesan bakterilerdeki quorum sensing durumunda karanlık olan hücreleri ararsınız. Quorum sensing ile ilgili genleri mutasyona uğratmışsanız, bakterilerin ışık oluşturmamasını beklersiniz; çünkü ışık yayma olgusu birbirleri ile haberleşen hücrelere bağlıdır. Doğal olarak ışık-yayan normal bakterilerde işlevsel olduğu halde mutantlarda olmayan bileşenleri tanımlamayı ümit edersiniz. Öte yandan biyokimyacılar, doğrudan doğruya molekülleri izole edip, bunların özelliklerini çalışarak işe başlarlar. Genetik ve biyokimya birbirini tamamlayan yaklaşımlardır. Her ikisini de bildiğim için mutluyum; çünkü bu ikisinin kombinasyonu, tek tek olmalarından daha etkili bir yaklaşımdır.

Doktora-sonrası araştırmacı olarak quorum sensing hakkında ne öğrendiniz?

Mike'ın laboratuvarında *Vibrio harveyi* adı verilen bir başka biyolüminesan *Vibrio* türü ile çalıştım. Bu bakteriler okyanusta serbest olarak yaşadıkları için, bunların quorum sensing yapan moleküler devrelerinin *Vibrio fischeri*'den daha karmaşık olacağını düşündük. *Vibrio harveyi*'de quorum sensing için bulduğum şey paralel iki sistem oldu. Bunlardan biri aynı türe ait hücreleri algılıyor, diğeri ise farklı türün bakterilerini sayıyordu. On yıl gibi kısa bir sü-

rede bu ikinci sistemin *birçok* bakteride bulunduğu ve ikinci sinyal molekülünün evrensel olduğu ortaya çıktı. Açıkçası bakteriler bu iki sinyalin oranlarını ölçebiliyor ve "Biz kaç taneyiz, diğerleri kaç tane?" diyorlar. Daha sonra kimin çoğunlukta olduğuna bağlı olarak farklı şeyler yapıyorlar. Ve bu durum sadece biyolüminesans ile sınırlı değil. Dişlerinizin üzerinde organize bir ince tabaka (biyofilm) oluşturmak ya da virulan bir enfeksiyonu koordine etmek gibi diğer bakteriyel davranışlar da quorum sensing ile kontrol edilmektedir.

Bize biyofilmler hakkında biraz daha bilgi verir misiniz?
Önceleri birçok bakterinin sıvı bir ortam içinde asılı tek tek hücreler halinde yaşadıklarını düşünüyorduk. Ancak şimdi doğada biyofilmler içindeki yüzeylere tutunmuş olarak yaşadıklarını ve biyofilm yüzeyi üzerinde koruyucu kaygan bir tabaka oluşturan karbohidrat ve diğer moleküller salgıladıklarını biliyoruz. Çoğumuz her sabah dişlerimizi kaplayan bir biyofilm gözlemleriz. İnanın ya da inanmayın, bu biyofilm içinde yaşamaya çalışan, bizden besin sağlayan yaklaşık 600 bakteri türü vardır. Bunun yan etkisi ise, diş çürükleridir. Akciğer enfeksiyonu geçiren ya da enfeksiyon taşıyan kalp kapakçığı ya da inplant takılmış bir kişide akciğerlerde ya da takılan aygıtta biyofilm halinde bakteriler üremektedir. Dolayısıyla bu enfeksiyonları tedavi etmenin neden bu kadar zor olduğunu artık biliyoruz: Bunun nedeni, biyofilm üzerinde yer alan ve antibiyotiklerin içine giremediği koruyucu bir kalkan sağlayan cıvıksı tabakadır.

Siz ve laboratuvar ekibiniz şimdi hangi soruları soruyorsunuz?
Benim grubum, dışarıdaki bir bilginin organizmanın içine nasıl girdiği ve organizmanın doğru şeyi doğru zamanda nasıl yaptığı ile ilgileniyor. Basit oldukları için bakteriler ile çalışıyoruz, ancak daha yüksek organizmalarla çalışan insanlar için çeşitli yaklaşımlar sağladığımızı ümit ediyoruz. Kolektif davranışların yeryüzünde ilk kez nasıl evrimleştiğini merak ediyoruz. Çok-hücrelilik nasıl ortaya çıktı? İlk organizmaların bakteriler olduğunu biliyoruz, ama onlar nasıl birlikte bir şeyler yapmaya başladılar? Nasıl oluyor da vücudunuzdaki hücre grupları karaciğer ya da kalp gibi davranabiliyorlar? Ağlardaki bilgi akışının nasıl olup da çok-hücreliliği mümkün kıldığı ile yakından ilgileniyoruz.

Yaptığınız temel araştırmanın uygulamaları var mı?
Temel sorular sorduğunuzda, bundan hiç düşünmediğiniz sürprizler ve şeyler çıkacağını ümit edersiniz. Şimdi artık biliyoruz ki bakteriler birbirleri ile konuşur ve grup aktiviteleri gerçekleştirir. Sorulacak soru, bu konuşmaları tedavi amacıyla kullanıp kullanamayacağımız. Bakterileri "konuşmaktan" ya da "duymaktan" menedecek moleküller yapabilir miyiz? Belki bunlar yeni antibiyotikler olabilir. Biyofilmler tıbbi açıdan ve diş sağlığı açısından korkunç bir problem ve şimdi bunların oluşumuna yol açan moleküler temeli öğrenmeye başlıyoruz, belki bunların oluşumunu nasıl önleyeceğimizi de öğreneceğiz.

Bakteriler, neden oldukları olumsuz şeyler nedeniyle kötü bir üne sahip oldular. Diğer taraftan bakteriler bizi hayatta tutan mucizevî şeyler de yapar ve hayatımızın her anında bizim için çalışırlar. Görünmeyen bir vücut zırhı gibi davranan bir bakteriyel film ile kaplısınız -bu iyi bakteriler derinizin üzerindeki her yeri kaplar ve istilacı bakterilerin saldırısını önler. Sindirim kanalınız boyunca muazzam bir bakteri kütlesi mevcut ve bunlar sizin için vitaminler üretiyor ve besinlerinizi sindiriyor. Dolayısıyla, bütün biyofilmler kötü değil -ve iyi biyofilmler için quorum sensingi daha iyi hale getirecek bir molekül bulabiliriz miyiz? Bu bir antibiyotik değil, bir probiyotik olacaktır.

Bu alanın nereye doğru gittiğini düşünüyorsunuz?
Sanırım dikkatimizi farklı kingdomlara ve farklı domeynlere ait organizmalar arasındaki haberleşme ihtimali üzerine çevireceğiz. Bakteriler 4 milyar yıldan beri varlıklarını sürdürüyor ve muhtemelen yüz milyonlarca yıldan beri çok-hücreli ökaryotik konakçılarla birlikte yaşıyorlar. Dolayısıyla, bu konakçılar neden onları dinleyecek, yani bir grup patojenik bakteri ile söyleşiyi sürdürecek stratejiler evrimleştirmemiş olsunlar? Bağışıklık sistemimiz bakteriyel sinyal moleküllerini "duyar mı?" Konakçılar patojenik bakteriler arasındaki quorum sensingi aktif olarak engeller mi? Onlarla aynı dili konuşur ve iyi bakterilere yardım ederler mi? Sanırım bu, bir monologdan ziyade bir diyalog olma yolundadır.

Bir bilim insanı olarak yaşamınızda sizi en çok eğlendiren şey nedir?
Üzerinde çalıştığım şeyi seviyorum. Doktora-sonrası araştırmacı olarak bilimin içinde yaşamanın ne kadar eğlenceli olduğunu fark ettim -bu, benim diğer bilim insanları ile yarış içinde olmamla ya da bir şeyi kimin daha önce keşfedeceği ile ilgili bir durum değil. Bu, benim bakterilerle karşı karşıya olmam ve bundan sonraki yaşamlarımızda sırlarını saklı tutmaya çalışan bakterilerle, onları keşfetmeye çalışan benim başabaş bir yarışma içinde olmamız. Bunun yanı sıra, grupların bir arada çalışabilmesi beni büyülüyor. Harika bir öğrenci grubu ile çalışıyorum ve her şeyimizi paylaşıyoruz –herkes herkese her şeyini veriyor ve sonunda hepimiz her şeyin daha fazlasını kazanıyoruz. İşte bu quorum sensing! Moleküler ve moleküler olmayan yaşamımın ikisi de, grubumun tek başlarına iken yapabileceklerinden daha fazlasını grup olarak yapabilmelerini sağlamakla ilgili. Bu paralelliği çok seviyorum! Öğrenci çetem bana verilerini gösterir, benim görevim de bilimi keşfetme ve kariyerlerinde ilerleme konusunda onlara yardımcı olmak. Çok şanslıyım -24 ele ve 12 beyne sahip olmak, iki ele ve bir beyne sahip olmaktan çok daha iyi. Bilim sürekli değişiyor, genç ve yorulmayan bu insanlarla birlikte çabalamak, sonunda ödülü olan müthiş bir mücadele.

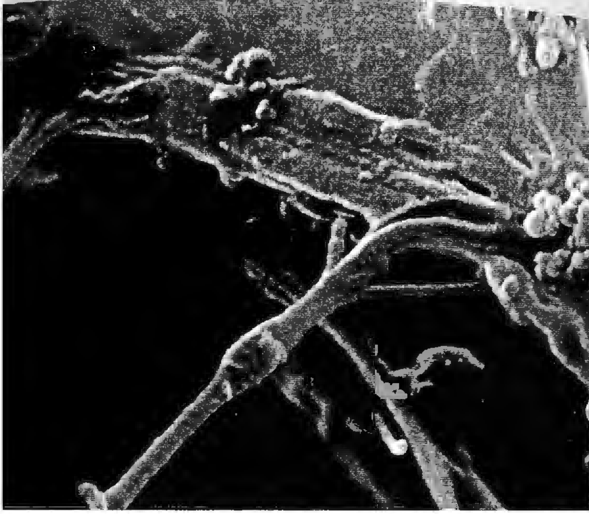
Biyolojide kariyer yapmayı düşünen bir lisans öğrencisine ne tavsiye edersiniz?
Bilimin içinde olmayı düşünen lisans öğrencileri için benim tavsiyem, tutku duydukları bir şey üzerinde çalışmalarıdır. Bir bilim insanının sadece masa başında bir şeyler yapabileceği düşüncesi ile kendilerini kısıtlamamaları. Bir biyolog için çok fazla potansiyel kariyer var. Capitol Hill'de bilimsel danışman ya da politika belirleyici olarak çalışabilirsiniz. Avukat olabilirsiniz. Toplumun bilimi anlamasına yardımcı olan bir yazar olabilirsiniz. Anaokulu düzeyinde bilim eğitimi yapabilirsiniz. Kişisel özelliklerinizi ve bir bilim insanı olarak gerçekten ne yapmaktan hoşlanacağınızı belirleyin; daha sonra bunu kendiniz için bir yaşam alanı haline getirin ve bilimi mesleğinizin içine dahil edin. Biyologlar için sınır gökyüzüdür; çünkü biyoloji 21. yüzyılın bilimidir ve hayatımızın her alanında yer alır.

"Biyologlar için sınır gökyüzüdür; çünkü biyoloji 21. yüzyılın bilimidir ve hayatımızın her alanındeyer alır."



Bonnie Bassler (solda), Lisa Urry (ortada) ve Jane Reece

Hücre İçerisinde Yolculuk



▲ **Şekil 6.1 Beyin hücreleriniz biyoloji öğrenmenize nasıl yardımcı olur?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

6.1 Biyologlar hücreleri incelemek için mikroskopları ve biyokimya araçlarını kullanırlar

6.2 Ökaryotik hücreler, işlevlerini kompartmanlara ayıracak hücre-içi zarlara sahiptir

6.3 Ökaryotik hücrenin genetik talimatları çekirdekte yer alır ve ribozomlar tarafından uygulanır

6.4 İç-zar sistemi, protein trafiğini düzenler ve hücre içindeki metabolik işlevleri yerine getirir

6.5 Mitokondriler ve kloroplastlar enerjiyi bir formdan diğerine değiştirirler

6.6 Hücre iskeleti, hücre içindeki yapıları ve aktiviteleri organize eden ipliksi ağlardan oluşur

6.7 Hücre-dışı elemanlar ve hücreler arasındaki bağlantılar, hücresel aktivitelerin eşgüdümlü hale getirilmesine yardım ederler

GENEL BAKIŞ

Canlının Temel Birimleri

Biyolojinin kapsamı söz konusu olduğunda, bazen bu dersin içeriğindeki tüm bilgileri nasıl öğreneceğinizi merak edebilirsiniz! Cevap hücrelerde saklıdır. Kimyanın temelini atomların oluşturması gibi, biyolojideki canlı sistemlerin temelini de hücreler oluşturur. Siz bu cümleyi okurken, kas hücrelerinin kasılması gözlerinizi hareket ettirir. Sayfadaki kelimeler sinir hücrelerinin beyne taşıdığı sinyallere tercüme edilir. **Şekil 6.1**, beyindeki bir sinir hücresini (mor) diğer sinir hücresi (turuncu) ile temas ettiren uzantıları göstermektedir. Çalışırken amacınız, anıları güçlendiren ve öğrenmenin gerçekleşmesine izin veren, bunlara benzer bağlantılar kurmak olacaktır.

Tüm organizmalar hücrelerden oluşur. Biyolojik organizasyon hiyerarşisinde hücre, canlı olabilen en küçük madde topluluğudur. Gerçekten de mevcut canlıların birçoğu tek hücreli organizmalar halindedir. Bitki ve hayvanların dahil olduğu daha kompleks organizmalar çok hücrelidir; bunların vücutları uzun süre tek başına hayatta kalamayan çok çeşitli özelleşmiş hücreler topluluğundan oluşur. Hücreler, dokular ve organlar halinde daha üst organizasyon düzeylerinde bir araya gelmiş olsalar da, hücre organizmanın yapısal ve işlevsel olarak temel birimi olarak kalır.

Bütün hücreler daha önceki hücrelerden türemiş olmaları açısından birbirleri ile akrabadır. Bununla birlikte hücreler, Dünya üzerindeki uzun evrimsel süreç sırasında çok farklı şekillerde değişikliğe uğramışlardır. Ancak, birbirlerinden büyük ölçüde farklı olsalar da, ortak özellikleri paylaşırlar. Bu bölümde öncelikle hücreleri anlamamıza izin veren araçları ve teknikleri inceleyecek, daha sonra da hücre içinde bir yolculuğa çıkacak ve onun elemanları ile tanışacağız.

KAVRAM **6.1**

Biyologlar hücreleri incelemek için mikroskopları ve biyokimya araçlarını kullanırlar

Biyologlar, çıplak gözle görülemeyecek kadar küçük olan hücrelerin içinde olanları nasıl araştırırlar? Hücredeki yolculuğa başlamadan önce, hücrelerin nasıl incelendiğini öğrenmek yararlı olacaktır.

Mikroskobi

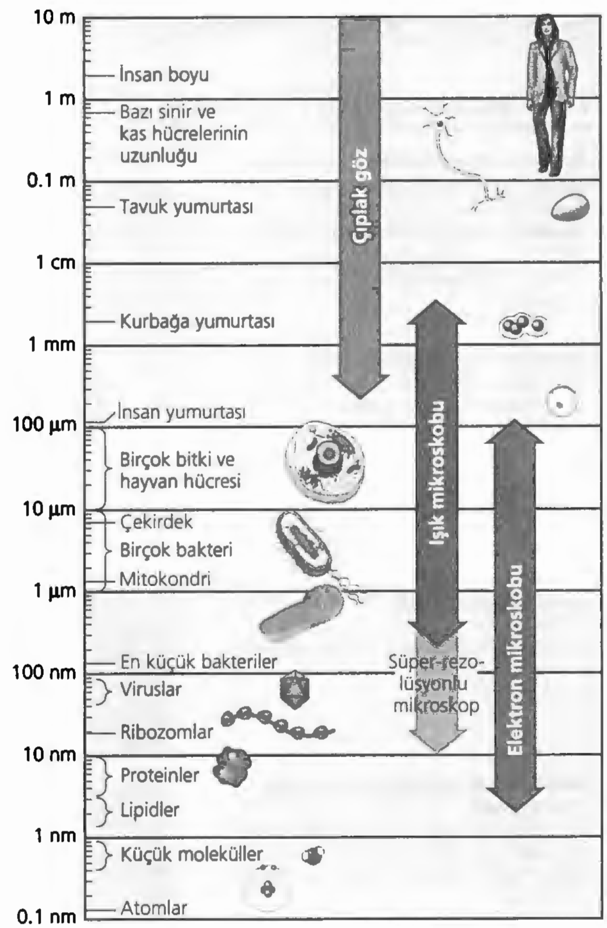
İnsanın duyularını genişleten aygıtların geliştirilmesi, bilimin ilerlemesi ile el ele gitmiştir. Hücrelerin keşfi ve üzerlerinde ilk incelemelerin yapılması, 1590'da mikroskopların keşfi ve 1600'larda daha da geliştirilmesi ile mümkün olmuştur. Hücre duvarları, ilk kez 1665'de meşe ağacının kabuğundaki ölü hücreleri mikroskopla inceleyen Robert Hooke tarafından gözlenmiştir. Ancak canlı hücrelerin gözlenmesi, Antoni van Leeuwenhoek'un kendi yaptığı mükemmel merceklerle mümkün olmuştur. 1674'de Hooke'un van

Leeuwenhoek'u ziyaretinde önünde açılan mikroorganizma dünyası karşısındaki hayretini tahmin edebiliyor musunuz?

Rönesans dönemindeki bilim insanları tarafından kullanılan ilk mikroskoplar da, sizin laboratuvarlarda kullandıklarınız da ışık mikroskoplarıdır. **Işık mikroskobu**nda görünür ışık, önce örnekten, daha sonra da cam merceklerden geçer. Merceklerin ışığı kırmasıyla, örneğin görüntüsü büyütülmüş olarak göze ya da bir kameraya yönlendirilir (bakınız Ek D).

Mikroskobinin üç önemli parametresi büyütme, çözünürlük (rezolüsyon) ve kontrasttır. *Büyütme*, obje görüntüsünün objenin gerçek boyutuna oranıdır. Işık mikroskopları örneği gerçek boyutlarının 1000 misline kadar büyütebilirler; daha ileri büyütmelerde detaylar net olarak görülemez. *Çözünürlük*, görüntünün netlik ölçüsü, yani iki ayrı noktanın birbirinden ayırt edilebilmesi için aralarında bulunması gereken minimum uzaklıktır. Örneğin, gökyüzünde çıplak gözle bir taneymiş gibi görünen bir yıldız, çözünürlük kapasitesi gözden daha fazla olan bir teleskop ile ikiz yıldız olarak ayırt edilebilir. Benzer şekilde, standart tekniklerin kulanılmasıyla ışık mikroskopları büyütmeye bağlı olmaksızın 0.2 mikrometreden (μm) ya da 200 nanometreden (nm) daha küçük olan ayrıntıları ayırt edemez (**Şekil 6.2**). Üçüncü parametre olan *kontrast* örnek kısımları arasındaki farklılıkları kuvvetlendirir. Işık mikroskobisindeki gelişmeler, hücre elemanlarını görünür hale getirecek boyama ve işaretleme gibi kontrastı artıracak yeni yöntemleri kapsamaktadır. Bir sonraki sayfadaki **Şekil 6.3**, farklı mikroskobi tiplerini göstermektedir; okumaya devam ederken bu şekli inceleyiniz.

Yakın zamanlara kadar çözünürlük engelleri, hücre biyologlarının ökaryotik hücrelerdeki zarla-çevrili yapılar olan **organelleri** araştırmada standart ışık mikroskobisini kullanmalarına izin vermemiştir. Bu yapıların ayrıntılarını görebilmek için yeni aygıtların geliştirilmesi gerekmiştir. Elektron mikroskobunun biyoloji alanına girmesi 1950'li yıllarda gerçekleşmiştir. **Elektron mikroskobu (EM)** ışık kullanmak yerine, bir elektron demetini örneğin içine ya da yüzeyine odaklar (bakınız Ek D). Çözünürlük, mikroskobun görüntü elde etmede kullandığı ışıma tipinin dalgaboyu ile ters orantılıdır; elektron demetleri görünür ışıktan çok daha kısa dalgaboyuna sahiptir. Günümüzde kullanılan elektron mikroskoplar, kuramsal olarak yaklaşık 0.002 nm çözünürlüğe ulaşabilmekle birlikte, pratikte 2 nm'den daha küçük yapıları ayırt edemezler. Bu bile, standart ışık mikroskobuna göre, yüz misli artmış bir gelişmeyi temsil eder.



▲ **Şekil 6.2 Hücrelerin büyüklük aralığı.** Birçok hücrenin çapı 1 ile 100 μm (çizelgenin sarı kısmı) arasında olduğu için, bunlar sadece mikroskop altında görülebilir. Ölçeğin sol tarafındaki değerlerin logaritmik olarak verildiğine dikkat ediniz. Ölçeğin tepesindeki 10 m'den başlayarak, aşağıya doğru inildikçe çap ya da uzunlukta on misli azalma olmaktadır. Metrik sistem tablosunun tamamı için Ek C'ye bakınız.

Taramalı elektron mikroskop (SEM), örneğin topografisini ayrıntılarıyla incelemek için kullanılır (bakınız Şekil 6.3). Elektron demeti, yüzeyi genellikle ince bir film halinde altın ile kaplanmış olan örnek yüzeyini tarar. Örnek yüzeyine düşen elektron demeti, buradaki bazı elektronları koparır ve bu ikincil elektronlar, bunların oluşturduğu şemayı bir video ekranındaki elektronik sinyallere tercüme eden bir aygıt tarafından algılanır. Sonuçta örnek yüzeyinin üç-boyutlu görüntüsü ortaya çıkar.

Transmisyon elektron mikroskobu (TEM), hücrenin iç yapısını incelemek için kullanılır (bakınız Şekil 6.3). TEM, elektron demetini, ışık mikroskobunun ışığı lâm içinden geçirmesine benzer şekilde, ince kesit halindeki örneğin içinden geçecek şekilde odaklar. Örnek, belirli hücre yapılarına tutunan ve böylece hücrenin bazı kısımlarının elektron yoğunluğunu artıran ağır metal atomları ile boyanır. Örnekten geçen elektronlar daha yoğun bölgelerde daha fazla değıtılırken, daha az yoğun bölgelerin içinden geçer. Görüntü, geçen elektronlar tarafından oluşturulan bir şema halinde ortaya çıkar. TEM cam mercekler yerine elektronların yönünü değiştiren elektromıknatısları kullanır ve sonuçta görüntüyü bir monitör üzerine odaklar.

Elektron mikroskopları ışık mikroskobu ile görülmesi olanaksız olan birçok hücre organelini ortaya çıkarmıştır. Buna karşılık ışık mikroskobu, özellikle canlı hücrelerin incelenmesinde daha avantajlıdır. Elektron mikroskobisinin dezavantajlarından biri, örneğin hazırlanması için kullanılan

Şekil 6.3

İnceleme Mikroskobi

Işık Mikroskobisi (LM)

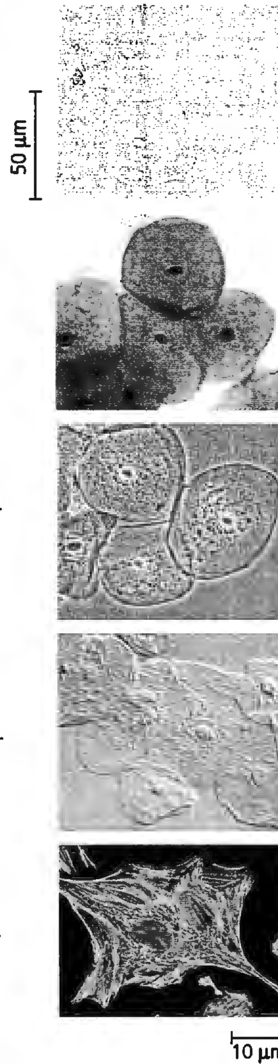
Aydınlık alan (boyanmamış örnek). Işık doğrudan örneğin içinden geçer. Örnek doğal olarak pigment içermiyorsa ya da yapay olarak boyanmamışsa, görüntünün kontrastı azdır. (İlk dört ışık mikrografı insan yanağına ait epitel hücreleri göstermektedir.)

Aydınlık alan (boyanmış örnek). Çeşitli boyaların kullanılması, kontrastı artırır. Boyama işlemlerinin çoğu hücrelerin tespit edilmesini gerektirir.

Faz-kontrast. Örnek içindeki yoğunluk farkları, boyanmamış hücrelerdeki kontrastı artırmak için büyütülür; bu işlem özellikle pigment içermeyen canlı hücrelerin incelenmesi için kullanışlıdır

Diferansiyel-interferens-kontrast (Normarski). Faz-kontrast mikroskobunda olduğu gibi, yoğunluktaki farklılıkları abartmak için optik modifikasyonlar kullanılır ve hemen hemen üç boyutlu bir görüntü elde edilir.

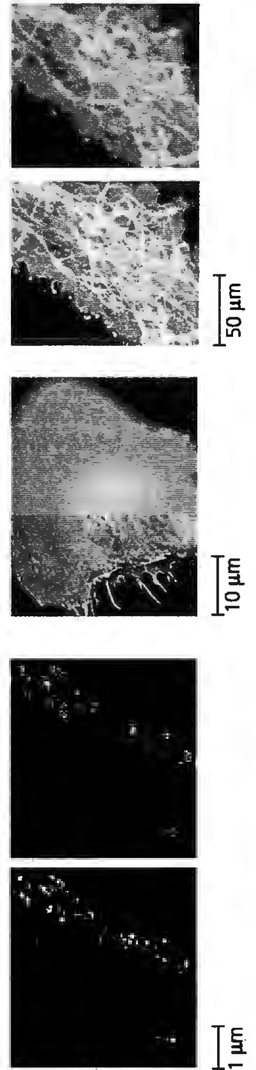
Floresan. Hücre içindeki özgül moleküllerin yerleri floresan boyalar ya da antikorlar kullanılarak görünür hale getirilir; bazı hücreler doğal olarak floresan veren moleküller içerirler. Floresan bileşikler morötesi ışınları absorblar, görünür ışığı yayarlar. Floresan işaretli bu uterus hücrelerinde çekirdek materyali mavi, mitokondri adı verilen organeller turuncu, hücre iskeleti yeşil görünmektedir.



Konfokal. En üstteki görüntü floresan ile işaretlenmiş sinir dokusunun standart floresan mikrografıdır (sinir hücreleri yeşil, destek hücreleri turuncu, üst üste çakışan kısımlar sarı); altta ise aynı dokunun konfokal görüntüsü yer almaktadır. Bir lazer kullanarak, optik bölümlemeyi ortadan kaldıran bu teknik sayesinde kalın örnekteki odaklama dışında kalan ışık ortadan kaldırılır ve aynı görüntü içinde tek bir floresan düzlemi yaratılır. Çok farklı düzlemlerden net görüntüler elde edilerek üç boyutlu bir görüntü oluşturulabilir. Standart görüntü bulanıktır; çünkü odaklama dışında kalan ışık elimine edilmemiştir.

Ayrıştırma (dekonvolüsyon) İki kısma ayrılmış olan bu görüntünün üst kısmı bir akyuvar hücresinin derinliğinden elde edilmiş standart floresan mikrografa aittir. Alttaki kısım ise, aynı hücrenin farklı düzlemlerden elde edilmiş bulanık görüntülerinin bilgisayar programı aracılığı ile düzeltilerek yeniden oluşturulmuş görüntüsüdür. Bu düzeltme sırasında odaklama dışı ışık uzaklaştırılarak yeni ışık kaynağı olarak kullanılmakta ve çok daha net 3-B görüntü elde edilmektedir.

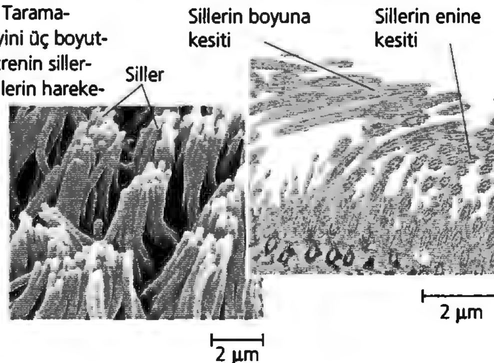
Süper-rezolüsyon Üstte, bir sinir hücresi içindeki 40 nm çapa sahip küçük kesecikler (veziküller) içinde kümelenmiş moleküle bağlanan floresan işaret kullanılarak elde edilmiş konfokal görüntü görülmektedir. Yeşilimsi-sarı noktaların bulanık olmasının nedeni, 40 nm'nin standart ışık mikroskobunun rezolüsyon limiti olan 200 nm'den daha küçük olmasıdır. Altta ise aynı hücre kısmının "süper-rezolüsyon" tekniği kullanılarak elde edilmiş görüntüsü yer almaktadır. Floresan moleküllerin tek tek aydınlatılması ve yerlerinin saptanması için ayrıntılı ekipmanlar kullanılmıştır. Farklı yerlerdeki birçok molekülden elde edilen bilginin bir araya getirilmesi, rezolüsyon sınırlarını ortadan kaldırmış ve burada görülen keskin hatlara sahip yeşilimsi-sarı noktaların ortaya çıkmasını sağlamıştır. (Her nokta 40 nm'lik bir veziküle aittir.)



Elektron Mikroskobisi (EM)

Taramalı (scanning) elektron mikroskobisi (SEM). Taramalı elektron mikroskop ile elde edlen mikrograflar örnek yüzeyini üç boyutlu olarak göstermektedir. Bu SEM nefes borusundaki bir hücrenin sillerle kaplı yüzeyini göstermektedir. Nefes borusunu döşeyen sillerin hareketi, atıkların farinkse (yutağa) doğru hareketine yardımcı olur. Burada görülen SEM ve TEM yapay olarak renklendirilmiştir. (Elektron mikrograflar siyah-beyaz olmakla birlikte, belirli yapıların öne çıkarılması için yapay olarak renklendirilirler.)

Bu kitapta kullanılan kısaltmalar:
LM = Işık Mikrografı
SEM = Taramalı Elektron Mikrograf
TEM = Transmisyon Elektron Mikrograf



Transmisyon elektron mikroskobisi (TEM). Transmisyon elektron mikroskop, örneğin ince bir kesitinin profilini çıkarır. Burada soluk borusundaki bir hücrenin iç yapısını ortaya çıkaran bir kesit görülmektedir. Örnek TEM için hazırlanırken, bazı siller uzunlamasına, diğerleri ise enine kesilmiştir.

yöntemlerin hücreleri öldürmesidir. Aslına bakılırsa, bütün mikroskobi tekniklerinde örneğin hazırlanması canlı hücrede varolmayan bazı yapısal özelliklerin mikrograflarda ortaya çıkmasına neden olabilir.

Son bir kaç on yıldır ışık mikroskobisi bazı temel gelişmelerle yenilendi (bakınız Şekil 6.3). Hücredeki münferit molekül ya da yapıların floresan markırlarla işaretlenmesi, bu gibi yapıların daha ayrıntılı olarak görülmesini sağladı. Buna ek olarak, hem konfokal hem de dekonvolüsyon mikroskobisi, üç-boyutlu doku ve hücre görüntülerini netleştirdi. Nihayet son on yıl içinde bir dizi yeni teknik ve işaretleme molekülü, araştırıcıların çözünürlük engelini "kırmasını" ve 10-20 nm çapındaki hücre-altı yapıları ayırt etmesini sağladı. Bu "süper-çözünürlük mikroskobisi" yaygınlaştıkça, Leeuwenhoek'un 350 yıl önce Robert Hooke'u hayrete düşürmesi gibi, canlı hücre görüntüleri bizim de hayretler içinde kalmamamıza yol açacaktır.

Mikroskoplar, hücre yapısını inceleyen *sitoloji* için en önemli araçlardır. Bununla birlikte, hücre içindeki her yapının işlevini anlamak için, hücrelerdeki kimyasal süreçleri (metabolizma) inceleyen *biyokimya*nın sitoloji ile birleştirilmesi gerekir.

Hücrenin Kısımlara Ayrılması

Hücreleri parçalayarak, temel organelleri ve diğer hücre-altı yapıları ayıran **hücre fraksiyonasyonu** hücre yapı ve işlevini incelemek için kullanışlı bir tekniktir (**Şekil 6.4**). Bu amaçla kullanılan santrifüj, parçalanmış hücre karışımlarını içeren test tüplerini değişik hızlarda döndüren bir alettir. Uygulanan her hızda ortaya çıkan güç, hücre elemanlarını ayırarak, çökelti (pelet) oluşturacak şekilde tübün dibine çökmesine neden olur. Düşük hızlarda çökelti daha büyük elemanları içerirken, yüksek hızlar daha küçük elemanları içeren çökelti ortaya çıkarır.

Hücrenin parçalara ayrılması, araştırıcıya özel hücre elemanlarını çok miktarda hazırlayarak, bunların yapı ve işlevlerini inceleme olanağı verir. Parçalanmamış hücrelerle bunu yapmak mümkün değildir. Örneğin, biyokimyasal testler, santrifügasyon ile toplanan hücre fraksiyonlarından birinde hücre solunumu adı verilen metabolik süreçte görev alan enzimlerin bulunduğunu göstermiştir. Elektron mikroskobu, bu fraksiyonunun mitokondri adı verilen organel açısından çok zengin olduğunu ortaya çıkarmıştır. Bu veriler hücre biyologlarının hücre solunumunu gerçekleştiren organelin mitokondri olduğunu saptamalarını sağlamıştır. Dolayısıyla, sitoloji ve biyokimya, hücresel yapılarla onların işlevleri arasında ilişki kurmada birbirlerini tamamlar.

KAVRAM KONTROLÜ 6.1

1. Işık mikroskobisinde kullanılan boyalar ile elektron mikrokobisi için kullanılanlar arasında nasıl bir fark vardır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Aşağıdaki şıklarda ne tip mikroskop kullanırsınız? (a) canlı bir beyaz kan hücresindeki şekil değişikliklerini incelemek için (b) saç telinin yüzeyindeki ayrıntıları incelemek için

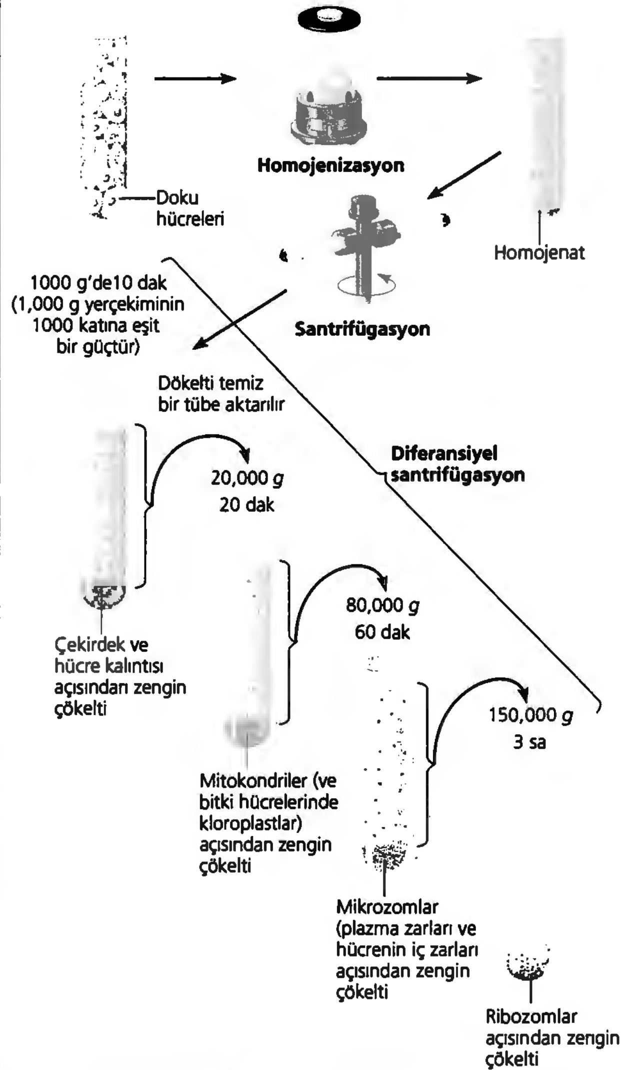
Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

▼ **Şekil 6.4** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Hücre fraksiyonasyonu

UYGULAMA Hücre fraksiyonasyonu hücre kısımlarını büyüklük ve yoğunluklarına göre izole etmek için kullanılır.

TEKNİK Hücreler bir blender içinde homojenize edilerek parçalanır. Elde edilen karışım (homojenat) santrifüje edilir. Dökelti (supernatant=sıvı kısım) başka bir tübe aktarılır ve daha yüksek bir hızda, daha uzun süre santrifüje edilir. Bu işlem bir kaç kez tekrarlanır. "Diferansiyel santrifügasyon" adı verilen bu işlem, her biri farklı hücre elemanlarını içeren bir dizi çökelti (pellet) ortaya çıkarır.



BULGULAR Daha önceleri araştırıcılar her çökeltideki organelleri tanımlamak için mikroskop kullanır, bu organellerin metabolik işlevlerini saptamak için ise biyokimyasal yöntemlere başvururlardı. Bu şekilde elde edilen bulgular bu yöntem için bir temel alt yapı oluşturmuştur. Şöyle ki, bugünkü araştırıcılar belirli organelleri izole edip çalışmak için, hangi hücre fraksiyonunu toplayacaklarını bilirler.

KAVRAM **6.2**

Ökaryotik hücreler, işlevlerini kompartmanlara ayıracak hücre-içi zarlara sahiptir

Her organizmanın temel yapısal ve işlevsel birimleri olan hücreler, prokaryotik ve ökaryotik olmak üzere iki farklı tiptedir. Bacteria ve Archaea domainlerindeki organizmalar prokaryotik hücrelere sahiptir. Protista üyeleri, mantarlar, bitkiler ve hayvanlar ökaryotik hücrelerden oluşmuşlardır.

Prokaryotik ve Ökaryotik Hücrelerin Karşılaştırılması

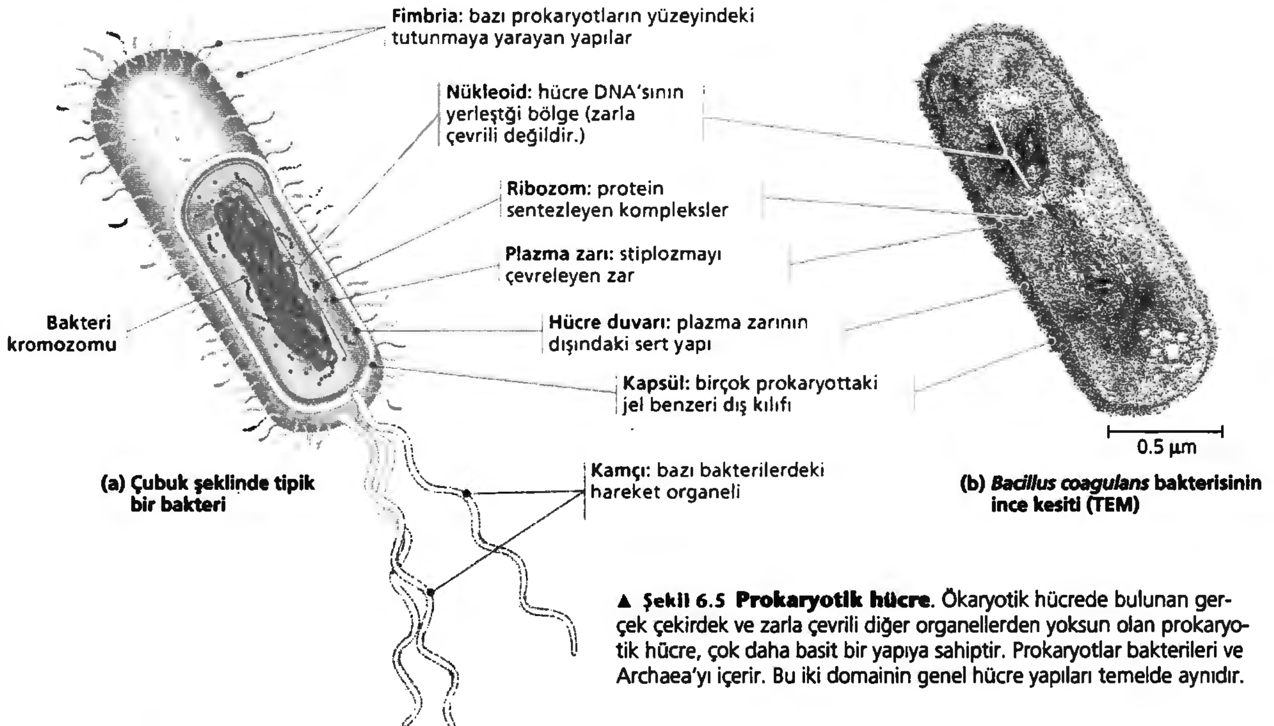
Bütün hücreler çeşitli temel özellikleri paylaşırlar: Tüm hücreler *plazma zarı* adı verilen seçici bir zarla çevrilidir. Hücrelerin hepsi iç kısmında hücre-altı elemanlarının asılı olduğu **sitozol** adı verilen jöle-benzeri, yarı-sıvı bir maddeye sahiptir. Bütün hücreler DNA halindeki genleri taşıyan *kromozomlar* içerir. Yine bütün hücreler, genlerin verdiği talimatlara uygun olarak protein sentezleyen küçük kompleksler olan *ribozomlara* sahiptir.

Prokaryotik ve ökaryotik hücreler arasındaki en temel fark, DNA'larının yeridir. **Ökaryotik hücre**deki DNA'nın çoğu, çift katlı zarla çevrili bir organel olan *çekirdek* içindedir (bakınız ss. 100-101'deki Şekil 6.8). **Prokaryotik hücre**deki DNA ise **nükleoid** adı verilen ve zarla çevrili olmayan bir bölgede yoğunlaşmıştır (**Şekil 6.5**). *Ökaryotik* sözcüğü "gerçek çekirdek" (Yunanca *eu*=gerçek, *karyon*=çekirdek), *prokaryotik* sözcüğü ise, prokaryotik hücrelerin ökaryotik hücrelerden önce evrimleştiğini yansıtacak şekilde "çekirdekten önce" (Yunanca *pro*=önce) anlamındadır.

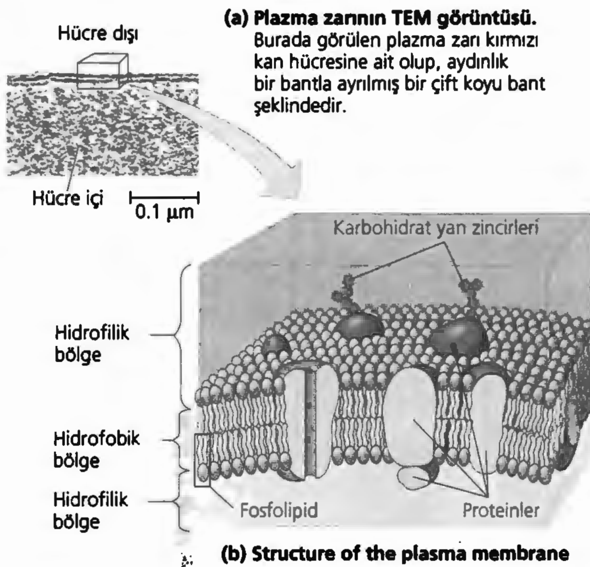
Her iki hücre tipinde de **sitoplazma** olarak adlandırılan iç kısım, ökaryotik hücrelerde çekirdek ile plazma zarı arasındaki bölge için kullanılır. Ökaryotik hücre sitoplazması içinde, sitozolde asılı halde, özelleşmiş biçim ve işlevlere sahip zarla-çevrili çeşitli organeller bulunur. Zarla çevrili bu yapılar prokaryotik hücrelerde bulunmaz. Dolayısıyla, gerçek bir çekirdeğin bulunup bulunmaması, iki hücre tipi arasındaki yapısal karmaşıklık farklarından sadece bir tanesidir.

Ökaryotik hücreler genellikle prokaryotik hücrelerden çok daha büyüktürler (bakınız Şekil 6.2). Büyüklük, hücre yapısı ile işlevi arasında bağlantı kuran genel bir özelliktir. Metabolizmanın sürdürülmesindeki lojistik, hücre boyutuna sınır getirir. En alt sınırdaki en küçük hücreler olan ve mikoplazma olarak adlandırılan bakterilerin çapı 0.1 ile 1.0 μm arasındadır. Bu hücreler muhtemelen, kendi başına varolmak ve üreyebilmek için gerekli etkinlikleri sürdürecek metabolizmayı, enzimleri ve diğer hücresel ekipmanları programlamaya yeterli DNA'ya sahip olan, en küçük paketlerdir. Bakteriler 1-5 μm çapında olup, bu boyut mikoplazmaların yaklaşık 10 misli kadardır. Ökaryotik hücrelerin çapı ise 10-100 μm'dir.

Metabolik gereksinimler hücre boyutlarının teorik üst sınırlarını da belirler. Hücrenin dış sınırı olan **plazma zarı**, hücrenin tümüne hizmet etmek için, oksijen, besin ve atıkların yeterli miktarda geçişine izin veren seçici bir engel olarak işlev görür (**Şekil 6.6**). Zarın her mikrometre karesinden



▲ **Şekil 6.5 Prokaryotik hücre.** Ökaryotik hücrede bulunan gerçek çekirdek ve zarla çevrili diğer organellerden yoksun olan prokaryotik hücre, çok daha basit bir yapıya sahiptir. Prokaryotlar bakterileri ve Archaea'yı içerir. Bu iki domainin genel hücre yapıları temelde aynıdır.

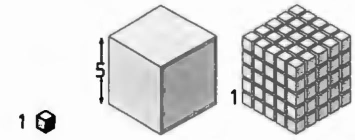


(a) Plazma zarının TEM görüntüsü. Burada görülen plazma zarı kırmızı kan hücresine ait olup, aydınlık bir bantla ayrılmış bir çift koyu bant şeklindedir.

(b) Structure of the plasma membrane

▲ **Şekil 6.6** Plazma zarı ve organel zarları çift tabakalı fosfolipidleri ve bunlara tutunmuş ya da gömülmüş halde bulunan proteinleri içerirler. Fosfolipid kuyrukları ve zar proteinlerinin hidrofobik kısımları zarın içinde bulunurlar. Fosfolipidlerin baş kısımları, proteinlerin dışa bakan bölümleri ve proteinlerdeki kanallar sulu çözelti ile temas halindedir. Karbohidrat yan zincirleri plazma zarının dış yüzeyindeki protein ve lipidlere bağlıdır.

BAĞLANTI KUR *Şekil 5.12'yi (s. 76) gözden geçirin ve fosfolipidin hangi özellikleri nedeniyle plazma zarının temel bileşeni olduğunu açıklayın.*



Tüm kutuların yüzey alanları toplamı (Yükseklik × genişlik × yüzey sayısı × kutu sayısı)	6	150	750
Toplam hacim (yükseklik × genişlik × uzunluk × kutu sayısı)	1	125	125
Yüzey alanının hacme oranı (S/V) (yüzey alanı ÷ hacim)	6	1.2	6

▲ **Şekil 6.7 Yüzey alanı ile hacim arasındaki geometrik ilişkiler.** Bu şemada hücreler kutu şeklinde temsil edilmişlerdir. Yapay uzunluk birimleri kullanılarak, hücrenin yüzey alanı (birimin karesi ya da birim^2), hacmi (birimin kübü ya da birim^3) ve yüzey alanının hacmine oranı bulunabilir. Yüzey alanı/hacim oranının yüksek olması, hücre ile çevresi arasındaki madde alış-verişini kolaylaştırır.

bir saniye içinde belirli bir bileşiğin az bir kısmı geçebilir. Bu nedenle yüzey alanı ile hacim arasındaki oran oldukça kritiktir. Bir hücrenin (ya da herhangi nesnenin) boyutu büyüdükçe, bu cismin hacmi, onun yüzey alanına oranla daha fazla artar. (Yüzey alanı kenar uzunluğunun karesi ile, hacim ise kenar uzunluğunun kübü ile orantılıdır.) Dolayısıyla, daha küçük nesnelerin yüzey alanının hacmine oranı daha büyüktür (**Şekil 6.7**).

Hacmin sığmasına yetecek kadar yüzey alanına duyulan ihtiyaç, çoğu hücrenin mikroskobik boyutlarını ve örneğin sinir hücreleri gibi bazı hücrelerin dar ve uzun olmalarını açıklamaya yardım eder. Büyük organizmalar küçük organizmalara göre genellikle *daha büyük* hücrelere değil, daha *çok* hücreye sahiptir (bakınız Şekil 6.7). Yüzey alanı ile hacim arasındaki oranın yeteri kadar büyük olması, özellikle ince bağırsak hücreleri gibi çevreleri ile çok miktarda madde alışverişi yapan hücreler için önemlidir. Bu gibi hücreler, hacimde kayda değer bir artış olmaksızın yüzey alanlarını artıran ve *mikrovilus* adı verilen yüzey uzantılarına sahiptir.

Prokaryotik ve ökaryotik hücreler arasındaki evrimsel akrabalıklar bu bölümün ilerideki kısımlarında, prokaryotik hücreler ise Bölüm 27'de daha ayrıntılı olarak ele alınacaktır. Bu bölümdeki hücre yapısına ilişkin tartışmaların çoğu ökaryotik hücreler için geçerlidir.

Ökaryotik Hücreye Genel Bakış

Ökaryotik hücre, dış yüzeyindeki plazma zarına ek olarak, hücre içini bölmelere —daha önce belirtilen zarla-çevrili organellere— ayıran geniş ve karmaşık iç zarlara sahiptir. Hücre kompartımanları, özgül metabolik işlevler için farklı yerel ortamlar sağlar, böylece birbirleriyle uyuşmayan süreçler aynı hücre içinde eşzamanlı olarak cereyan edebilir. Plazma zarı ve organel zarları hücre metabolizması ile doğrudan ilişkilidir; çünkü birçok enzim bu zarlar üzerine yerleşmiştir.

Zarlar hücre organizasyonu için zorunlu olduğundan, bu konu Bölüm 7'de ayrıntılı olarak tartışılacaktır. Biyolojik zarların çoğunun temel yapısı, çift tabakalı fosfolipid ya da diğer lipidlerden oluşur. Çift tabakalı lipid içine gömülü ya da yüzeye tutunmuş halde çeşitli proteinler vardır (bakınız Şekil 6.6). Ancak her zar tipi, kendi özgül işlevlerine uygun ve kendine özgü bir lipid ve protein bileşimine sahiptir. Örneğin, mitokondri adı verilen organelin zarları içine gömülü olan enzimler, hücre solunumunda görev alır.

Bu bölümü tamamlamadan önce, bundan sonraki iki sayfada yer alan **Şekil 6.8**'i inceleyiniz. Bitki ve hayvan hücrelerinin genelleştirilmiş şemaları, çeşitli organelleri tanıtmakta ve hayvan ve bitki hücreleri arasındaki farkları ortaya koymaktadır. Şeklin altındaki mikrograflar farklı tiplerdeki ökaryotik organizmalara ait hücreleri göstermektedir.

▼ Şekil 6.8

İnceleme Ökaryotik Hücreler

Hayvan Hücresi (genellenmiş hücre kesiti)

ENDOPLAZMİK RETİKULUM (ER): Zarsı keseler ve tüplerden oluşan ağsı yapı; zar sentezi, diğer sentetik ve metabolik süreçlerde görev alır; tanecikli ve düz bölgeler içerir

Tanecikli ER **Düz ER**

Kamçı: plazma zarının utazıntısı içindeki mikrotübül demetlerinden oluşan ve bazı hayvan hücrelerinde bulunan hareketli yapı

Sentrozom: hücre mikrotübüllerinin başlangıç bölgesi; bir çift sentriyol içerir.

HÜCRE İSKELETİ: hücrenin biçimini güçlendirir; hücre hareketinde işlev görür;

Mikrofilamentler

İntermediyer filamentler

Mikrotübüller

Mikrovili: hücrenin yüzey alanını artıran uzantılar

ÇEKİRDEK

Çekirdek zarfı: çekirdeği çevreleyen çift zar; porlarla delinmiştir; ER ile devamlılık taşır.

Çekirdekçik: ribozomların üretildiği, zar içermeyen yapı; çekirdekte bir ya da daha fazla çekirdekçik bulunur.

Kromatin: DNA ve proteinlerden oluşan materyal; bölünen hücrelerde kondanse olarak, tek tek kromozomlar halinde görünür.

Plazma zarı: hücreyi çevreleyen zar

Ribozomlar (küçük kahverengi noktalar): proteinleri yapan kompleksler; sitozolde serbest halde ya da tanecikli ER ve çekirek zarfına bağlıdırlar

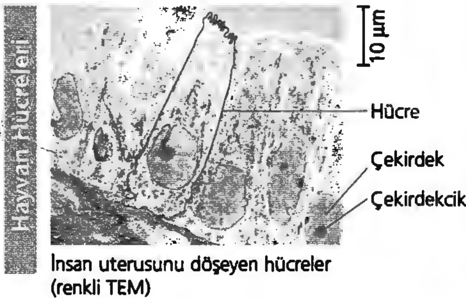
Golgi aygıtı: hücre ürünlerinin sentezini, modifikasyonunu, tasnifini ve salgılanmasını gerçekleştiren organel

Peroksizom: çeşitli metabolik işlevlerin gerçekleştigi organel; yan ürün olarak hidrojen peroksit üretir, daha sonra bunu suya çevirir.

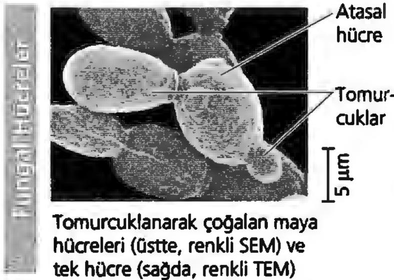
Mitokondri: hücre solunumunun yapıldığı ve ATP'nin çoğunun üretildiği organel

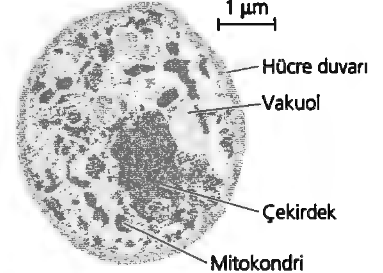
Lizozom: makromoleküllerin hidrolize edildiği organel

Hayvan hücrelerinde bulunduğu halde bitki hücrelerinde bulunmayanlar: Lizozomlar, sentrozomlar ve sentriyoller kamçı (bazı bitki spermlerinde bulunur)



İnsan uterusunu döşeyen hücreler (renkli TEM)





Tomurcuklanarak çoğalan maya hücreleri (üstte, renkli SEM) ve tek hücre (sağda, renkli TEM)

Bitki Hücresi (genellenmiş hücre kesiti)



BioFlix Bir Hayvan Hücresi ve Bir Bitki Hücresi üzerine hazırlanmış BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

ÇEKİRDEK

Çekirdek zarfı

Çekirdekcik

Kromatin

Tanecikli (granüllü) endoplazmik retikulum

Düz endoplazmik retikulum

Ribozomlar (küçük kahverengi noktalar)

Golgi aygıtı

Merkezi vakuol: yaşlı bitki hücrelerinde belirginleşen organel; işlevleri arasında depolama, atık ürünlerin parçalanması, makromoleküllerin hidrolizi bulunur; vakuolün genişlemesi bitki büyümesinin temel mekanizmasıdır

HÜCRE İSKELETİ

Mikrofilamentler

İntermediyer filamentler

Mikrotübüller

Mitokondri

Peroksizom

Plazma zarı

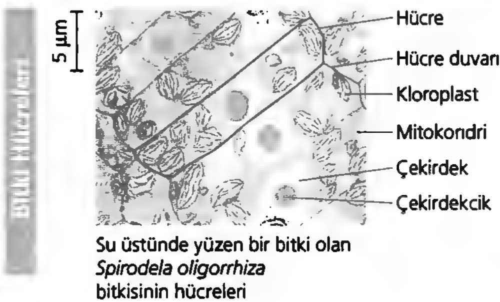
Kloroplast: fotosentez yapan organel; güneş ışığının enerjisini şeker moleküllerinde depolanan kimyasal enerjiye çevirir

Hücre duvarı: hücreye biçim veren ve onu mekanik hasarlara karşı koruyan dış tabaka, selüloz, diğer polisakkaritler ve protein içerir

Plazmodesmata: komşu hücrelerin sitoplazmaları arasında bağlantı kuran ve hücre duvarları içinden geçen sitoplazmik kanallar

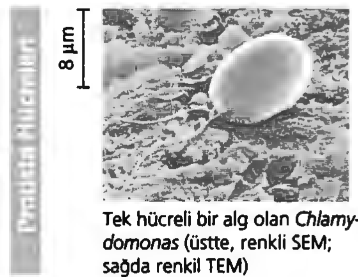
Bitki hücrelerinde bulunduğu halde hayvan hücrelerinde bulunmayanlar
Kloroplastlar
Merkezi vakuol
Hücre duvarı
Plazmodesmata

Bitki Hücreleri

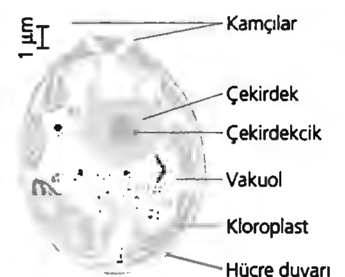


Su üstünde yüzen bir bitki olan *Spirodela oligorrhiza* bitkisinin hücreleri

Protista Hücreleri



Tek hücreli bir alg olan *Chlamydomonas* (üstte, renkli SEM; sağda renkli TEM)



KAVRAM KONTROLÜ 6.2

1. Şekil 6.8'i dikkatle gözden geçirdikten sonra, çekirdeğin, mitokondrinin, kloroplastın ve endoplazmik retikulumun yapı ve işlevini açıklayınız.
2. EĞER ÖYLE İSE? Yapay birimlerle 125 × 1 × 1 ölçülerinde olan uzun bir hücre (örneğin bir sinir hücresi) düşünün. Bu hücrenin yüzey/hacim oranını Şekil 6.7'deki hücrelerin yüzey/hacim oranı ile tahmini olarak karşılaştırın. Daha sonra bu oranı hesaplayın ve tahmininizin doğru olup olmadığını kontrol edin.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 6.3

Ökaryotik hücrenin genetik talimatları çekirdekte yer alır ve ribozomlar tarafından uygulanır

Ayrıntılı hücre turumuzun ilk durağında hücrenin genetik kontrolünde görev alan iki hücresel elemana bakalım: hücre DNA'sının çoğunu barındıran çekirdek ve DNA'dan gelen bilgiyi, proteinleri yapmada kullanan ribozomlar.

Çekirdek: Bilgi Merkezi

Çekirdek, ökaryotik hücredeki genlerin çoğunu içerir. (Bazı genler mitokondri ve kloroplastlarda yerleşmiştir.) Ortalama çapı yaklaşık 5μm olan çekirdek, ökaryotik hücredeki en göze çarpan organeldir. **Çekirdek zarfı** çekirdeği çevreler (**Şekil 6.9**) ve bu organelin içeriğini sitoplazmadan ayırır.

Çekirdek zarfı *ikili* zar yapısındadır. Her iki zar, proteinlerle birliktelik kurmuş çift tabakalı lipidden ibaret olup, yaklaşık 20-40 nm'lik bir mesafeyle birbirinden ayrılmıştır. Zarf üzerinde yaklaşık 100 nm çapında porlar vardır. Her porun ağız bölgesinde çekirdek zarfının iç ve dış zarları birbirlerine kaynaşmıştır. Protein yapısındaki *por kompleksi* her porun çevresini döşer ve proteinlerin, RNA'ların ve büyük makromolekül komplekslerinin giriş ve çıkışını düzenlemede önemli rol oynar. Por bölgeleri hariç zarfın çekirdek içine bakan yüzeyi, mekanik olarak çekirdek zarfını destekleyerek çekirdeğe biçim kazandıran, ağsı yapıdaki protein filamentlerinden oluşan **nükleer lamina** ile döşenmiştir. Çekirdeğin iç kısmına doğru uzanan protein liflerinin oluşturduğu ağsı yapıda bir *nükleer matriks*in bulunduğuna ilişkin birçok kanıt vardır. Nükleer lamina ve matriks, genetik materyali organize ederek onun etkin bir biçimde çalışmasını sağlıyor olabilir.

Çekirdek içindeki DNA, **kromozom** adı verilen ayrı birimler halinde organize olmuştur. Her kromozom, çok sayıda protein ile bir araya gelmiş uzun bir DNA molekülü içerir. Bu proteinlerin bazıları her kromozomdaki DNA'nın kıvrımlar yaparak boyunun kısalmasına ve çekirdek içine sığmasına yardım eder. Kromozomları oluşturan bu DNA-protein kompleksi **kromatin** olarak adlandırılır. Bölünmeyen hücrede boyanmış kromatin, mikrograflarda çözünmüş bir kütle şeklinde görülür ve kromozomlar tek tek ayırt edilmez. Ancak, hücre bölünmeye hazırlanırken kromozomlar yoğunlaşır ve ayrı yapılar halinde ayırt edilebilecek kalınlığa ulaşır. Her ökaryotik tür kendine özgü kromozom sayısına sahiptir. Örneğin tipik bir insan hücresinin çekirdeğinde 46 kromozom vardır. İnsanlardaki eşey hücreleri (sperm ve yumurta) ise sadece 23 kromozom içerir. Meyve sineğindeki hücrelerin çoğu 8, eşey hücreleri ise 4 kromozoma sahiptir.

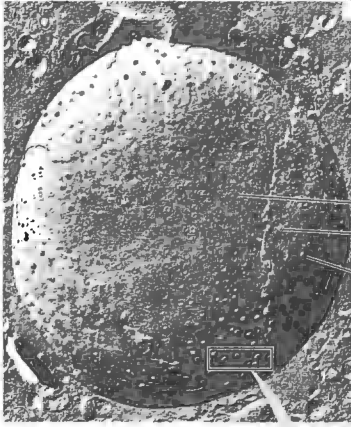
Bölünme evresinde olmayan çekirdek içinde belirgin bir yapı olan **çekirdekcik** (nucleolus, çoğulu *nucleoli*), elektron mikroskopta yoğun olarak boyanmış, granül ve iplikler şeklinde bir kromatin kısmı olarak görülür. Özel bir RNA tipi olan *ribozomal RNA* (rRNA), DNA'dan gelen talimatlar doğrultusunda burada sentezlenir. Sitoplazmadan gelen proteinler, ribozomların küçük ve büyük alt-birimlerini oluşturacak şekilde rRNA ile çekirdekcikte bir araya getirilir. Bu alt-birimler daha sonra, nükleer porlardan çıkarak, sitoplazmaya geçer ve burada ribozomları oluşturacak şekilde birleşirler. Bazı durumlarda iki ya da daha fazla çekirdekçik bulunabilir; bu sayı canlının türüne ve hücrenin hangi üreme döngüsünde bulunduğuna bağlıdır.

Şekil 5.25'de gördüğümüz gibi çekirdek, DNA tarafından verilen direktiflere uygun olarak elçi RNA (mRNA) sentezler ve böylece protein sentezini yönetir. mRNA nükleer porlar aracılığı ile sitoplazmaya gönderilir. mRNA molekülü sitoplazmaya ulaştığında, ribozomlar mRNA'nın genetik mesajını özgül bir polipeptidin birincil yapısına tercüme eder. Genetik bilginin transkripsiyon ve translasyon süreci Bölüm 17'de ayrıntıları ile anlatılacaktır.

Ribozomlar: Protein Fabrikaları

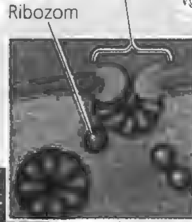
Ribozomal RNA ve proteinden yapılmış kompleksler olan **ribozomlar**, protein sentezini gerçekleştiren hücre elemanlarıdır (**Şekil 6.10**). Yüksek oranda protein sentezleyen hücreler çok sayıda ribozom içerir. Örneğin, insan pankreas hücreleri bir kaç milyon adet ribozom taşır. Protein sentezinin aktif olarak sürdüğü hücreler, aynı zamanda belirgin çekirdekçiklere de sahiptirler.

Ribozomlar sitoplazmanın iki bölgesinde protein sentezlerler. Herhangi bir anda *serbest ribozomlar* sitozolde asılı halde iken, *bağlı ribozomlar* endoplazmik retikulum ya da çekirdek zarfının dış kısmına tutunmuş durumdadır (bakınız Şekil 6.10). Serbest ve bağlı ribozomlar, yapısal olarak özdeş olup iki alternatif rol üstlenebilirler. Serbest ribozomlarda sentezlenen proteinlerin çoğu sitozol içinde görev yapar. Örneğin şeker yıkımındaki ilk basamakları katalizleyen enzimler böyledir. Bağlı ribozomlarda sentezlenen proteinler ise ya zarların bileşeni olacak, ya lizozom gibi organellerde pa-

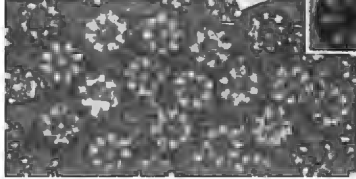


▲ **Çekirdek zarfının yüzeyi.** Dondurarak–kırma tekniği ile hazırlanmış TEM örneği

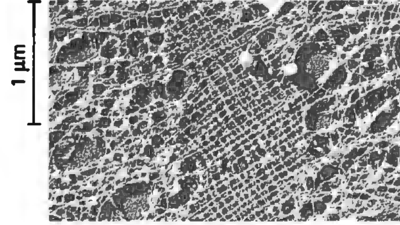




◄ **Çekirdek zarfının yakından görünüşü**



▲ **Por kompleksi (TEM).** Her porun çevresi protein partiküllerinden oluşan bir halka ile çevrilidir.



◄ **Nükleer lamina (TEM)** Ağa benzeyen lamina çekirdek zarfının iç yüzeyini döşer

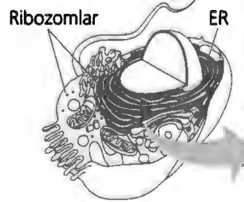
▲ **Kromatin.** Bölünmeyen bir hücrenin bir kromozom kısmındaki DNA (mavi) ve protein (mor) kompleksinin paketlenmesindeki iki farklı aşama

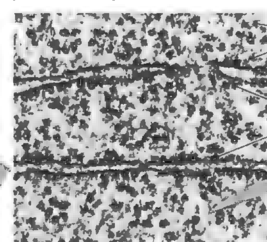
▲ **Şekil 6.9 Çekirdek ve çekirdek zarfı.** Kromatin kütlesi (DNA ve buna bağlı proteinler) halinde görülen kromozomlar ve ribozom sentezini gerçekleştiren bir ya da daha fazla sayıdaki çekirdekçik, çekirdek içinde yer alır. Dar bir aralık ile birbirinden ayrılmış iki zar içeren çekirdek zarfı, porlarla delinmiş olup, iç tarafı nükleer lamina ile döşenmiştir.

BAĞLANTI KUR *Kromozomlar genetik maddeyi taşır ve çekirdekte yer alırlar. Hücrenin geri kalanı kromozomların taşıdığı genetik bilgiye nasıl ulaşır? Sayfa 86'daki Şekil 5.25'e bakınız.*

► **Şekil 6.10 Ribozomlar.** Bu elektron mikrograf bir pankreas hücresi içindeki serbest (sitozolde) ve bağlı (endoplazmik retikuluma) çok sayıda ribozomu göstermektedir. Basitleştirilmiş şemada ribozomun iki alt birimi gösterilmiştir.

ÇİZİNİZ *Ribozomları anlatan bölümü okuduktan sonra, bu mikrografta salgılanacak protein üretimi yapan bir ribozomu daire içine alınız.*





ER ve ribozomları gösteren TEM



Ribozom şeması

ketlenecek (bakınız Şekil 6.8), ya da hücre dışına gönderilecektir (salgılama). Protein salgılamak üzere özelleşmiş hücreler—örneğin sindirim enzimlerini salgılayan pankreas hücreleri—çok miktarda bağlı ribozom içerirler. Bölüm 17'de ribozomun yapı ve işlevini daha ayrıntılı olarak öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 6.3

1. Genetik direktiflerin aktarılmasında ribozomlar ne gibi bir rol oynar?
2. Çekirdekçiklerin moleküler bileşimi ve işlevini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Hücre bölünme sürecine başladığında kromatin giderek daha yoğun hale gelir. Bu süreç sırasında kromozom sayısı değişir mi? Açıklayınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

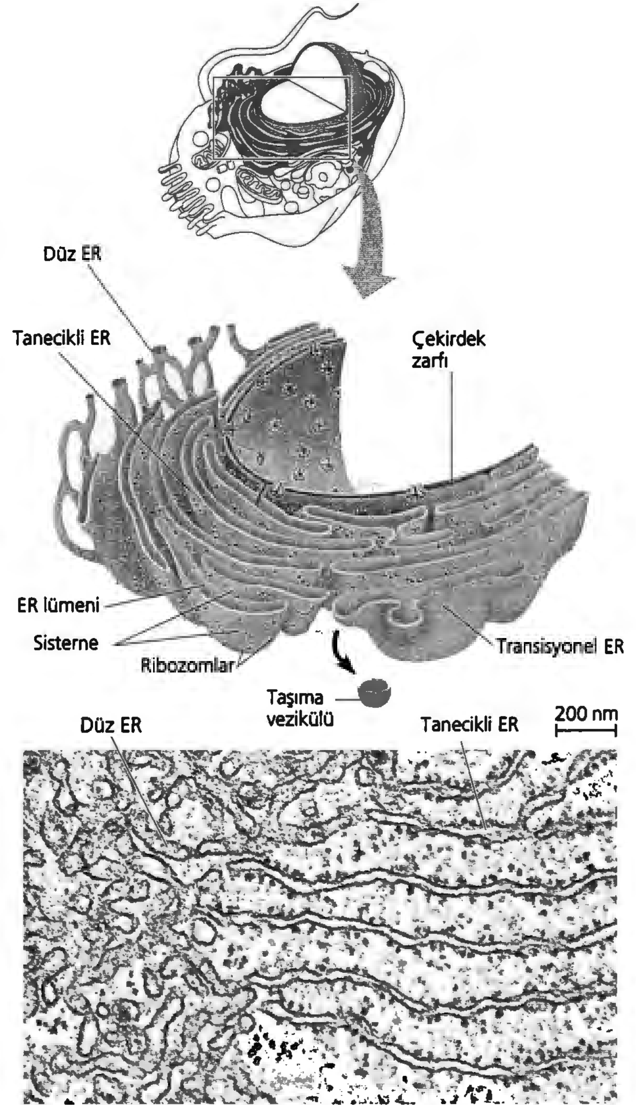
KAVRAM 6.4

İç-zar sistemi, protein trafiğini düzenler ve hücre içindeki metabolik işlevleri yerine getirir

Ökaryotik hücredeki farklı zarların çoğu nükleer zarfı, endoplazmik retikulumu, Golgi aygıtını, lizozomları, çeşitli vezikül ve vakuolleri ve plazma zarını içeren **iç-zar sisteminin** parçasıdır. Bu sistem hücrede çeşitli görevler üstlenir. Protein sentezi, proteinlerin zarlara, organellere ya da hücre dışına taşınması, metabolizma, lipidlerin hareketi ve zehirlerin zararsız hale getirilmesi bu görevler arasındadır. Bu zarlar ya fiziksel devamlılık aracılığı ya da zar parçalarının küçük veziküller (zardan yapılmış keseler) halinde aktarılmasıyla, birbirleriyle ilişkilidir. Bu ilişkilere karşın, çeşitli zarlar yapı ve işlev açısından birbirinin aynısı değildir. Buna ek olarak, bir zarın kalınlığı, moleküler bileşimi ve yürüttüğü kimyasal tepkimeler sabit olmayıp, zarın varolduğu süre boyunca birçok kez değişebilir. Çekirdek zarfını daha önce tartıştık. Şimdi endoplazmik retikulum ve onun kaynaklık ettiği diğer iç-zarlar üzerine odaklanacağız

Endoplazmik Retikulum: Biyosentetik Fabrika

Endoplazmik retikulum (ER), zarlardan oluşan çok geniş bir labirent olup, birçok ökaryotik hücrede toplam zarların yarısından fazlasını kapsar. (*Endoplasmic* sözcüğü "sitoplazma içinde" demektir; *reticulum* ise Latince'de "küçük ağ" anlamına gelir.) ER, zarsı ağ yapısındaki tübül ve sisterne (*cisternae* Latince "sıvı deposu" demektir) adı verilen keseciklerden oluşur. ER zarı, ER lümeni ya da sisternal boşluk denen endoplazmik retikulumun iç kompartımanlarını sitozolden ayırır. ER zarı ile çekirdek zarfı birbirinin devamı olduğu için, zarfın iki zarı arasındaki alan ER sistemesi ile devamlılık içindedir **(Şekil 6.11)**.



▲ **Şekil 6.11 Endoplazmik retikulum (ER).** Sisterne adı verilen yassılaşmış kesecikler ve birbirlerine bağlı tübüllerden oluşan bir zar sistemi olan ER, çekirdek zarfı ile devamlılık içindedir. ER zarı, ER lümeni (ya da sisternal alan) adı verilen kesintisiz bölmeyi çevreler. Dış yüzeyinde bağlı ribozomlar içeren granüllü ER, elektron mikrografta (TEM) düz ER'den ayırt edilebilmektedir. Transport vezikülleri, transisyonel ER adı verilen granüllü ER bölgesinden tomurcuklanır ve Golgi aygıtına ya da diğer hedeflere doğru yol alırlar.

Birbirleriyle bağlantılı oldukları halde, yapı ve işlev açısından birbirinden farklı iki ER bölgesi vardır: düz ER ve tanecikli ER. **Düz ER**'nin bu adla anılmasının nedeni, sitoplazmik yüzeyinde ribozomlar içermemesidir. **Tanecikli ER** sitoplazmik yüzeyine ribozomların tutunmuş olmasından dolayı, elektron mikroskopta pürüzlü olarak görünür. Daha önce belirttiğimiz gibi, ribozomlar çekirdek zarfının ER ile devamlılık taşıyan dış zarının sitoplazmaya bakan tarafına da tutunurlar.

Düz ER'nin İşlevleri

Farklı hücre tiplerindeki düz ER, değişik metabolik süreçlerde görev alır. Bunlar arasında lipid sentezi, karbohidrat metabolizması, ilaç ya da zehirlerin detoksifikasyonu ve kalsiyum iyonlarının depolanması bulunur.

Düz ER'de bulunan enzimler, yağ, fosfolipid ve steroid gibi farklı lipidlerin sentezinde önemlidir. Hayvan hücrelerindeki düz ER'de üretilen steroidler arasında, omurgalılardaki eşey hormonları ve böbreküstü bezlerinden salınan çeşitli steroid hormonlar bulunur. Bu hormonları sentezleyen ve salgılayan hücreler -örneğin testis ve yumurtalıklardaki hücreler- düz ER açısından zengin olup, bu yapısal özellik hücrenin işlevi ile uygunluk içindedir.

Düz ER'deki diğer enzimler, özellikle karaciğer hücrelerinin ilaç ve zehirleri detoksifiye etmelerini sağlar. Detoksifikasyon genellikle ilaç moleküllerine hidroksil gruplarının eklenmesiyle gerçekleşir. Hidroksil grupları ilaçları çözünür hale getirir ve vücuttan atılmalarını kolaylaştırır. Uyuşturucu etkiye sahip fenobarbital ve diğer barbitüratlar, karaciğer hücrelerindeki düz ER'de bu şekilde metabolize edilen ilaçlara örnek oluşturur. Barbitüratlar, alkol ve birçok ilaç, düz ER'nin ve bununla ilişkili enzimlerin artmasını indükler. Bunun sonucunda ilaca karşı tolerans artar. Bunun anlamı, örneğin bir uyuşturucunun belirli bir etkiyi sağlaması için gereken dozun artmasıdır. Bazı detoksifikasyon enzimlerinin çok geniş etkiye sahip olmasından dolayı, bir ilaca cevap olarak düz ER'nin artması, diğer ilaçlara karşı tolerans artışına da neden olur. Örneğin barbitürat bağımlılığı, bazı antibiyotiklerin ve diğer yararlı ilaçların etkinliğini azaltır.

Düz ER, aynı zamanda kalsiyum iyonlarını depolar. Örneğin kas hücrelerindeki düz ER zarı, kalsiyum iyonlarını sitozolden ER lümenine pompalar. Kas hücresi bir sinir impulsu ile uyarıldığında, kalsiyum iyonları ER zarını geçerek, tekrar sitozole çıkar ve kas hücresinin kasılmasını tetikler. Diğer hücre tiplerinde düz ER'den kalsiyum salınması farklı cevapları tetikler. Örneğin yeni sentezlenmiş proteinleri taşıyan veziküllerin salgılanması bu tip bir cevaptır.

Tanecikli ER'nin İşlevleri

Birçok hücre tipi, tanecikli ER'ye tutunmuş ribozomlar tarafından üretilen proteinler salgılar. Örneğin bazı pankreas hücreleri, insülin proteinini ER içinde sentezler ve bu hormonu kan dolaşımına verirler. ER'ye bağlı ribozom üzerinde polipeptid zinciri uzadıkça, bu zincir ER zarı üzerindeki bir protein kompleksinin oluşturduğu porun içinden lümene geçer. Lümene giren bu yeni polipeptid burada katlanarak, doğal biçimini kazanır. Salgı proteinlerinin birçoğu **glikoprotein** yapısındadır; yani kovalent olarak karbohidratlara bağlıdır. Karbohidratlar proteinlere ER zarı içine yerleşmiş enzimler tarafından takılır.

Salgı proteinleri oluştuktan sonra, ER zarı bunları serbest ribozomlar tarafından üretilen ve sitozolde kalacak olan diğer proteinlerden ayrı tutar. Salgı proteinleri kesecik zarları içinde paketlenmiş halde ER'yi terkeder. Transisyonel ER (bakınız Şekil 6.11) adı verilen özgül bölgeden vezikülün ayrılışı, balona benzeyen tomurcukların oluşmasıyla gerçekleşir. Hücrenin bir yerinden bir başka yerine aktarılan bu veziküllere, **taşıma vezikülleri** denir. Bunların akıbetini kısaca tartışacağız.

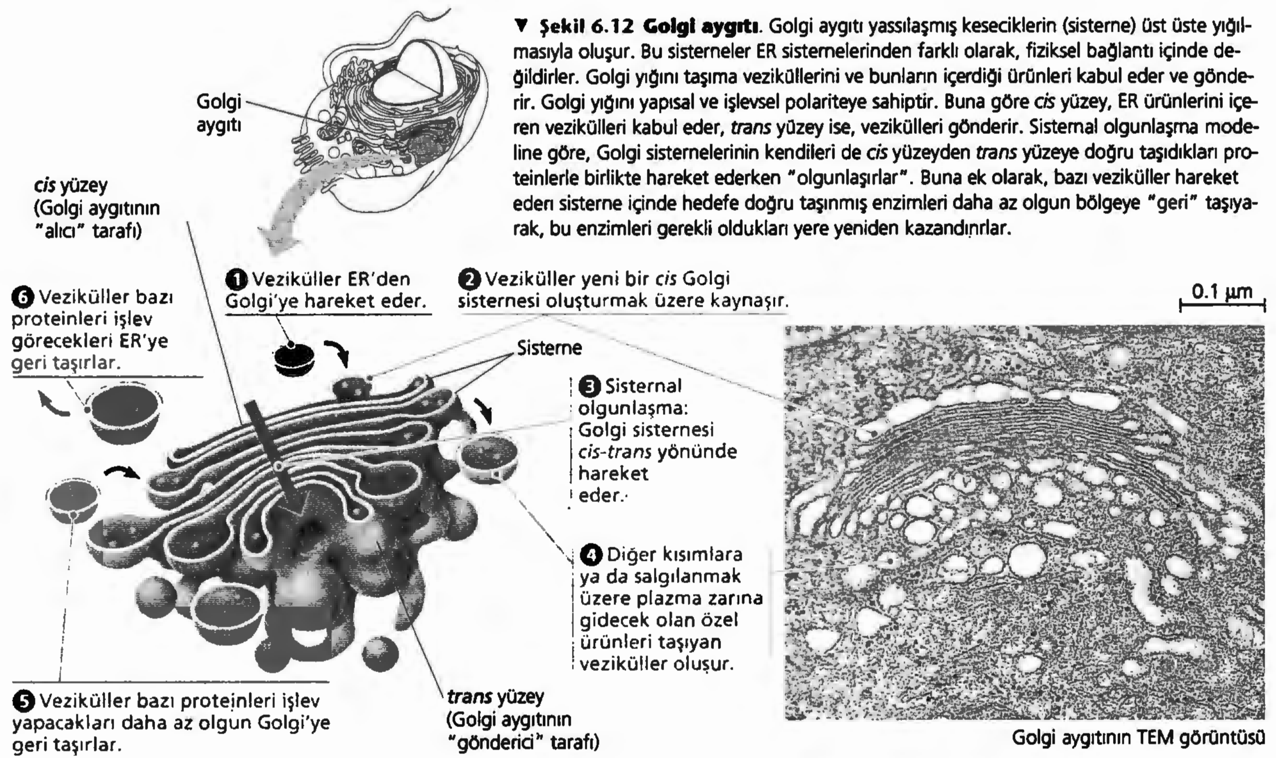
Tanecikli ER, salgı proteinlerini yapmasının yanı sıra hücrenin zar fabrikası olarak da iş görür; diğer bir deyişle mevcut zarına zar proteinleri ve fosfolipidler ekleyerek kendini büyütür. Zar proteinlerine katılacak olan polipeptidler ribozomlarda uzarken ER zarına girer ve hidrofobik kısımları ile oraya tutunurlar. Düz ER gibi tanecikli ER de zar fosfolipidlerini yapar; ER zarında yer alan enzimler, sitozoldeki öncülleri birleştirerek fosfolipidleri oluşturur. ER zarı genişler ve buna ait kısımlar taşıma vezikülleri halinde iç-zar sisteminin diğer kompartımanlarına taşınır.

Golgi Aygıtı: Gönderme ve Teslim Alma Merkezi

ER'den ayrılan taşıma veziküllerinin çoğu **Golgi aygıtı**'na gelir. Golgi aygıtını bir teslim alma, tasnif etme, gönderme ve hatta üretim merkezi gibi düşünebiliriz. Proteinler gibi ER ürünleri burada değişikliğe uğratılır, depolanır ve daha sonra gidecekleri hedeflere gönderilirler. Golgi aygıtının özellikle salgı için özelleşmiş hücrelerde bol miktarda bulunması bir sürpriz değildir.

Golgi aygıtı yassılaşmış zarsı keseciklerden (sisterne) oluşur ve bu haliyle üst üste yığılmış pidelere benzer (**Şekil 6.12**). Bir hücrede bu yığınlardan çok sayıda hatta yüzlercesi bulunabilir. Bu yığındaki her sisternenin zarı sitozol ile iç bölgeyi birbirinden ayırır. Golgi aygıtının yakınında yer alan veziküller, Golgi ile diğer yapılar arasındaki madde taşınmasında görev yaparlar.

Bir Golgi yığını belirgin bir yapısal polariteye sahiptir. Yığının zıt uçlarındaki sisterne zarları kalınlık ve moleküler bileşimleri açısından birbirinden farklıdır. Golgi yığınının iki ucu *cis* yüzey ve *trans* yüzey olarak ifade edilir. *Cis* yüzey gelen, *trans* yüzey ise giden materyallerin yer aldığı bölümlerdir. *Cis* yüzey genellikle ER'ye yakın konumdadır. Taşıma vezikülleri, materyalleri ER'den Golgi aygıtına taşırlar. ER'den tomurcuklanan bir vezikülün zarı, Golgi zarının *cis* yüzeyi ile kaynaşır ve vezikül içeriği Golgi'ye aktarılmış olur. *Trans* yüzeyden kopan veziküller diğer hücre kısımlarına giderler.



▼ **Şekil 6.12 Golgi aygıtı.** Golgi aygıtı yassılaşmış keseciklerin (sisterne) üst üste yığılmasıyla oluşur. Bu sisterneler ER sisternelerinden farklı olarak, fiziksel bağlantı içinde değildirler. Golgi yığını taşıma veziküllerini ve bunların içerdiği ürünleri kabul eder ve gönderir. Golgi yığını yapısal ve işlevsel polariteye sahiptir. Buna göre *cis* yüzey, ER ürünlerini içeren vezikülleri kabul eder, *trans* yüzey ise, vezikülleri gönderir. Sisternal olgunlaşma modeline göre, Golgi sisternelerinin kendileri de *cis* yüzeyden *trans* yüzeye doğru taşıdıkları proteinlerle birlikte hareket ederken "olgunlaşırlar". Buna ek olarak, bazı veziküller hareket eden sisterne içinde hedefe doğru taşınmış enzimleri daha az olgun bölgeye "geri" taşıyarak, bu enzimleri gerekli oldukları yere yeniden kazandırırlar.

Endoplazmik retikulum ürünleri Golgi aygıtının *cis* bölgesinden *trans* bölgesine geçişleri sırasında genellikle değişikliğe uğratılırlar. Örneğin, ER içinde oluşturulan glikoproteinlerin karbohidratları önce ER içinde, daha sonra da Golgi içinden geçerken değişikliğe uğratılırlar. Golgi bazı şeker monomerlerini uzaklaştırır, diğerlerini ise başka şekerlerle değiştirir; böylece çok çeşitli karbohidratlar oluşturulur. Zar fosfolipidleri de Golgi içinde değişikliğe uğratılabilir.

Buna ek olarak, bazı makromoleküllerin üretimi de Golgi aygıtında gerçekleşir. Hücreler tarafından salgılanan birçok polisakkarid, Golgi'nin ürünüdür. Örneğin bitki hücrelerinin yaptığı pektinler ve selüloz olmayan belirli bazı polisakkaridler bitki hücrelerinin Golgi aygıtı içinde yapılır ve daha sonra hücre duvarlarındaki selüloz ile bir araya gelir. Salgı proteinlerine benzer şekilde Golgi tarafından salgılanacak ürünler de taşıma vezikülleri içinde *trans* yüzeyinden Golgi'yi terkeder ve bu veziküller plazma zarı ile kaynaşır.

Golgi'nin farklı sisterneleri kendilerine özgü enzim grupları içerir. Dolayısıyla, Golgi ürünlerinin oluşturulması ve son haline getirilmesi çeşitli basamaklarda gerçekleşir. Yakın zamanlara kadar biyologlar Golgi'yi çeşitli işlenme aşamalarındaki ürünleri bir sisterneden diğerine veziküllerle taşıyan statik bir yapı olarak düşünüyorlardı. Son araştırmalar daha dinamik yapıya sahip bir Golgi modeli ortaya çıkarmıştır. *Sisternal olgunlaşma modeli*'ne göre, Golgi sisternesi *cis* yüzeyden *trans* yüzeye doğru ilerler ve bu arada taşıdığı kargoyu değişikliğe uğratır. Şekil 6.12 ,bu modelin ayrıntılarını göstermektedir.

Bir Golgi yığını taşıdığı ürünleri *trans* yüzeyden tomurcuklanma yoluyla uzaklaştırırken, bu ürünleri tasnif eder ve hücrenin çeşitli kısımlarındaki hedeflere yönlendirir. Golgi ürünlerine eklenen moleküler tanıma işaretleri –örneğin fosfat grupları- mektupların üzerindeki posta kodlarına benzer şekilde iş görür ve ayırma işlemini olası kılar. En son olarak Golgi'den tomurcuklanan taşıma veziküllerinin zarları üzerinde, özgül organeller ya da plazma zarı üzerindeki "demir atacakları" bölgeleri tanıyan ve böylece kesecikleri doğrulukla hedefe ulaştıran moleküller bulunabilir.

Lizozomlar: Sindirim Kompartımanları

Lizozom, hayvan hücrelerinin makromolekülleri sindirmek (hidrolize etmek) için kullandığı hidrolitik enzimleri içeren zarla çevrili bir kesedir. Lizozomal enzimler lizozomun asidik ortamında çok iyi çalışırlar. Eğer lizozom parçalanır ya da içeriği dışarıya sızarsa, açığa çıkan enzimler çok aktif değildir; çünkü sitozol nötral pH'ya sahiptir. Bununla birlikte, çok sayıda lizozomdan aşırı miktarda bir sızıntının olması, hücrenin kendi kendini sindirerek yok olmasına yol açabilir.

Hidrolitik enzimler ve lizozom zarı, tanecikli ER tarafından yapılır ve daha ileri değişiklikler için Golgi aygıtına gönderilir. En azından bazı lizozomlar Golgi aygıtının *trans* yüzeyinden tomurcuklanarak oluşur (bakınız Şekil 6.12). Lizozom zarının iç yüzeyindeki proteinler ve sindirim enzimlerinin kendileri, parçalanmaktan nasıl korunurlar? Bu proteinlerin üç-boyutlu biçimleri, kolayca kırılabilecek bağları enzimatik saldırıdan korur.

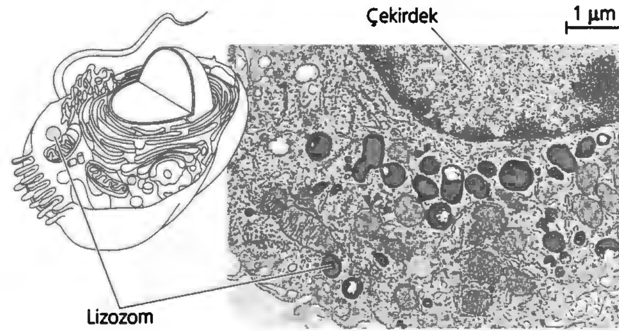
Lizozomlar, çeşitli durumlarda hücre-içi sindirim yaparlar. Amipler ve diğer birçok Protista üyesi, daha küçük organizmaları ve besin partiküllerini **fagositoz** (Yunanca *phagein*, yemek yemek ve burada hücre anlamında kullanılan *kytos* sözcüklerinden oluşur) adı verilen bir işlemle içlerine alarak yerler. Bu yolla oluşturulan *besin kofulu* daha sonra bir lizozom ile kaynaşır ve lizozom içindeki enzimler besini sindirir (**Şekil 6.13a**, alt kısım). Basit şekerleri, amino asitleri ve diğer monomerleri içeren sindirim ürünleri sitozole geçer ve hücrenin besini haline gelirler. Bazı insan hücreleri de fagositoz yapar. Bakteri ve diğer işgalcileri içine alarak parçalayan ve bu şekilde vücudun korunmasına yardım eden beyaz kan hücreleri olan makrofajlar bunlar arasındadır (bakınız Şekil 6.13a üst kısım ve Şekil 6.33).

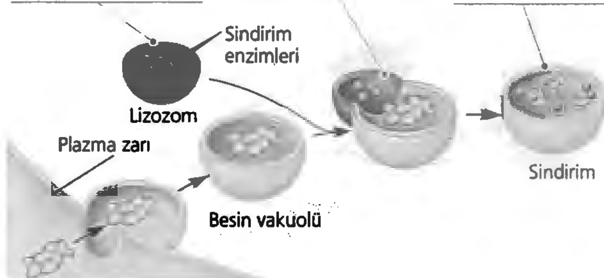
Lizozomlardaki hidrolitik enzimler, hücrenin kendi organik materyalinin geri-dönüşümü için de kullanılır. Bu süreç *otofaji* olarak adlandırılır. Otofaji sırasında hasarlı bir organel ya da sitozolün küçük bir kısmı, (kaynağı belli olmayan) ikili bir zar ile çevrelenir ve bu keseciğin dış zarı bir lizozom ile kaynaşır (**Şekil 6.13b**). Lizozom enzimleri, yuttukları maddenin çevresindeki zarı yok eder ve açığa çıkan organik monomerler, yeniden kullanılmak üzere sitozole geri döner. Lizozomların yardımıyla, hücre sürekli olarak kendini yeniler. Örneğin, insan karaciğer hücreleri makromoleküllerinin yarısını her hafta bu yolla yeniler.

Kalıtsal olarak lizozomal depolama hastalıkları taşıyan insanların hücreleri, lizozomlarda normal olarak bulunan hidrolitik bir enzimden yoksundur. Bu durumdaki lizozomlar sindirilememiş substratlarla tıkanır ve diğer hücre etkinliklerini bozmaya başlar. Örneğin Tay-Sachs hastalığında, lipid-sindiren bir enzimin eksik ya da inaktif olması söz konusudur. Bu hastaların beyin hücrelerinde biriken lipid nedeniyle, beyin fonksiyonları bozulur. Neyse ki depolama hastalıklarının genel populasyonda görülme sıklığı düşüktür.

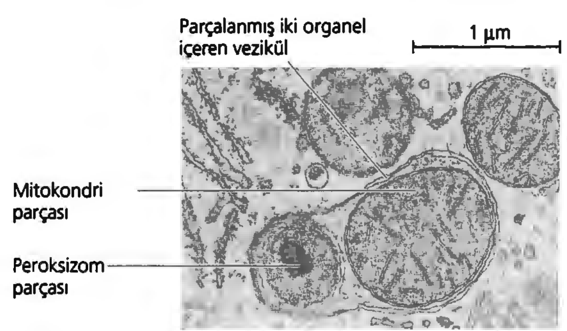
Kofullar: Hücrenin Çeşitli Bakım Bölmeleri

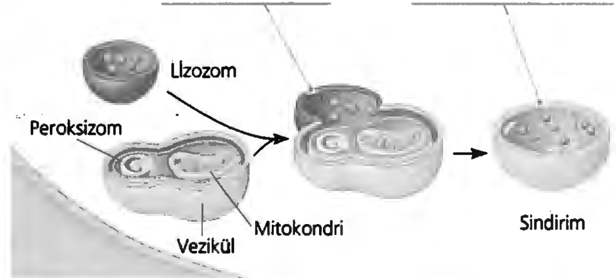
Kofullar, endoplazmik retikulum ve Golgi aygıtından kaynaklanan büyük keseciklerdir. Dolayısıyla, kofullar hücrenin iç-zar sisteminin bir parçasıdır. Bütün hücresel zarlar gibi koful zarı da çözünenleri seçici olarak taşır; bunun sonucu olarak koful içindeki çözeltinin bileşimi sitozolden farklıdır.





(a) **Fagositoz: besin sindiren bir lizozom**



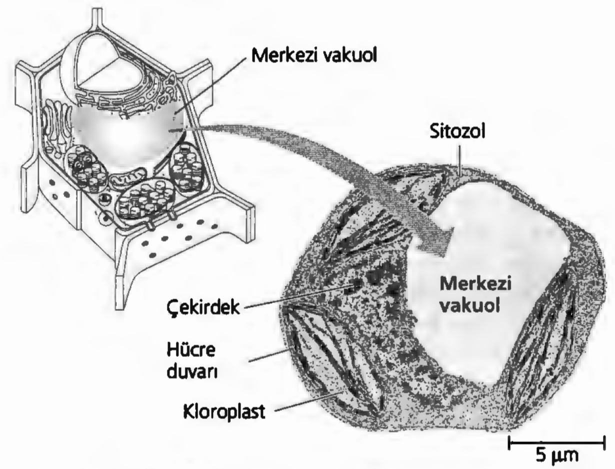


(b) **Otofaji: hasarlı organelleri parçalayan bir lizozom**

▲ **Şekil 6.13 Lizozomlar.** Lizozomlar hücre içine alınan materyalleri sindirir (hidrolize eder) ve hücre içi materyalleri yeniden kullanıma kazandırırlar. **(a)** *Üstte*: Sıçandan alınmış bu makrofajda (bir tip akyuvar hücresi) lizozomlar çok koyu renkte görünmektedir. Koyu rengin nedeni lizozom içindeki sindirim ürünlerinden birisi ile tepkimeye giren özel bir boyadır (TEM). Makrofajlar bakteri ve virusları içine alır ve lizozomları ile bunları parçalarlar. *Altta*: Bu çizim bir protistanın fagositoz süreci sırasında besin kofulu ile kaynaşan bir lizozomu göstermektedir. **(b)** *Üstte*: Sıçan karaciğer hücresinin sitoplazması içindeki vezikül hasarlı iki organel içermektedir; bu vezikül otofaji sürecinde bir lizozom ile kaynaşacaktır (TEM). *Altta*: Bu çizim hasarlı organelleri içeren vezikülün bir lizozom ile kaynaşmasını göstermektedir. Bu tip vezikül, kaynağı bilinmeyen iki zar ile çevrilidir. Dıştaki zar lizozom ile kaynaşırken, içteki zar hasarlı organellerle birlikte parçalanır.

Kofullar farklı hücre tiplerinde çeşitli işlevler yaparlar. **Besin kofulları** fagositoz ile oluşurlar (bakınız Şekil 6.13a). Tatlı sularda yaşayan birhücrelilerin çoğu fazla suyu hücre dışına pompalayan ve bu yolla hücre içindeki iyon ve molekül konsantrasyonlarının uygun düzeyde tutulmasını sağlayan **kontraktil kofullar** taşır (bakınız Şekil 7.16). Bitki ve mantarlardaki bazı kofullar hayvanlardaki lizozomların işlevine benzer şekilde enzimatik hidroliz yapar. (Aslına bakılırsa bazı biyologlar bu hidrolitik kofulları bir tip lizozom olarak değerlendirir.) Bitkilerdeki küçük kofullar, önemli organik bileşiklerin yedek depolarını bünyesinde tutar. Tohumlardaki depo hücrelerinde bulunan protein yığınları buna örnek oluşturur. Hayvanlar için zehirli ya da kötü lezzetli bileşikleri depolayan kofullar, bitkinin avcılara karşı korunmasına yardımcı olabilir. Bazı bitki kofulları, taçyaprakların kırmızı ve mavi pigmentleri gibi pigmentler içerir; bu pigmentler tozlaşmaya aracılık eden böcekleri çiçeklere çekmeye yardım eder.

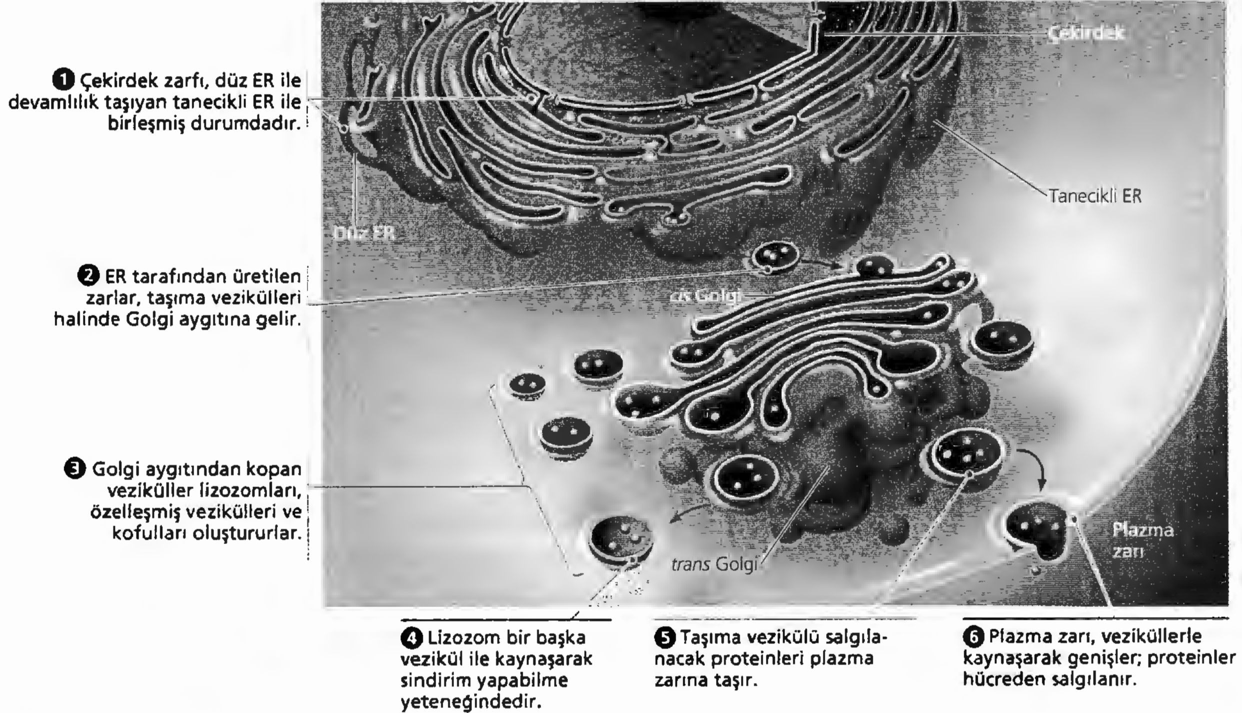
Olgun bitki hücreleri genellikle daha küçük kofulların kaynaşmasıyla oluşan büyük bir **merkezi koful** (**Şekil 6.14**) içerir. Merkezi koful içindeki çözelti hücre özsuyu olarak adlandırılır ve potasyum ve klor dahil çeşitli inorganik iyonların temel deposunu oluşturur. Merkezi koful, bitki hücrelerinin büyümesinde de temel bir rol oynar. Kofulun su absorblaması onun büyümesine yol açar. Böylece çok az miktarda yeni sitoplazma materyali eklenerek, bitki hücresinin büyümesi mümkün olur. Merkezi koful ile plazma zarı arasındaki sitoplazma genellikle çok ince bir tabaka halinde bulunduğu için, plazma zarının yüzey alanı ile sitozol hacmi arasındaki oran, büyük bir bitki hücresi için bile, yeterli düzeye çıkar.



▲ **Şekil 6.14 Bitki hücresindeki koful.** Merkezi koful, bitki hücresindeki en büyük bölmedir. Sitoplazmanın geri kalanı koful zarı ile plazma zarı arasındaki dar bir alanda yer alır (TEM).

İç-Zar Sistemi: Tekrar

Şekil 6.15, çeşitli organeller arasındaki zar lipidleri ve protein akışını göstermekte ve iç-zar sistemini özetlemektedir. Zar parçası ER'den Golgi'ye ya da başka bir yere doğru hareket ederken, onun moleküler bileşimi ve metabolik işlevleri içerdikleriyle birlikte değişikliğe uğrar. İç-zar sistemi, hücrenin kompartımanlar şeklindeki organizasyonunda kompleks ve dinamik bir oyuncudur.



▲ **Şekil 6.15 Tekrar: organellerle iç-zar sistemi arasındaki ilişkiler.**
Kırmızı oklar zarların göç ederken izledikleri bazı yolları ve çevreledikleri materyalleri göstermektedir.

Hücredeki yolculuğumuza iç-zar sistemiyle yakın ilişki içinde olmayan, ancak hücrenin yürüttüğü enerji dönüşümlerinde önemli roller üstlenen organeller ile devam edeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 6.4

1. Tanecikli ER ile düz ER arasındaki yapısal ve işlevsel farkları belirtiniz.
2. Taşıma veziküllerinin iç-zar sistemi ile nasıl birleştiğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** ER içinde görevli olan, ancak işlevsel olmadan önce Golgi aygıtı içinde değişikliğe uğraması gereken bir protein düşünün. Proteini tanımlayan mRNA'dan başlayarak bu proteinin hücre içinde izlediği yolu açıklayınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **6.5**

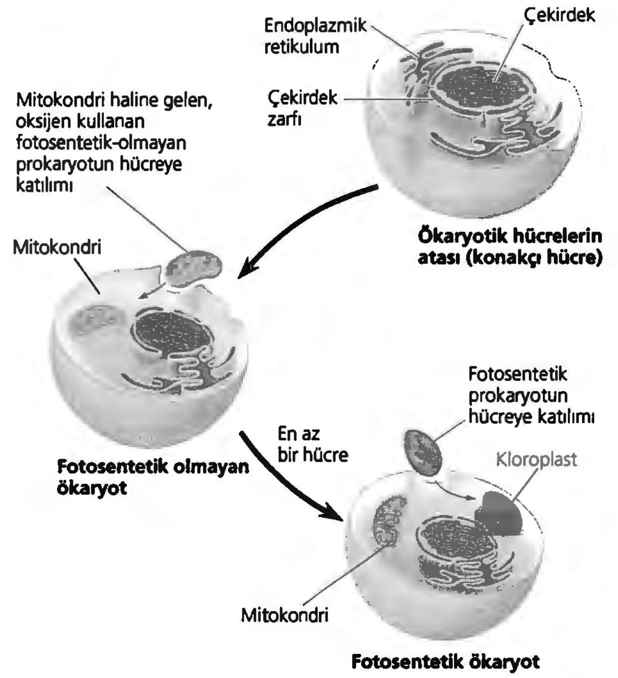
Mitokondriler ve kloroplastlar enerjiyi bir formdan diğerine değiştirirler

Organizmalar çevrelerinden aldıkları enerjiyi dönüştürürler. Ökaryotik hücrelerdeki mitokondriler ve kloroplastlar, enerjiyi hücrenin iş yapması için kullanabileceği formlara dönüştüren organellerdir. **Mitokondriler** (tekili, *mitokondrion*) hücre solunumunun yapıldığı yerlerdir; bu metabolik süreçte, şekerlerden, yağlardan ve diğer yakıtlardan enerji çıkarmak suretiyle ATP üretmek için oksijen kullanılır. Bitki ve alglerde bulunan **kloroplastlar** fotosentez yaparlar. Bu organel, güneş ışığını soğurarak, bunu karbondioksit ve sudan şekerler gibi organik bileşikleri sentezlemede kullanır ve böylece güneş enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürler.

Benzer işlevlere sahip olmalarının yanı sıra, mitokondriler ve kloroplastlar benzer evrimsel kökene sahiptir. Bu konuyu, bu iki organelin yapısını anlatmaya başlamadan önce tartışacağız. Bu kısımda oksidatif bir organel olan peroksizomu da ele alacağız. Poroksizomun evrimsel kökeni halen tartışmalıdır.

Mitokondri ve Kloroplastların Evrimsel Kökenleri

EVRİM Mitokondri ve kloroplastlar, bakterilerle benzerlik gösterirler. Bu benzerlik, **Şekil 6.16**'da şematize edilen **endosimbiyont teori**nin ortaya atılmasına yol açmıştır. Bu teori ökaryotik hücrelerin erken dönemde ortaya çıkmış bir atasının oksijen kullanan ve fotosentetik olmayan prokaryotik bir hücreyi içine aldığını ileri sürmektedir. İçeri alınan hücre *endosimbiyont* (diğer bir hücrenin içinde yaşayan hücre) haline gelerek konak hücre ile ilişki kurmuştur. Evrim süreci içinde konak hücre ile bunun endosimbiyontu, mitokondri taşıyan tek bir ökaryotik organizma haline gelmiştir. Bu hücrelerden en az biri bir fotosentetik prokaryotu içine almış ve kloroplast içeren ökaryotik hücrelerin atası olabilmiştir.



▲ **Şekil 6.16 Ökaryotik hücrelerdeki mitokondri ve kloroplastların kökenini açıklayan endosimbiyont teorisi.** Bu teoriye göre, mitokondrinin ataları oksijen kullanan fotosentetik-olmayan prokaryotlarken, kloroplastların ataları fotosentetik prokaryotlardır. Kalın oklar evrimsel süreç içindeki değişimi temsil etmektedir; hücrelerin içindeki ince oklar ise endosimbiyontun bir organel haline gelme sürecini göstermektedir.

Bölüm 25'de daha ayrıntılı olarak ele alacağımız bu teori, oldukça fazla kabul görmüştür. Bu teorinin öne sürdüğü model mitokondri ve koloroplastların birçok yapısal özelliği ile uyum içindedir. Öncelikle, mitokondri ve tipik kloroplastlar iç-zar sistemi organelleri gibi tek bir zarla çevrili olmak yerine, onları çevreleyen iki zara sahiptir. (Kloroplastlar aynı zamanda zarla çevrili keselerden oluşan bir iç-zar sistemine sahiptir.) Diğer hücre tarafından içeri alınan atasal prokaryotların, mitokondri ve kloroplastların iki zarı haline gelen iki adet dış zar içerdiklerine ilişkin kanıtlar vardır. İkinci olarak, mitokondri ve kloroplastlar iç zarlarına tutunmuş halde çembersel birer DNA ve ribozomlar içerirler. Bu organellerdeki DNA, organelin kendi ribozomları üzerinde yapılan ve yine kendilerine ait olan bazı proteinlerin sentezini programlar. Üçüncü olarak, onların olası evrimsel kökenlerinin hücre olmasıyla tutarlı olarak mitokondri ve kloroplastlar, hücre içinde büyüyüp, çoğalan, otonom (bir dereceye kadar bağımsız) organellerdir.

Mitokondri ve kloroplastların enerji dönüştürücüsü olarak nasıl işlev gördükleri Bölüm 9 ve 10'da ele alınacaktır. Burada bu iki organelin yapısı ve rolleri üzerinde duracağız.

Mitokondri: Kimyasal Enerji Dönüşümü

Mitokondri bitkiler, hayvanlar, mantarlar ve birçok protista dahil, hemen hemen tüm ökaryotik hücrelerde bulunur. Bazı hücreler tek ve büyük bir mitokondri içerdiği halde, hücrelerdeki mitokondri sayısı sıklıkla yüzlerce hatta binlerce olabilir. Bu sayı hücrenin metabolik aktivitesine bağlıdır. Örneğin, hareket eden ya da kasılan hücreler daha az aktif hücrelere oranla, daha fazla mitokondri içerirler.

Mitokondri, iki zarla çevrili olup, bu zarların her biri çift katlı fosfolipid ve kendine özgü proteinlere sahiptir (**Şekil 6.17**). Dış zar düz olmakla birlikte, iç zar **krista** adı verilen kıvrımlar içerir. İç zar, mitokondriyi iki iç kompartımana böler. Bunların ilki, iç ve dış zarlar arasındaki dar bir bölge olan zarlar-arası alandır. İkinci bölge ise, iç zar tarafından çevrelenmiş olan **mitokondri matriksi**dir. Matriks, çeşitli enzimleri, mitokondri DNA'sını ve ribozomları içerir. Matriksteki enzimler, hücre solunumunun bazı basamaklarını katalizler. Solunumda görev alan diğer proteinler ve ATP sentezleyen enzim ise iç zara yerleşmiştir. Çok kıvrımlı yüzeyler olan kristalar mitokondri iç zarının yüzey alanını artırır ve böylece hücre solunumunun verimini yükseltir. Bu durum, işlev ve yapı uygunluğunu gösteren bir başka örnek oluşturur.

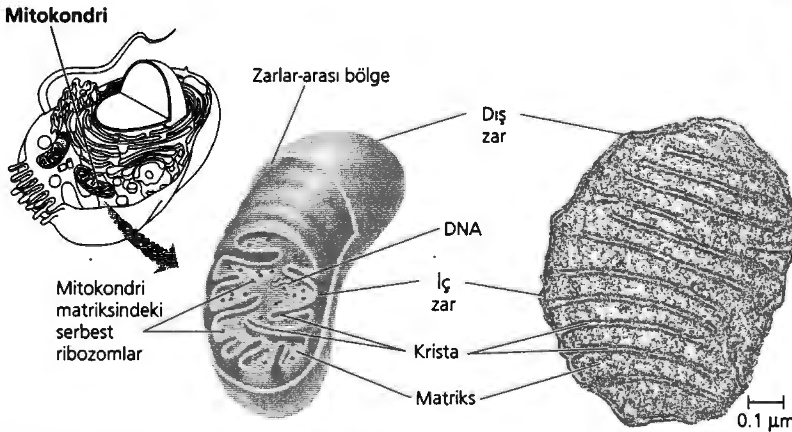
Mitokondriler genellikle 1-10 µm uzunluğundadır. Belirli aralıklarla çekilen filmlerle canlı hücrelerdeki mitokondrilerin, ölü hücrelerin elektron mikrograflarında görüldüğü gibi hareketsiz silindirler şeklinde olmayıp, hareket ettikleri, biçim değiştirdikleri, birbirleriyle kaynaştıkları ve ikiye böldükleri gösterilmiştir. Bu gözlemler canlı hücredeki mitokondrilerin Şekil 6.17'deki hücrede görüldüğü gibi, dallanmış tübüler bir ağ oluşturduğunu anlamaları konusunda hücre biyologlarına yardımcı olmuştur.

Kloroplastlar: Işık Enerjisinin Yakalanması

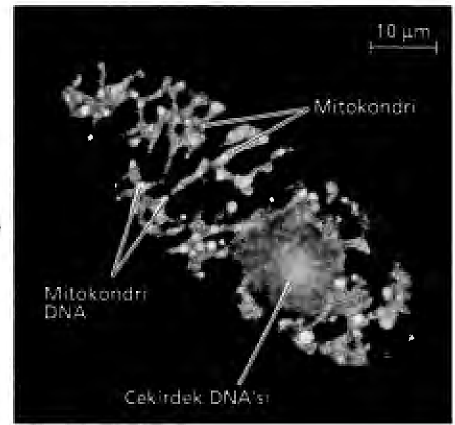
Kloroplastlar, şekerin fotosentez yoluyla üretiminde iş gören enzimler ve diğer moleküllerin yanı sıra, yeşil renkli klorofil pigmentini de içerirler. Merceğe benzeyen bir şekle sahip olan bu organelin uzunluğu 3-6 µm olup, bitki ve alglerin yaprak ve diğer yeşil organlarında bulunur (**Şekil 6.18** ve Şekil 6.27c).

Kloroplastın içeriği iki zardan oluşan bir zarf aracılığı ile sitozolden ayrılmıştır. İki zar arasında dar bir zarlar-arası bölge vardır. Kloroplastın iç kısmında **tilakoid** adı verilen ve yassı kesecikler şeklinde olan bir başka zar sistemi vardır. Bazı bölgelerdeki tilakoidler iskambil kartları gibi üst üste dizilmiş olup, her bir yığın **granum** (çoğulu *grana*) olarak adlandırılır. Tilakoidlerin dışındaki sıvı, kloroplast DNA'sını, ribozomları ve birçok enzimi içeren **stroma**'dır. Kloroplast zarları, bu organelin içini üç kompartımana ayırır: zarlar-arası boşluk, stroma ve thilakoid boşluk. Bölüm 10'da kompartımanlar halindeki bu organizasyonun fotosentez sırasında kloroplastın ışık enerjisini nasıl kimyasal enerjiye dönüştürmesini sağladığını öğreneceksiniz.

Mitokondriler gibi kloroplastlar da mikrograflarda göründüğü gibi durağan ve sert organeller olmayıp, canlı hücrede dinamik bir davranış içindedirler. Şekil değiştirebilen

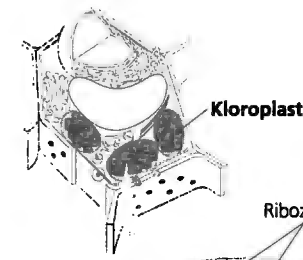


(a) Mitokondrinin şeması ve TEM görüntüsü

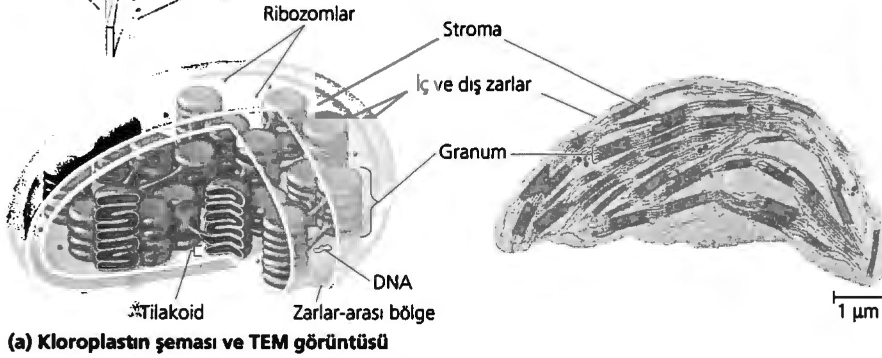


(b) Bir protista hücresindeki mitokondri ağı

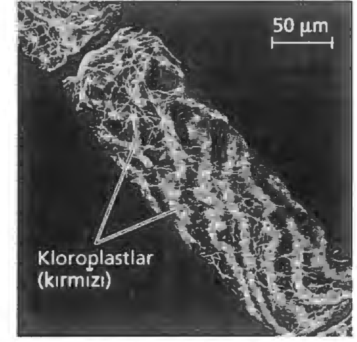
▲ **Şekil 6.17 Hücre solunumunun yapıldığı yer olan mitokondri. (a)** Mitokondrinin iç ve dış zarları hem çizimde hem de elektron mikrografta (TEM) görülmektedir. İç zarın yaptığı kıvrımlara krista denir; bu kıvrımlar yüzey alanını artırır. Mitokondrinin kesiti şeklindeki çizim, zarlarla çevrelenmiş iki bölme olan zarlar-arası alan ve mitokondri matriksini göstermektedir. Solunum enzimlerinin çoğu iç zarda ve matrikste yer alır. Matrikste serbest ribozomlar da bulunur. DNA molekülleri genellikle çembersel formda olup, mitokondri iç zarına tutunmuş haldedir. **(b)** Işık mikrografı, tek-hücreli bir protista olan *Euglena gracilis*'i TEM'den çok daha küçük büyütme ile göstermektedir. Mitokondri matriksi yeşile boyanmıştır. Mitokondri, dallanmış yapılı tübüler bir ağ oluşturmaktadır. Çekirdek DNA'sı kırmızıya boyanmış olup, mitokondriyel DNA parlak sarı noktalar halinde görülmektedir.



▼ **Şekil 6.18 Fotosentezin yapıldığı yer olan kloroplast.** **(a)** Bitkilerin çoğu burada görülenlere benzeyen disk şeklinde kloroplastlar içerir. Tipik bir kloroplast, üç kompartımana sahiptir: zarlar-arası bölge, stroma ve tilakoid boşluk. Serbest ribozomlar, stroma içerisinde bulunur; ribozomlar, kloroplast DNA moleküllerinden kopyalanmıştır. **(b)** Bu floresan mikrografı, kloroplastı spiral olması nedeniyle *Spirogyra crassa* adı verilmiş olan yeşil algin bir hücresini göstermektedir. Doğal ışık altında kloroplastlar yeşil renkli görülür; fakat, ultraviyole ışığı altında kloroplastlar, burada görüldüğü gibi kırmızı ışık yayarlar.



(a) Kloroplastın şeması ve TEM görüntüsü



(b) Bir alg hücresindeki kloroplastlar

kloroplast büyür ve zaman zaman ikiye bölünerek çoğalır, mitokondri ve diğer organeller gibi hücre iskeletindeki yolları izleyerek hareket eder.

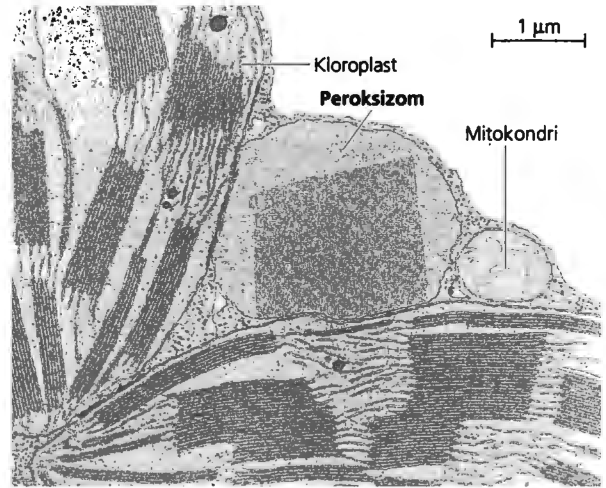
Kloroplast, **plastid** adı verilen özelleşmiş bitki organelleri ailesinin bir üyesidir. Bir plastid tipi olan *amiloplast* özellikle kök ve yumrularda nişasta (amiloz) depolayan renksiz bir organeldir. Bir başka plastid olan *kromoplast* ise meyve ve çiçeklere turuncu ve sarı renklerini veren pigmentler içerir.

Peroksizomlar: Oksidasyon

Peroksizom tek bir zarla çevrili, özelleşmiş metabolik kompartımandır (**Şekil 6.19**). Peroksizomlar çeşitli substratlardan uzaklaştırdıkları hidrojenleri oksijene (O_2) aktararak, yan-ürün olarak hidrojen peroksit (H_2O_2) oluşturan enzimler içerirler. Organelin adı, oluşan peroksitten türetilmiştir. Bu tepkimeler, çok farklı işlevlere sahip olabilir. Bazı peroksizomlar yağ asitlerini daha küçük moleküllere yıkmak için oksijen kullanır. Oluşturulan küçük moleküller, hücre solunumu için yakıt oluşturmak üzere mitokondrilere gönderilirler. Karaciğerdeki peroksizomlar alkol ve diğer zararlı bileşikleri detoksifiye etmek için, bu zehirlerden oksijene hidrojen aktarımı yaparlar. Peroksizomlar tarafından oluşturulan H_2O_2'nin kendisi de toksiktir, ancak bu organel H_2O_2'i suya dönüştüren bir enzimi de içerir. Bu durum hücrenin kompartımanlara ayrılmış yapısının hücre işlevleri için ne kadar önemli olduğuna bir başka örnektir: Şöyle ki; hidrojen peroksit üreten enzimlerle, bu toksik bileşiği uzaklaştıran enzimler bunlardan zarar görebilecek diğer hücre elemanlarından bu yolla ayrılmış olur.

Glioksizom adı verilen özelleşmiş peroksizomlar, bitki tohumlarının yağ-depolayan dokularında yer alırlar. Bu organel yağ asitlerinin şekere dönüşümünü başlatan enzimler içerir. Filizlenmekte olan tohum, fotosentez ile kendi şekerini üretene kadar, oluşan bu şekeri enerji ve karbon kaynağı olarak kullanır.

Peroksizomların diğer organellerle nasıl ilişkili olduğu halen cevaplanmamış bir sorudur. Bu organeller, sitozolde ve ER'de yapılan proteinlerin, ve endoplazmik retikulumun ve peroksizomun kendi içinde yapılan lipitlerin bir araya getirilmesiyle daha da büyürler. Peroksizomlar belirli bir büyüklüğe ulaştığında, ikiye bölünerek sayıca artış gösterebilirler. Bu durum peroksizomun endosimbiyotik evrimsel orijine sahip olduğu fikrini akla getirse de, bu senaryoya karşı çıkanlar da vardır. Bu konudaki tartışma sürmektedir.



▲ **Şekil 6.19 Peroksizom.** Peroksizomlar kabaca küresel biçimli olup, genellikle granüllü ya da kristal yapıda bir merkezi kısım içerirler. Bu kısmın, yoğun olarak bir arada bulunan enzim molekülleri olduğu düşünülmektedir. Buradaki peroksizom bir yaprak hücresi içindedir (TEM). Bu peroksizomun iki kloroplast ve bir mitokondriye yakın konumda bulunduğuna dikkat ediniz. Bu organeller, bazı metabolik işlevlerde peroksizomlarla işbirliği içindedir.

KAVRAM KONTROLÜ 6.5

1. Kloroplastlarla mitokondrilerin iki ortak özelliğini belirtiniz. Bunu yaparken her ikisinin işlevini ve zar yapısını dikkate alınız.
2. Bitki hücreleri mitokondri içerir mi? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Sınıf arkadaşlarınızdan birisi mitokondri ve kloroplastların iç-zar sistemi içinde sınıflandırılması gerektiğini ileri sürüyor olsun. Bu öneriye karşı çıkan bir görüş oluşturunuz.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

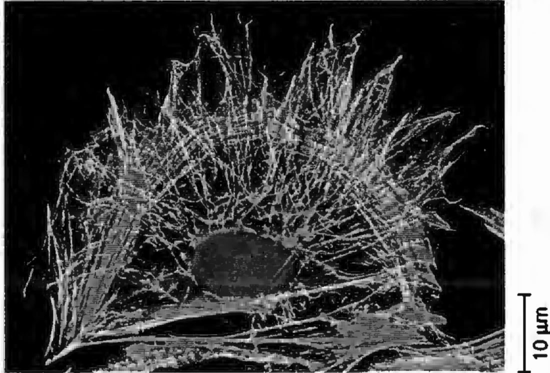
KAVRAM 6.6

Hücre iskeleti, hücre içindeki yapıları ve aktiviteleri organize eden ipliksi ağlardan oluşur

Elektron mikroskobun erken dönemlerinde biyologlar, ökaryotik hücrede bulunan organellerin sitozol içinde serbestçe yüzdüklerini düşünüyorlardı. Ancak, ışık mikroskobu ve elektron mikroskobunda sağlanan ilerlemeler, sitoplazma içinde uzanan, lifsi, ağ yapısındaki **hücre iskeletini** ortaya çıkardı (**Şekil 6.20**). Hücre içindeki yapıların ve faaliyetlerin organizasyonunda çok temel bir rol oynayan hücre iskeleti, üç tip moleküler yapıdan oluşur: mikrotübüller, mikrofilamentler ve intermediyer filamentler.

Hücre İskeletinin Rolleri: Destek ve Hareket

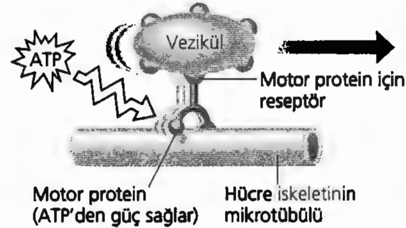
Hücre iskeletinin en göze çarpan işlevi, hücreye mekanik destek sağlamak ve onun biçimini korumaktır. Bu işlev, özellikle hayvan hücreleri için önemlidir; çünkü bu hücreler duvardan yoksundur. Hücre iskeletinin dikkate değer gücü ve kendini yenileme yeteneği onun yapısından kaynaklanır.



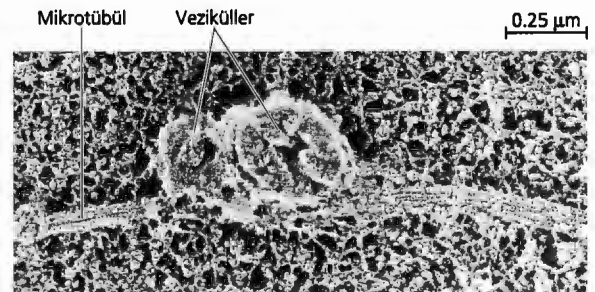
▲ **Şekil 6.20 Hücre iskeleti.** Bu floresan mikrografta görüldüğü gibi, hücre iskeleti hücrenin tamamına yayılmıştır. Hücre iskeleti elemanları farklı floresan moleküllerle etiketlenmiştir: mikrotübüller yeşil, mikrofilamentler kırmızı renktedir. Hücre iskeletinin üçüncü ögesi olan intermediyer filamentler burada belirgin değildir. (Çekirdek içindeki DNA mavi renktedir.)

Bir çatı örtüsü gibi, hücre iskeleti de kendi yapısal elementleri tarafından uygulanan zıt güçler arasındaki denge ile kararlı halde tutulur. Bir hayvan iskeletinin diğer vücut kısımlarını kendi yerlerinde tutmasına benzer şekilde, hücre iskeleti de birçok organeli ve hatta sitozolik enzim moleküllerini yerli yerinde tutar. Ancak, hücre iskeleti bir hayvanın iskeletinden çok daha dinamiktir. Hücrenin belirli bir kısmındaki iskelet elemanları burayı hızla boşaltabilir ve başka bir hücre kısmında yeniden bir araya gelerek, hücrenin biçimini değiştirirler.

Hücre iskeleti çeşitli tipteki hücre hareketlerinde de görev alır. *Hücre hareketi* terimi hem hücrenin yer değiştirmesini, hem de hücre kısımlarının daha kısıtlı hareketlerini kapsar. Hücre hareketi genellikle hücre iskeletinin **motor proteinlerle** etkileşimini gerektirir. Bu tip hücre hareketine ait çok fazla örnek vardır. Hücre iskeleti elemanları ve motor proteinler, hücrelerin hücre dışındaki fibriller boyunca hareketini olası kılacak şekilde plazma zarındaki moleküllerle birlikte çalışırlar. Motor proteinler, sil ve kamçıların içindeki mikrotübüllerin birbirlerini kavramasını sağlayarak, bu organellerin bükülmesini mümkün kılarlar. Mikrofilamentler de aynı mekanizma ile kas hücrelerinin kasılmasını sağlar. Veziküller ve diğer organeller hücre iskeletinin oluşturduğu bu yollar üzerinde hedeflerine doğru "yürümek" için sıklıkla motor protein "ayakları" kullanırlar. Örneğin nörotransmitter molekülleri içeren veziküller, sinir hücrelerinin uzantıları olan ve komşu hücrelere kimyasal mesaj ileten molekülleri salan akson uçlarına bu şekilde giderler (**Şekil 6.21**).



(a) Veziküller üzerindeki reseptörlere tutunan motor proteinler vezikülleri mikrotübüller ya da bazı durumlarda mikrofilamentler boyunca "yürütür."

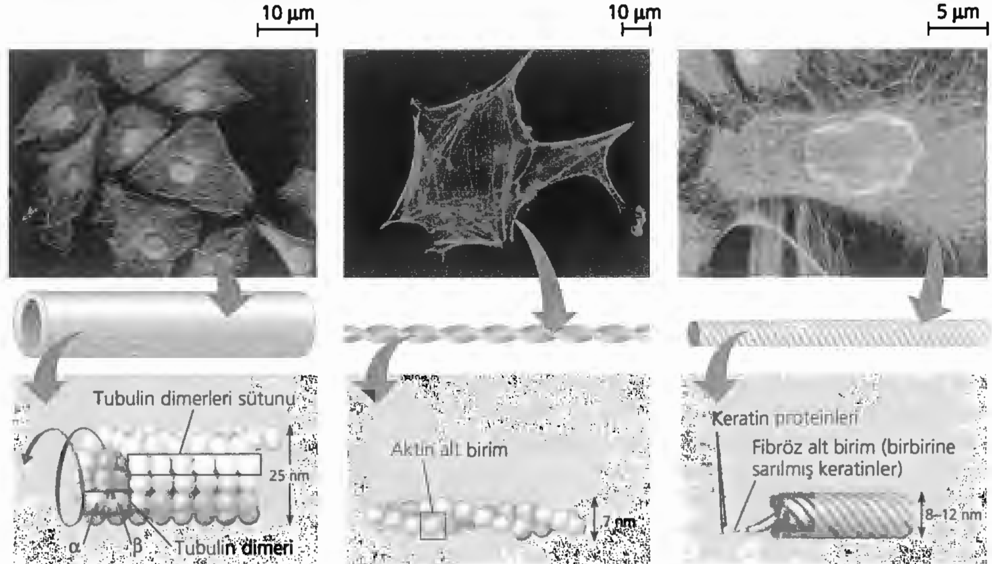


(b) Mürekkep balığının dev aksonuna (sinir hücresi uzantısı) ait bu SEM görüntüsünde nörotransmitterleri içeren iki vezikül (a)'da gösterilen mekanizma aracılığı ile aksonun ucuna doğru hareket etmektedir.

▲ **Şekil 6.21 Motor proteinler ve hücre iskeleti.**

Tablo 6.1 Hücre İskeletinin Yapı ve İşlevi

Özellik	Mikrotübüller (Tubulin Polimerleri)	Mikrofilamentler (Aktin Filamentleri)	İntermediyer Filamentler
Yapı	İçi boş tüpler; duvarı, tubulin moleküllerinden oluşan 13 sütundan oluşur	Üst üste sarılı iki adet aktin iplikçiği; iplikçiklerin her biri aktin alt birimlerinden oluşmuş polimerdir	Daha kalın kablolar şeklinde birbirine dolanmış fibröz proteinler
Çap	15 nm'lik lümen ile birlikte 25 nm	7 nm	8–12 nm
Protein alt birimleri	α tubulin ve β tubulinden oluşan tubulin dimeri	Aktin	Hücre tipine bağlı olarak, birkaç farklı proteinden (keratin gibi) biri
Temel işlevleri	Hücre biçiminin korunması (baskıya direnen "kuşaklar") Hücre hareketi (sil ve kamçıda olduğu gibi) Hücre bölünmesi sırasındaki kromozom hareketleri Organel hareketleri	Hücre biçiminin korunması (gerilmeye dayanıklı elementler) Hücre biçimi değişiklikleri Kas kasılması Sitoplazma akımı Hücre hareketi (yalancıayaktaki gibi) Hücre bölünmesi (bölünme oluklarının oluşması)	Hücre biçiminin korunması (gerilmeye dayanıklı elementler) Çekirdek ve diğer bazı organelleri yerlerine sabitlemek Nükleer laminayı oluşturmak



Hücre biyolojisi çalışmaları için tercih edilen bir hücre tipi olan fibroblastların floresan mikrografları. Her birinde ilgili yapı floresan moleküllerle işaretlenmiştir. Birinci ve üçüncü mikrografta, çekirdekteki DNA da işaretlenmiştir (mavi ya da turuncu).

ER'den tomurcuklanan veziküller Golgi'ye hücre iskeletindeki yollar aracılığı ile ulaşır. Hücre iskeleti plazma zarının içeriye doğru çökmesini sağlayarak, besin kofullarını ve diğer fagositik vezikülleri oluşturmasında da işe karışır. Büyük bitki hücreleri içindeki madde sirkülasyonunu sağlayan sitoplazma akımları da, hücre iskeletinin ortaya çıkardığı bir başka hücresel harekettir.

Hücre İskeletinin Elemanları

Şimdi hücre iskeletini kuran üç temel lif tipini daha yakından inceleyim. Üç lif tipinin en kalını *mikrotübüllerdir*. *Mikrofilamentler* (aktin filamentleri olarak da bilinirler) en ince olan liflerdir. *İntermediyer filametler* ise orta kalınlıktadırlar.

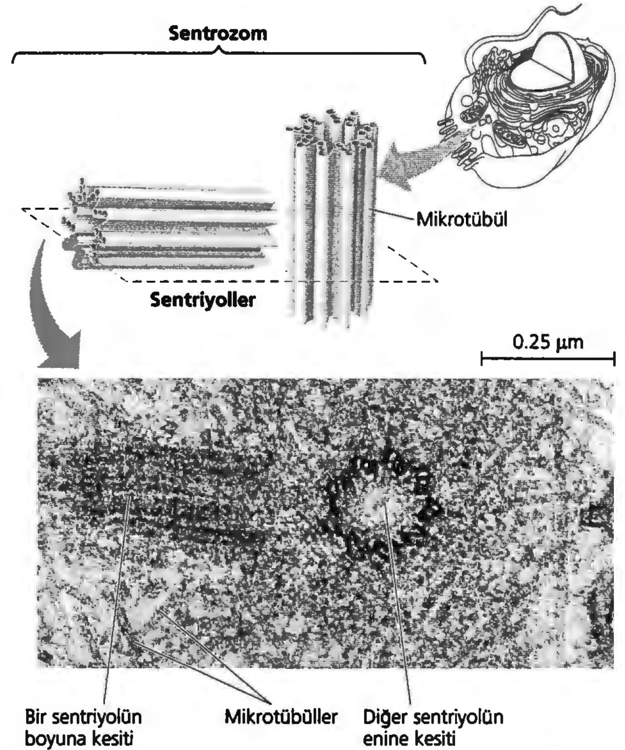
Mikrotübüller

Tüm ökaryotik hücreler, çapları yaklaşık 25 nm, uzunlukları ise 200 nm ile 25 µm arasında değişen, içleri boş çubuklar şeklindeki **mikrotübüller** içerir. İçi boş olan tübül duvarı, tubulin adı verilen globüler proteinden yapılmıştır. Her tubulin proteini *dimerik* yapıda olup, iki alt birimden oluşur. Tubulin dimeri, birbirlerinden çok az farklı polipeptidler olan α-tubulin ve β-tubulinden oluşur. Mikrotübüllerin boyu, her iki ucuna tubulin dimerlerinin eklenmesiyle uzar. Mikrotübüller, kendilerini kuran birimlere yıkılabilir ve bu tubulinler hücrenin başka bir yerindeki mikrotübüllerin kurulması için kullanılırlar. Tubulin dimerlerinin oryantasyonlarından dolayı mikrotübülün iki ucu birbirinden farklıdır.

Uçlardan biri tubulin dimerlerini diğerine göre daha hızlı biriktirir ya da salar ve bu yolla hücresel aktiviteler sırasında önemli ölçüde uzayabilir ya da kısalabilir. (Bu uca "artı uç" denmesinin nedeni, sadece tubulin proteinlerini eklemesi değil, hem uzama hem de kısalma hızlarının daha fazla olmasıdır.)

Mikrotübüller hücreye biçim verip, onu desteklemelerinin yanı sıra, motor proteinlere sahip organellerin hareket etmesini sağlayan yollar olarak da görev yaparlar. Şekil 6.21'deki örneğe ek olarak, mikrotübüller salgı veziküllerini Golgi aygıtından plazma zarına yönlendirirler. Bölüm 12'de incelenecek olan hücre bölünmesi sırasında kromozomların ayrılmasından sorumlu olan elemanlar da mikrotübüllerdir.

Sentrozomlar ve Sentriyoller Hayvan hücrelerindeki mikrotübüllerin uzamaya başladığı yer, çekirdek yakınında bulunan ve "mikrotübül organize edici merkez" denilen **sentrozom**dur. Bu mikrotübüller baskıya karşı koyan hücre iskeleti kuşakları gibi iş görürler. Hayvan hücresindeki sentrozomun içinde, üçlü mikrotübüllerin dokuz set halinde düzenlenerek oluşturduğu halkasal bir yapı olan bir çift **sentriyol** bulunur (**Şekil 6.22**). Hayvan hücresi bölünmeden önce, sentriyoller replike olur. Sentriyolleri içeren sentrozomlar hayvan hücrelerinde mikrotübül birliğinin organizasyonuna yardımcı olmakla birlikte, bütün ökaryotlar için bu işlem zorunlu değildir. Mantarlarda ve hemen hemen bütün bitki hücrelerinde sentriyol içeren sentrozomlar bulunmadığı halde, iyi organize olmuş mikrotübüller bulunur. Öyle görünüyor ki bu hücrelerdeki diğer mikrotübül organizasyon merkezleri, sentrozomların rolünü üstlenmiştir.



▲Bir çift sentriyol içeren sentrozom. Hayvan hücrelerinin çoğu çekirdeğe yakın bir bölgede bulunan ve hücre mikrotübüllerinin oluşmaya başladığı yer olan bir sentrozoma sahiptir. Sentrozomun içinde her biri yaklaşık 250 nm (0.25 µm) çapında olan bir çift sentriyol vardır. İki sentriyol birbirine dik açı yapacak şekilde yerleşmiş olup, her biri dokuz set halinde üçlü mikrotübülden yapılmıştır. Çizimdeki mavi kısımlar, mikrotübül üçlülerini birleştiren tubulin olmayan proteinleri temsil etmektedir (TEM).

? *Bir sentrozomda kaç tane mikrotübül vardır? Çizim üzerinde bir mikrotübülü daire içine alarak yapısını tanımlayınız. Bir üçlüyü (tripleti) daire içine alarak gösteriniz.*

Siller ve Kamçılar Ökaryotlarda özgül bir düzenleniş sergileyen mikrotübüller **kamçı** (tekili, *flagellum*) ve **sillerin** (tekili, *cilium*) vuruş şeklindeki hareketinden sorumludur. (Şekil 6.5'de görülen bakteri kamçısı tamamen farklı bir yapıdadır.) Birhücreli ökaryotların birçoğu hareketli uzantılar olan sil ya da kamçı aracılığı ile su içinde ilerler. Hayvanların sperm hücreleri, algler ve bazı bitkiler ise kamçı taşırlar. Eğer hücrelerden uzanan sil ya da kamçılar bir doku tabakasına ait kısımlar olarak orada bulunuyorsa, sıvının bu doku yüzeyinde hareket etmesini sağlarlar. Örneğin, nefes borusunun içini döşeyen siller, tutuklanmış atıkları içeren mukusun akciğerlerden dışarı doğru süpürülmesini sağlarlar (bakınız Şekil 6.3'deki EM'ler). Kadınlardaki üreme organında yumurta kanalını döşeyen siller, yumurtanın uterusa doğru hareket etmesine yardım eder.

Hücre yüzeyinde genellikle çok sayıda sil bulunur. Çapları yaklaşık 0.25 µm, uzunlukları ise 2-20 µm arasındadır. Kamçılar da aynı çapta olmakla birlikte, uzunlukları 10-200 µm'dir. Kamçılı hücreler sadece bir ya da birkaç kamçı içerirler.

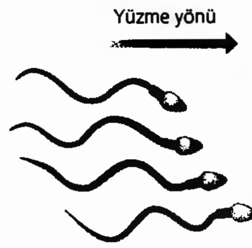
Kamçı ve silin çırpılma biçimleri birbirlerinden farklıdır (**Şekil 6.23**). Kamçı dalgalanarak hareket eder. Bu dalgalanma, balığın kuyruğuna benzer şekilde, kamçı ekseni ile aynı yönde bir güç yaratır. Buna karşılık siller kayığın küreklerine benzer şekilde hareket eder ve sil eksenine dik yönde güç oluştururlar.

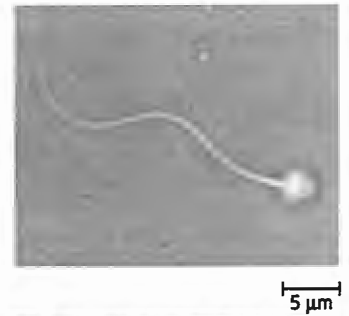
Sil, hücre için sinyal alıcı bir "anten" gibi de davranır. Bu işleve sahip olan siller genellikle hareketsiz olup, hücrede sadece bir tanedir. (Aslına bakılırsa, omurgalı hayvanlarda hemen hemen her hücre, bu tip bir sil içerir ve buna *primer sil* adı verilir.) Bu tip sillerin zar proteinleri, hücre dışından gelen moleküler sinyalleri hücre içine aktararak, hücre aktivitelerinde değişikliklere yol açan sinyal yollarını tetikler. Sil aracılığı ile gerçekleşen sinyal iletimi beyin işlevlerinde ve embriyonik gelişimde önemli bir yer tutar.

Uzunlukları, hücre başına düşen sayıları ve çırpılma biçimleri farklı olmakla birlikte, siller ve kamçılar ortak bir yapıya sahiptir. Hareketli her sil ve kamçı, plazma zarının uzantısı tarafından sarılmış bir grup mikrotübül içerir (**Şekil 6.24**). Dokuz adet mikrotübül çifti, bir halka oluşturacak şekilde dizilmiştir. Bu halkanın ortasında iki tane tekli mikro-

►Şekil 6.23 Kamçı ve sil hareketlerinin karşılaştırılması.

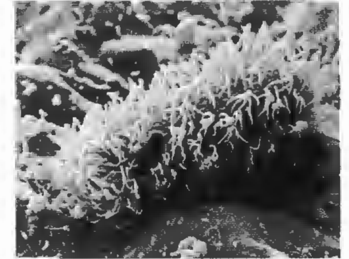
(a) Kamçı hareketi. Kamçı genellikle dalga şeklinde salınır. Yılanın hareketine benzeyen bu hareket, hücreyi kamçı ekseni ile aynı yönde hareket ettirir. İnsan sperm hücrelerinin ilerleyişi kamçı hareketine bir örnek oluşturur (LM).





(b) Sil hareketi. Siller ileri geri hareket ederler. Hızlı bir güç darbesi, hücreyi sil eksenine dik yönde hareket ettirir. Daha yavaş olan geri dönüş darbesi sırasında sil bükülür ve hücre yüzeyinin daha yakınında yanlamasına sürünür. Tatlı sularda yaşayan bir protista olan *Colpidium*'un yüzeyini kaplayan yoğun sil topluluğu saniyede 40-60 vuruş yapar (renklendirilmiş SEM).





Mikrotübüller

Plazma zarı

Bazal cisim

0.5 µm

(a) Hareketli bir silin boyuna kesiti, yapı boyunca uzanan mikrotübülleri göstermektedir (TEM)

0.1 µm

Dış mikrotübül çifti

Dynein proteinleri

Merkezi mikrotübül

Radyal uzantı

Dıştaki çiftler arasındaki çapraz bağları kuran proteinler

Plazma zarı

(b) Hareketli bir silin enine kesiti, mikrotübüllerin "9+2" düzenlenişini göstermektedir (TEM). Dıştaki mikrotübül çiftleri ile merkezi mikrotübül çifti, radyal uzantıları da içeren esnek çapraz-bağ proteinleri ile (çizimde mavi) bir arada tutulurlar. Mikrotübül çiftleri aynı zamanda dynein adı verilen motor proteinlere de tutunurlar (çizimde kırmızı).

0.1 µm

Üçlü

Bazal cismin enine kesiti

(c) Bazal cisim: Sil ya da kamçının dokuz adet dış mikrotübül çifti bazal cismin içine doğru uzanır ve orada bir başka mikrotübül ile birleşerek, dokuz adet tripletten oluşan bir hakla oluşturur. Her triplet bir sonraki triplete tubulin-olmayan proteinlerle (şemada ince mavi çizgiler) bağlanmıştır. "9+0" şekindeki bu düzenlenişte merkezdeki iki mikrotübül yoktur; çünkü bunlar bazal cismin üst tarafında sonlanırlar (TEM).

▲ Şekil 6.24 Kamçı ya da hareketli silin yapısı.

ÇİZİNİZ *(a) şıkkında bir mikrotübül çiftini daire içine alınız. Bunların nerede sonlandığını gösterek, (c) şıkkındaki bazal cismin enine kesitinde neden görülmediklerini açıklayınız.*

tübül yer alır. "9+2" düzenlenişi olarak adlandırılan bu şema bütün ökaryotik sil ve kamçılarda bulunur (Hareketsiz olan primer siller "9+0" düzeninde olup, merkezdeki mikrotübül çiftinden yoksundur.) Sil ve kamçının mikrotübül birliği, "9+0" şeklindeki üçlü mikrotübül düzenine sahip sentriyol ile benzer yapıda olan **bazal cisim** aracılığı ile hücreye tutunur. İnsanlar da dahil birçok hayvanda döllenme yapan spermin kamçısına ait bazal cisim, yumurta içerisine girer ve sentriyol haline gelir.

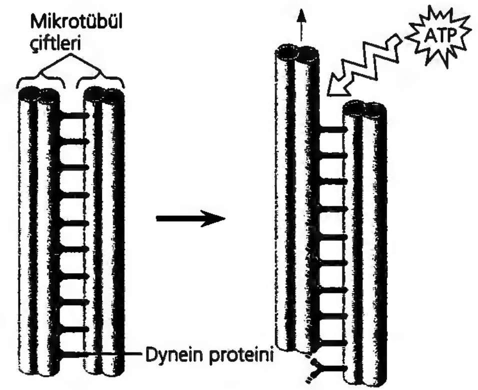
Kamçı ve hareketli siller boyunca düzgün aralıklarla yer alan esnek çapraz-bağ proteinleri, dıştaki çifte mikrotübülleri birbirlerine ve merkezdeki iki mikrotübüle bağlar. Dıştaki her mikrotübül çifti, çiftli yapıda yan kollar içerir; mikrotübül boyunca yerleşmiş olan bu yan kollar komşu çiftlere doğru uzanır. Bunlar **dynein** adı verilen ve bir kaç polipeptidden oluşan motor proteinlerdir. Dyneinler, sil ve kamçının bükülmesinden sorumludurlar. Dynein molekülü, karmaşık hareketleri içeren bir döngü sergiler. Bu hareketler, proteinin konformasyon değişiklikleri sonucunda ortaya çıkar ve konformasyon değişikliği için gerekli enerji ATP'den sağlanır (Şekil 6.25).

Dyneine bağlı kıvrılma, mekanik olarak yürümeye benzer. Tipik bir dynein proteini, komşu mikrotübül çifti üzerinde "yürüyen" iki "ayak" içerir. Ayaklardan biri temas halinde iken, diğeri mikrotübül boyunca adım atar gibi ilerler. Mikrotübül çiftlerinin hareketinde herhangi bir engelleme olmaksızın, bir çiftin diğerinin yüzeyi üzerindeki "yürüyüşü" devam eder. Bu hareket sil ya da kamçının bükülmesine değil, boyunun uzamasına neden olur (bakınız Şekil 6.25a). Sil ya da kamçının yanal hareketi için, "yürüyen" dyneinin çekeceği bir şeyler olması gerekir. Bu durum dizinizi hareket ettirmek için, bacak kaslarının kemiklere doğru çekilmesine benzer. Sil ve kamçıdaki mikrotübül çiftlerinin, dıştaki çiftlerin içe bakan kısmında yer alan çapraz- bağ proteinleri, radyal çubuklar ve diğer yapısal elementler ile yerlerinde tutuldukları görülür. Dolayısıyla, komşu çiftler birbirlerinden çok uzağa kayamazlar. Bunun yerine, dynein "yürümesi" tarafından uygulanan güçler, sil ya da kamçının bükülmesine ve çiftlerin eğilmesine neden olur (bakınız Şekil 6.25b ve c).

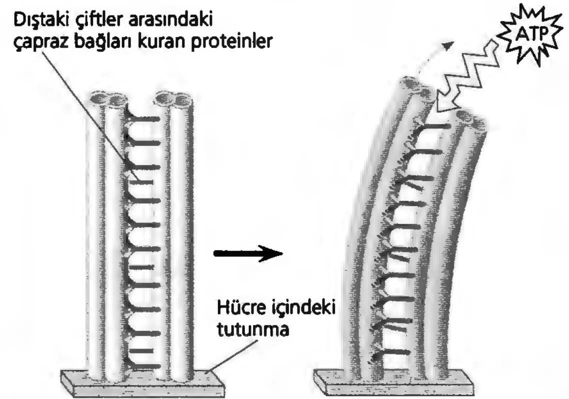
Mikrofilamentler (Aktin Filamentleri)

Mikrofilamentler yaklaşık 7 nm çapında katı çubuklardır. Bir globüler protein olan **aktin** moleküllerinden yapılmış oldukları için, aktin filamentleri olarak da adlandırılırlar. Bir mikrofilament, aktin alt birimlerinden yapılmış ve birbiri üzerine sarılmış iki zincirden ibarettir (bakınız Tablo 6.1). Mikrofilamentler, doğrusal filamentler olmakla birlikte, belirli proteinlerin aktin filamenti boyunca bağlanması ve yeni bir filament yan dalının uzanmasına izin vermesi durumunda, yapısal ağlar oluşturabilirler. Mikrotübüller gibi mikrofilamentler de tüm ökaryotik hücrelerde bulunurlar.

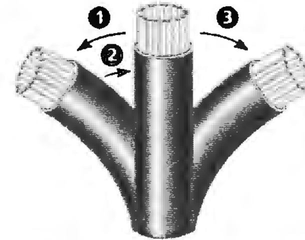
Mikrotübüllerin sıkıştırılmaya karşı koyma rolüne karşılık, hücre iskeletindeki mikrofilamentlerin yapısal rolü, gerilmeye (çekme güçlerine) dayanmaktadır. Mikrofilamentlerin diğer proteinlerle bir araya gelerek oluşturduğu üç-boyutlu ağ yapısı (*korteks mikrofilamentleri*), plazma zarının hemen



(a) Serbest dynein hareketinin etkisi. Eğer sil ya da kamçı çapraz-bağ proteinleri içermiyorsa, mikrotübül çiftlerinden biri boyunca yerleşmiş her dyneinin iki ayağı, komşu mikrotübül çiftini yakalayıp bırakır. Bu hareket için gereken enerji ATP'den sağlanır. Bu "yürüme" hareketi komşu mikrotübül çiftini yukarı doğru iter. Komşu mikrotübül çiftleri bükülmek yerine birbiri üzerinde kayar.

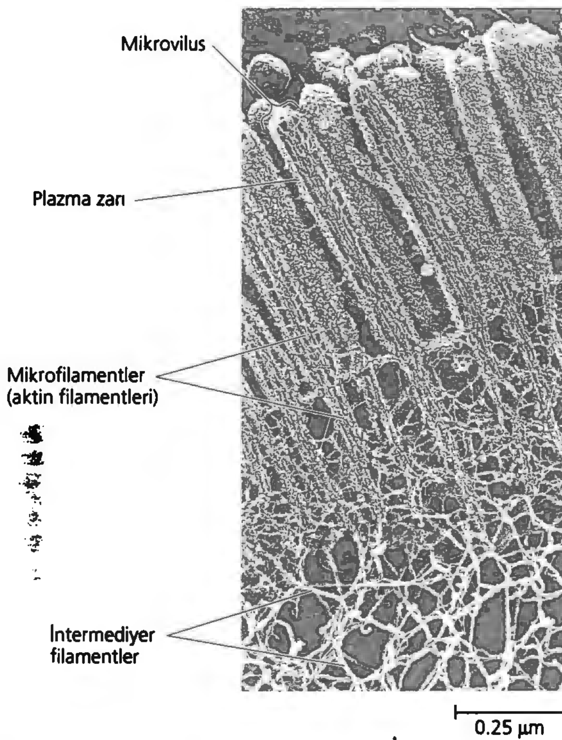


(b) Çapraz-bağ proteinlerinin etkisi. Sil ya da kamçı içindeki komşu mikrotübül çiftleri, birbiri üzerinde fazla uzağa kayamaz; çünkü bunlar proteinler tarafından fiziksel olarak engellenmişlerdir. Bu nedenle bükülürler. (Burada Şekil 6.24b'deki dokuz dış çiftin sadece iki tanesi gösterilmiştir.)

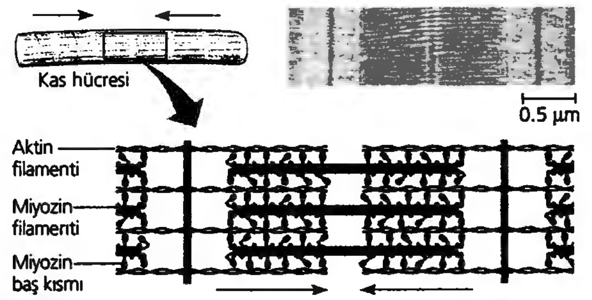


(c) Dalga-benzeri hareket. Çok sayıda dyneinin senkronize hareketi muhtemelen sil ya da kamçının tabanında başlayan ve uç tarafa doğru ilerleyen bir bükülmeye neden olur. Burada gösterilenlere benzeyen sağa ve sola doğru çok sayıda ardışık bükülme, dalga benzeri bir hareket ile sonuçlanır. Bu şemada merkezdeki iki mikrotübül ve çapraz-bağ proteinleri gösterilmemiştir.

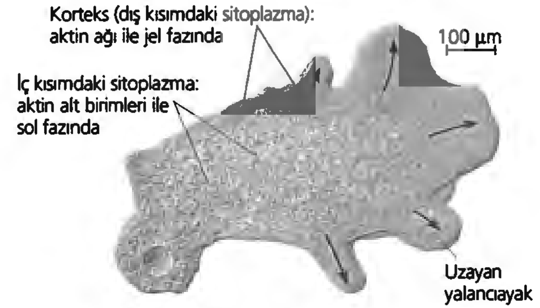
▲ Şekil 6.25 **Dyneinin "yürümesi" sil ve kamçıyı nasıl hareket ettirir?**



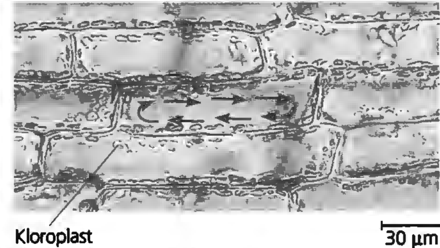
▲ **Şekil 6.26 Mikrofilamentlerin yapısal rolü.** Besinleri absrob-layan bu bağırsak hücresinin yüzey alanı çok sayıda mikrovillus (çoğulu *mikrovilli*) ile artmıştır. Mikrovilluslar, mikrofilament demetleri ile güçlendirilmiş hücre uzantılarıdır. Bu yapılardaki aktin filamentler, intermediyer filamentlerin oluşturduğu ağa tutunmuşlardır (TEM).



(a) Kas hücresinin kasılmasındaki miyozin motorlar. Miyozin uzantılarının (diğer bir deyişle başlarının) "yürüyüşü", birbirlerine paralel miyozin ve aktin filamentleri birbiri üzerinde kaydırır. Böylece aktin filamentler, ortada (kırmızı oklar) birbirine yaklaşır. Bu durum kas hücresinin boyunu kısaltır. Kas kasılması çok sayıda kas hücresinin boyunun aynı anda kısalması ile gerçekleşir (TEM).



(b) Ameboid hareket. Aktin filamentlerin miyozin ile etkileşimi, hücrenin kasılmasına neden olur ve hücrenin arkada sürüklenen ucunu (solda) ileri (sağa doğru) çeker (LM).



(c) Bitki hücrelerindeki sitoplazma akımı. Bir sitoplazma tabakası, paralel aktin filamentlerin oluşturduğu halı üzerinde hareket ederek, hücre içinde dairesel olarak döner. Sitozol sıvısı içindeki organellere tutunmuş haldeki miyozin motorlar, aktin ile etkileşerek bu akımı sürdürebilir.

▲ **Şekil 6.27 Mikrofilamentler ve hareket.** Bu üç örnekte aktin filamentlerle motor proteinler arasındaki etkileşimler hücre hareketini ortaya çıkarmaktadır.

altında yer alır ve hücre biçiminin desteklenmesine yardımcı olur (bakınız Şekil 6.8). Bu ağsı yapı, sitoplazmanın **korteks** adı verilen dış tabakasına jöle gibi yarı-katı bir kıvam kazandırır. Buna karşılık sitoplazmanın iç kısmı daha akışkan bir sıvı (*sol*) halindedir. İnce bağırsak hücreleri gibi plazma zarlarından madde taşımak için özelleşmiş olan hayvan hücrelerinde, mikrofilament demetleri mikrovillusların merkezi yapısını oluşturur. Mikrovilluslar, hücrenin yüzey alanını genişleten ince uzantılardır (**Şekil 6.26**).

Mikrofilamentler özellikle kas hücrelerindeki kasılma mekanizmasının bir parçası olmaları nedeniyle, hücre hareketinde rol oynarlar. Binlerce aktin filamenti kas hücresinde boylamasına uzanan paralel demetler oluşturur. Bu demetlerin arasında, **miyozin** proteininden oluşan daha kalın filamentler yerleşmiştir (**Şekil 6.27a**). Dyneinin mikrotübüllerle etkileştiğinde yaptığına benzer şekilde, miyozin de aktin filamentleri boyunca "yürüyen" uzantılara sahip olduğu için, motor protein olarak davranır. Kas hücresinin kasılması, aktin ve miyozin filamentlerinin, hücrenin boyunu kısaltacak şekilde, birbirleri üzerinde kaymasından kaynaklanır. Diğer hücre tiplerinde aktin filamentleri miyozin ile bir araya gelerek, kas hücrelerindeki düzenlemenin daha basit ve minyatür şeklini oluşturur. Aktin ve miyozinden oluşan bu agregatlar, hücrelerin lokal olarak kasılmalarından sorumludur. Örneğin mikrofilamentlerin kasılan şeridi, iki yavru hücreye bölünmekte olan hayvan hücresini dıştan sıkarak segmentasyon oluğunu meydana getirir.

Aktin ve miyozin filamentler tarafından meydana getirilen bölgesel kasılma, aynı zamanda ameboid harekette de rol oynar (**Şekil 6.27b**). Amip gibi bir hücre, **yalancıayak (pseudopodia)** (Yunanca *pseudes,* sahte ve *pod,* ayak de-

mektir) adı verilen ve hücreleri ileri doğru hareket ettiren hücresel uzantılar sayesinde yerde sürünerek hareket eder. Yalancıayaklar, aktin alt birimlerinin mikrofilament ağı halinde bir araya gelmesiyle uzar; bu ağ oluşurken bu hücresel uzantıların içerisinde sitoplazma sol halinden jel haline dönüşür. Yalancıayak üzerindeki hücre yüzeyi proteinleri, "yola" güçlü bir biçimde tutunurlar. Bundan sonra, hücrenin arkada sürüklenen tarafındaki miyozin ile mikrofilamentlerin etkileşimi bu bölgenin kasılmasına neden olur. Böylece hücre yüzeyinin tutunmuş kısımları gevşer ve yalancıayağa doğru çekilir. Miyozinden yoksun olan amipler de yalancıayak oluşturabilir; ancak ileri doğru hareket, büyük ölçüde yavaşlamıştır. Sürüklenerek hareket eden hücreler sadece amipler değildir. Bazı beyaz kan hücreleri dahil hayvan vücudundaki birçok hücre bu şekilde hareket eder.

Bitki hücrelerinde hem aktin-miyozin etkileşimleri, hem de aktin tarafından ortaya çıkarılan jel-sol dönüşümleri **sitoplazma akışında** görev alır (**Şekil 6.27c**). Sitoplazmanın hücre içinde dairesel olarak akışı şeklinde cereyan eden bu hareket, özellikle bitkilerdeki büyük hücrelerde yaygın olup, hücre içindeki madde dağıtımını hızlandırır.

İntermediyer Filamentler

İntermediyer filamentler 8-12 nm uzunluğunda olan çapları nedeniyle bu isimle adlandırılırlar. Bunlar mikrofilamentlerden daha kalın, mikrotübüllerden ise daha incedirler (bakınız Tablo 6.1, s.113). Mikrofilamentler gibi gerilmeye karşı koymak üzere özelleşmiş olan intermediyer filamentler, çeşitlilik gösteren hücre iskeleti elemanlarıdır. Her intermediyer filament tipi, keratinleri içeren protein ailesine ait farklı bir moleküler alt birimden oluşur. Buna karşılık olarak mikrotübüller ve mikrofilamentler, çapları ve bileşimleri bakımından bütün ökaryotik hücrelerde aynıdır.

İntermediyer filamentler hücrenin, mikrofilamentler ve mikrotübüllerden daha kalıcı elemanlarıdır; mikrofilamentler ve mikrotübüller, hücrenin değişik kısımlarında bozulup, tekrardan kurulmaktadırlar. Hücrenin ölümünden sonra bile intermediyer filament ağları varlığını sürdürür. Örneğin, derimizin dış tabakası, keratin proteinleri ile dolu ölü deri hücrelerinden oluşur. Mikrofilamentleri ve mikrotübülleri canlı hücrelerin sitoplazmasından uzaklaştıracak kimyasal uygulamalar, intermediyer filamentleri etkilemez ve orijinal şekillerini bozmaz. Bu gibi deneyler intermediyer filamentlerin hücre biçimini güçlendirme ve belirli organellerin hücre içindeki yerlerini sabitlemede özellikle önemli olduklarını gösterir. Örneğin, çekirdek, genellikle intermediyer filamentlerden yapılmış bir kafes içinde oturur ve sitoplazmaya doğru uzanan filament kollarıyla yerine sabitlenir. Diğer intermediyer filamentler, çekirdek zarfının içini döşeyen nükleer laminayı oluşturur (bakınız Şekil 6.9). İntermediyer filamentler, hücrenin biçimini destekleyerek onun özgül işlevini yürütmesine yardımcı olurlar. Örneğin, sinir hücrelerinin impuls ileten uzantıları (aksonlar) belirli bir intermediyer filament sınıfı tarafından güçlendirilir. Dolayısıyla, çeşitli intermediyer filament tipleri, hücrenin tümü için bir çatı olarak işlev görür.

KAVRAM KONTROLÜ 6.6

1. Mikrotübüller aracılığı ile yapılan kamçı hareketi ile mikrofilamentler aracılığı ile yapılan kas hareketinin ortak özelliklerini açıklayınız.
2. Sil ve kamçı nasıl bükülür?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kartagener sendromu taşıyan erkekler, spermlerinin hareketsiz olmasından dolayı kısırdır. Bu erkeklerde aynı zamanda akciğer enfeksiyonları ortaya çıkar. Bu bozukluğun genetik bir temeli vardır. Bu hastalığın neden kaynaklanabileceği konusunda fikir yürütünüz.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 6.7

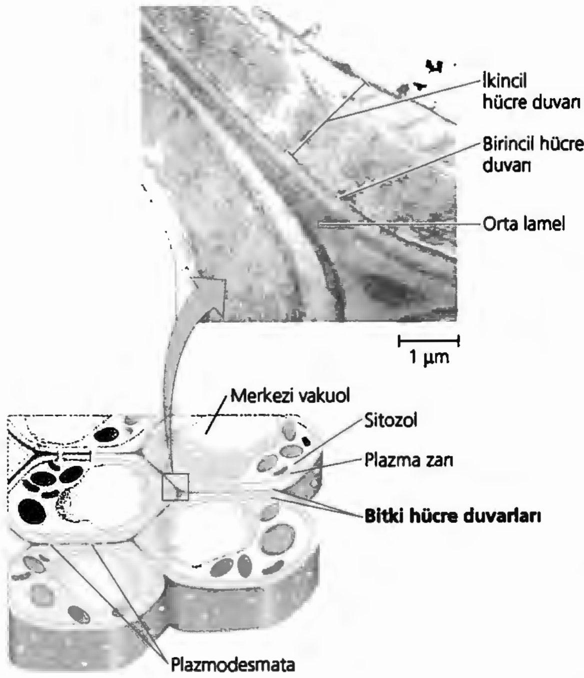
Hücre-dışı elemanlar ve hücreler arasındaki bağlantılar, hücresel aktivitelerin eşgüdümlü hale getirilmesine yardım ederler

Hücre içindeki elemanları keşfetmek için yaptığımız yolculuktan sonra, bu mikroskobik dünyanın yüzeyine geri dönerek turumuzu tamamlıyoruz. Hücre yüzeyinde önemli işlevler gören bazı ek yapılar vardır. Plazma zarı genellikle canlı hücrenin sınırı olarak değerlendirilmekle birlikte, çoğu hücre, çeşitli maddeleri sentezler ve bunları plazma zarının dışına ya da hücre dışına salgılar. Bu maddeler ve bunların oluşturdukları yapılar hücre dışında olmasına karşın, çok sayıda hücresel işlevde rol oynamaları nedeniyle bunların incelenmesi hücre biyolojisi açısından önemlidir.

Bitkilerdeki Hücre Duvarları

Hücre duvarı, bitki hücrelerini hayvan hücrelerinden farklı kılan hücre-dışı yapıdır (bakınız Şekil 6.8). Duvar, bitki hücresini korur, ona biçim verir ve hücrenin aşırı su almasını engeller. Bitkinin bütünü, özelleşmiş hücrelerin güçlü duvarları sayesinde yerçekimine karşı koyar. Prokaryotlar, mantarlar ve bazı birhücreliler de Şekil 6.5 ve 6.8'de görüldüğü gibi hücre duvarına sahiptir; fakat onlarla ilgili tartışmayı, Ünite 5'e kadar erteleyeceğiz.

Bitki hücre duvarları plazma zarından çok daha kalın olup, kalınlıkları 0.1 µm ile birkaç mikrometre arasındadır. Hücre duvarının kimyasal bileşimi türden türe ve hatta aynı bitkideki hücrelerin tipine göre değişmekle birlikte, temel duvar yapısı hepsinde aynıdır. Bir polisakkarit olan selüloz yapısındaki mikrofibriller (bakınız Şekil 5.8) selüloz sentaz adı verilen enzim tarafından sentezlenerek, hücre dışına salınır ve burada diğer polisakkaritler ve proteinlerden oluşmuş bir matriks içerisine gömülürler. Bu şekildeki materyal kombinasyonu, yani "zemin maddesi" (matriks) içindeki güçlü lifler, çelikle desteklenmiş beton ve camyünün mimari tasarımına benzer.



▲ **Şekil 6.28 Bitki hücre duvarları.** Şekilde her biri bir büyük koful, bir çekirdek, birkaç kloroplast ve mitokondri içeren hücreler görülmektedir. Transmisyon elektron mikrograf, iki hücrenin bir araya geldiği yerdeki hücre duvarlarını göstermektedir. Bitki hücreleri arasındaki çok tabakalı bölge her hücre tarafından salgılanan duvarlardan oluşur.

Genç bir bitki hücresi, önce oldukça ince ve esnek bir duvar salgılar. Buna **birincil hücre duvarı** adı verilir (**Şekil 6.28**). Aktif olarak büyümekte olan hücrelerde, selüloz lifleri hücrenin genişleme yönüne dik olacak şekilde konumlanırlar. Selüloz liflerinin bu şekilde yerleştirilmesinde mikrofibrillerin rol aldığı gösterilmiştir (**Şekil 6.29**). Bu araştırıcıların gözlemleri, hücre korteksindeki mikrotübüllerin, selüloz sentezi ve depolanması sırasında selüloz sentaza rehberlik ettiği konusundaki fikirlere güçlü destek sağlamaktadır. Dolayısıyla mikrotübüller, selüloz yığınlarını yönlendirerek, hücrelerin büyüme biçimini etkilemektedir.

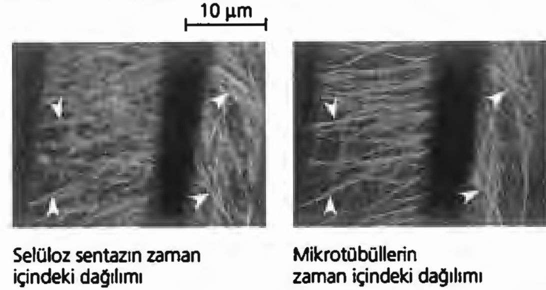
Komşu hücrelerin birincil duvarları arasında, pektin denilen yapışkan polisakkaritler bakımından zengin, **orta lamel** adı verilen ince bir tabaka bulunur. Orta lamel komşu hücreleri birbirlerine yapıştırır (bakınız Şekil 6.28). (Pektin, reçel ve marmelatların kıvamını artırmada kullanılır.) Hücre olgunlaşıp büyümesi durunca, duvarını güçlendirir. Bazı bitki hücreleri, bunu birincil duvar içine sertleştirici maddeler salgılayarak yaparlar. Diğer hücreler ise, plazma zarı ile birincil duvar arasına **ikincil hücre duvarı** ekler. İkincil duvar, tabakalı yapıdadır ve hücreyi koruyup destekleyen güçlü ve dayanıklı bir matrikse sahiptir. Örneğin, odunun temel yapısı ikincil duvarlardan ibarettir. Bitki hücre duvarları, genellikle komşu hücreler arasında bulunan ve plazmodesmata adı verilen (bakınız Şekil 6.28) kanallarla delinmiş durumdadır. Bu konu kısaca tartışılacaktır.

▼ **Şekil 6.29** **SORGULAMA**

Hücre duvarlarında selüloz biriktirilmesinin yönlendirilmesinde mikrotübüllerin rolü nedir?

DENEY Saklanmış bitki dokuları üzerinde daha önce yapılmış deneyler, hücre korteksi içindeki mikrotübüllerin hücre duvarındaki selüloz lifleri ile birlikte uzandığını göstermiştir. Mikrotübülleri parçalayan ilaçların da selüloz liflerinin düzenini bozduğu gözlenmiştir. Stanford Üniversitesi'nden David Ehrhardt ve arkadaşları, kortikal mikrotübüllerin selüloz liflerinden oluşan yığınların yerleşimi sırasında onlara önderlik etme ihtimali konusunda daha ileri araştırma yapmak ve canlı hücrelerdeki duvar yapılarını incelemek için bir çeşit konfokal mikroskop kullandılar. Bu hücrelerde hem selüloz sentazı hem de mikrotübülleri floresan işaretlerle işaretlediler ve zamana karşılık gözlemlediler.

BULGULAR Aşağıdaki floresan görüntülerin her biri, selüloz sentazın ve mikrotübüllerin hareketini 5 dakika boyunca gözlemleme sırasında çekilen 30 görüntünün bileşimini temsil etmektedir. Bu ikisi, bu süre içinde büyük ölçüde uygunluk sergilemiştir. İşaret molekülleri, selüloz sentazın yeşil floresan, mikrotübüllerin ise kırmızı floresan vermesini sağlamıştır. Oklar, ikisinin çoğunlukla sıraya girmiş olarak göründüğü bölgeleri işaret etmektedir.



Selüloz sentazın zaman içindeki dağılımı — Mikrotübüllerin zaman içindeki dağılımı

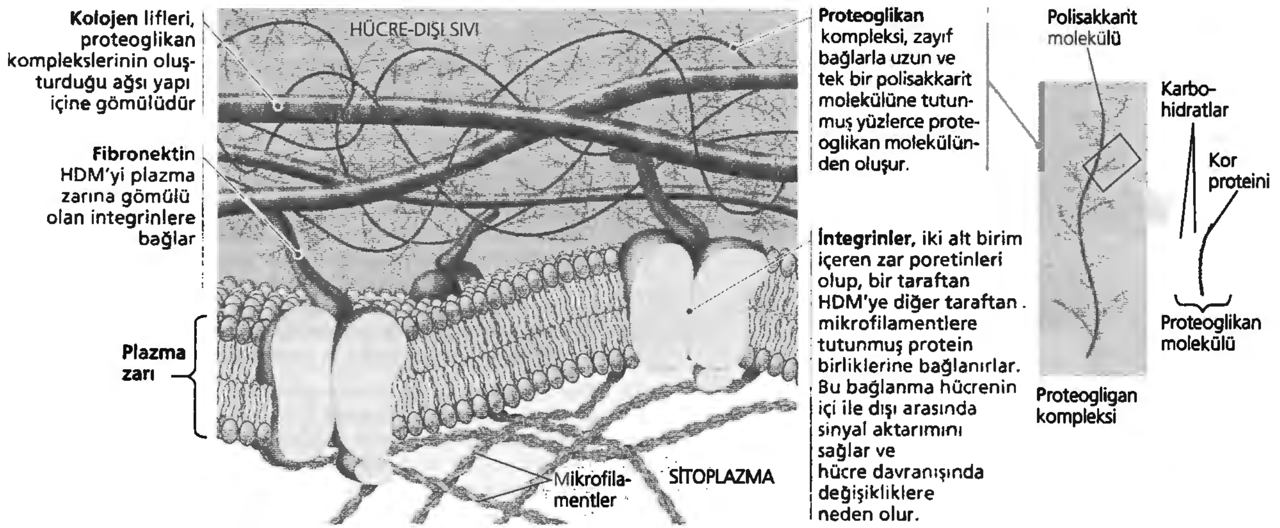
SONUÇ Mikrotübüllerin organizasyonu, bunların selüloz oluşturan selüloz sentaza doğrudan rehberlik ettiklerini, selüloz liflerinin yerleşimini belirlediklerini göstermektedir.

KAYNAK A. R. Paradez et al., Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules, *Science* 312: 1491-1495 (2006).

EĞER ÖYLE İSE? Araştırıcılar ikinci bir deney yaparak, daha önce mikrotübüllerin yeniden düzenlenmesine neden olduğu gösterilen bitki hücrelerini mavi ışığa maruz bıraktılar. Mavi ışığa maruz bırakılma sonucunda neler olacağını beklersiniz?

Hayvan Hücrelerindeki Hücre-Dışı Matriks (HDM)

Hayvan hücreleri bitki hücrelerindeki gibi bir hücre duvarı içermemekle birlikte, karmaşık yapılı bir **hücre-dışı matriks (HDM)** içerirler. HDM'nin temel bileşenleri, hücreler tarafından salgılanan glikoproteinler ve karbohidrat içeren diğer moleküllerdir. (Glikoproteinler, genellikle kısa şeker zincirleri şeklindeki karbohidrata kovalent olarak bağlı proteinlerdir.) Birçok hayvan hücresinin HDM'sinde en bol bulunan glikoprotein, hücrelerin dışında güçlü lifler oluşturan kolojendir (bakınız Şekil 5.20). İnsan vücudundaki proteinlerin hemen hemen %40'ı kolojendir. Kolojen lifleri, hücreler tarafından salgılanan **proteoglikanların** oluşturdu-



▲ **Şekil 6.30 Bir hayvan hücresinin hücre-dışı matriksi (HDM).** HDM'nin moleküler bileşimi ve yapısı hücre tipine göre değişir. Bu örnekte üç tip glikoprotein görülmektedir: proteoglikanlar, kollajen ve fibronektin.

ğu ağ yapısı içine gömülmüş haldedirler (**Şekil 6.30**). Proteoglikan molekülü küçük bir protein ile buna kovalent bağlı çok sayıda karbohidrat zincirinden oluşur; dolayısıyla bu molekülün %95'i karbohidrattır. Şekil 6.30'da görüldüğü gibi, yüzlerce proteoglikan molekülünün uzun bir polisakkarit molekülü ile zayıf bağlarla bir araya gelmesiyle, büyük proteoglikan kompleksleri oluşabilir. Bazı hücreler HDM'ye **fibronektin** gibi başka tip HDM glikoproteinleri ile de bağlanır. Fibronektin ve diğer HDM proteinleri, plazma zarı içine yerleşmiş olan ve **integrin** adı verilen hücre-yüzeyi reseptörlerine bağlıdırlar. İntegrinler zarı kateder ve sitoplazmik tarafları ile hücre iskeletinin mikrofilamentlerine bağlanırlar. *İntegrin* sözcüğü, entegre etmek anlamına gelen *integrate* sözcüğünden türetilmiştir: İntegrinler, HDM ile hücre iskeleti arasında sinyal iletecek bir konumdadır ve böylece hücre içinde ve dışında olan değişiklikleri entegre ederler.

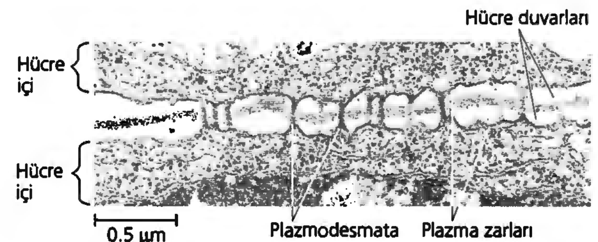
Fibronektin, diğer HDM moleküleri ve integrinler üzerinde yapılan son araştırmalar, hücrelerin yaşamında hücre-dışı matriksin etkili bir rolü olduğunu göstermektedir. İntegrinler aracılığıyla hücreyle iletişim kuran HDM, hücrenin davranışını düzenleyebilir. Örneğin, gelişme halindeki bir embriyonun bazı hücreleri, kendi mikroflamentlerinin konumlarını hücre-dışı matriksteki liflerle uyumlu hale getirerek, özgül yollar boyunca göç eder. Araştırıcılar, hücre-dışı matriksin çekirdekteki genleri etkileyebildiğini de göstermişlerdir. HDM'ye ilişkin bilginin çekirdeğe ulaşması büyük bir olasılıkla mekanik ve kimyasal sinyal yollarının bir arada iş görmesi ile gerçekleşmektedir. Mekanik sinyallerin iletimi, fibronektin, integrinler ve hücre iskeletinin mikrofilamentleri aracılığı ile sağlanır. Hücre iskeletindeki değişiklikler ise hücre içindeki kimyasal sinyal yollarını tetikleyerek, hücre tarafından yapılan protein setlerinin ve dolayısıyla hücre işlevlerinin değişmesine yol açabilir. Bu yolla belirli bir dokuya ait hücre-dışı matriks bu dokudaki tüm hücrelerin eşgüdümlü olarak davranmasına yardımcı olabilir. Hücreler arasındaki doğrudan bağlantılar da bu eşgüdümde görev alırlar.

Hücre Bağlantıları

Bir hayvan ya da bitkinin hücreleri, dokular, organlar ve organ sistemleri şeklinde organize olur. Komşu hücreler, fiziksel temas noktaları aracılığı ile doğrudan birbirlerine tutunur, birbirleriyle etkileşir ve iletişim kurarlar.

Bitki Hücrelerindeki Plazmodesmata

Bitkilerdeki cansız hücre duvarları, hücreleri birbirinden izole ediyor gibi görünebilir. Ancak **Şekil 6.31**'de görüldüğü gibi, bitki hücre duvarları iç yüzeyleri zarla döşeli ve sitoplazma ile dolu **plazmodesmata** (tekili *plasmodesma*; Yunanca *desmos* = bağlanmak) nedeniyle delikli bir yapıya sahip-



▲ **Şekil 6.31 Bitki hücreleri arasındaki plazmodesmata.** Bir bitki hücresinin sitoplazması plazmodesmata (hücre duvarlarının içindeki sitoplazma kanalları) aracılığı ile komşu hücrenin sitoplazması ile devamlılık taşır (TEM).

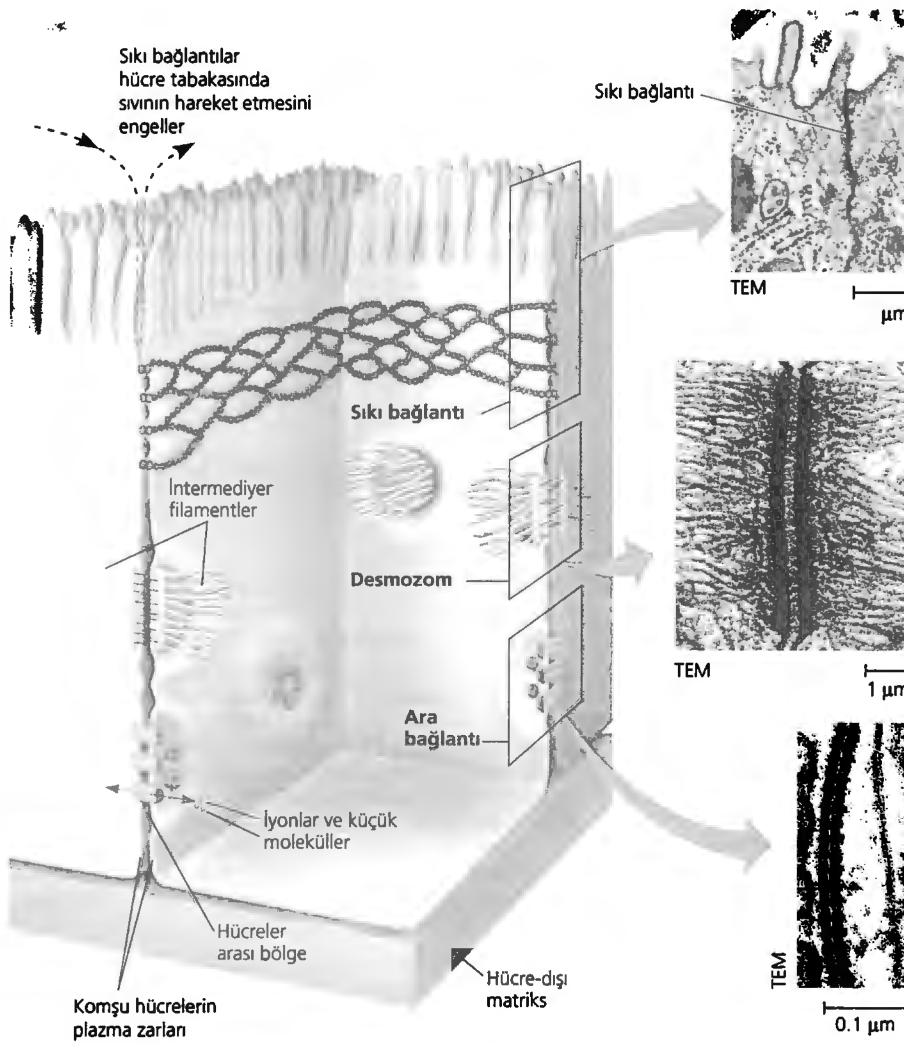
tir. Sitozol plazmodesmata içinden geçerek, komşu hücrelerin iç kimyasal ortamlarını birleştirir. Bu bağlantılar bitkinin büyük bir kısmını kesintisiz bir bütün haline getirir. Komşu hücrelerin plazma zarları her plazmodesma kanalının içini döşer; bu nedenle devamlılık sergiler. Su ve küçük moleküllü çözünenler, serbestçe hücreden hücreye geçer. En son deneyler, belirli koşullarda bazı protein ve RNA moleküllerinin de bunu yapabildiklerini göstermiştir (bakınız Kavram 36.6). Komşu hücrelere aktarılacak olan makromoleküllerin hücre iskeletinin lifleri boyunca hareket ederek, plazmodesmataya ulaştıkları görülmektedir.

Hayvan Hücrelerindeki Sıkı Bağlantılar, Desmozomlar ve Tüplü Bağlantılar

Hayvanlarda temel olarak üç tip hücreler-arası bağlantı bulunur: ***sıkı bağlantılar, desmozomlar*** ve ***tüplü bağlantılar*** (*gap junction*). (Tüplü bağlantılar daha çok bitkilerdeki plazmodesmataya benzemekle birlikte, bağlantı porları zarla astarlanmamıştır.) Bu üç bağlantı tipi de vücudun iç ve dış yüzeylerini döşeyen epitel dokuda yaygın olarak bulunur. Şekil 6.32'de ince bağırsak içini döşeyen epitel hücrelerindeki bağlantılar gösterilmektedir.

▼ Şekil 6.32

Hayvan Dokularındaki Hücre Bağlantıları



Sıkı Bağlantılar

Sıkı bağlantılarda komşu hücrelerin plazma zarları çok sıkı bir biçimde birbirlerine doğru bastırılmış olup, özel proteinlerle (mor) bağlanmıştır. Hücrelerin etrafında devamlılık taşıyan sıkı bağlantılar, hücre-dışı sıvının epitel hücre tabakaları arasından sızmasını engeller. Örneğin, deri hücrelerimiz arasındaki sıkı bağlantılar ter bezi hücreleri arasındaki sızıntıyı önleyerek, vücudumuzu su geçirmez hale getirir.

Desmozomlar

Desmozomlar (aynı zamanda *sabitleyici bağlantılar* olarak adlandırılırlar) perçin çivileri gibi işlev görerek, hücreleri güçlü tabakalar halinde birbirlerine bağlar. Güçlü keratin proteinlerinden yapılmış olan intermediyer filamentler, desmozomları sitoplazma içine sabitler. Kas içindeki desmozomlar kas hücrelerinin birbirine tutunmasını sağlar. Bazı kas yırtılmaları desmozomların kopması anlamına gelir.

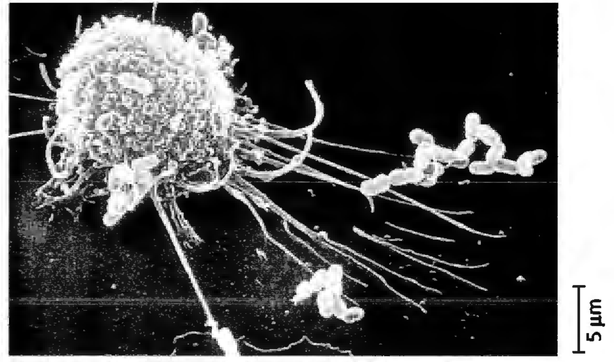
Tüplü Bağlantılar

Tüplü bağlantılar (aynı zamanda iletişim bağlantıları olarak adlandırılırlar) komşu hücreler arasında sitoplazmik kanallar oluşturur ve bu işlevleri ile bitkilerdeki plazmodesmataya benzerler. Tüplü bağlantılar iyonların, amino asitlerin ve diğer küçük moleküllerin geçebildiği bir por çevresindeki zar proteinlerinden oluşur. Kalp kası ve hayvan embriyoları gibi birçok doku tipinde hücreler arasındaki iletişimin sağlanması için, tüplü bağlantılar bulunması zorunludur.

KAVRAM KONTROLÜ 6.7

1. Bitki ve hayvan hücreleri ile tek-hücreli ökaryotlar arasında yapısal olarak ne gibi farklılıklar vardır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bitki hücre duvarı ya da hayvan hücrelerindeki hücre-dışı matriks geçirgen olmasaydı, bunun hücre işlevi üzerindeki etkisi ne olurdu?
3. **BAĞLANTI KUR** Sıkı bağlantı yapan bir polipeptid zinciri, zar boyunca ileri ve geri dört kez zikzak yapar; bu zincir iki tane hücre-dışı ilmek ve sitoplazma içinde bir ilmek ve kısa birer C–terminal ve N–terminal kuyrukları içerir. Şekil 5.16'ya (s.79) bakarak, sıkı bağlantı proteininin amino asit dizisi hakkında nasıl bir tahminde bulunabilirsiniz?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 6.33 Hücresel işlevlerin ortaya çıkması.** Bu makrofajın (kahverengi) bakteriyi (sarı) tanıma, kavrama ve yok etme yeteneği, hücrenin bir bütün olarak başardığı koordineli bir aktivitedir. Hücre iskeleti, lizozomlar ve plazma zarı, fagositozda işlev gören hücre elemanları arasındadır (renklendirilmiş SEM).

Hücre: Kendisini Oluşturan Kısımların Toplamından Daha Üstün Canlı Birim

Hücrenin bölümler halinde organize olmuş bütünsel yapısına panaromik olarak bakıp, her organelin yapısını daha yakından incelemek için yaptığımız bu hücre turu, bize yapı ile işlev arasındaki ilişkiyi görme fırsatı verdi. (Hücre yapısını yeniden gözden geçirmek için sayfa 100 ve 101'deki Şekil 6.8'i inceleyiniz.) Ancak her ne kadar hücreyi kısımlarına ayırarak incelemiş olsak da, hücre elemanlarının hiçbirinin tek başına çalışmadığını hatırda tutunuz. Hücresel bütünleşmeye bir örnek olarak, Şekil 6.33'deki mikroskop görüntüsünü inceleyelim. Bu görüntüdeki büyük hücre bir makrofajdır (bakınız Şekil 6.13a). Bu hücre bakterileri (daha küçük hücreler) fagositik veziküller içinde sindirerek, memeli vücudunu enfeksiyonlara karşı korur. Makrofaj, bir yüzey üzerinde sürünerek, yalancı ayakları ("filopodia") ile bakterilere ulaşır. Bu hareketler sırasında aktin filamentleri ile hücre iskeletinin diğer elemanları birbirleriyle etkileşir. Makrofaj içine alınan bakteriler lizozomlar tarafından yok edilir. Karmaşık iç-zar sistemi, lizozomları oluşturur. Lizozomlardaki sindirim enzimleri ve hücre iskeletinin proteinleri ribozomlar üzerinde yapılır. Bu proteinlerin sentezi, çekirdekteki DNA'dan alınan genetik mesajlar tarafından programlanır. Bu süreçlerin tümü enerjiye gereksinim duyar. Bu enerji, mitokondriler tarafından üretilen ATP'den sağlanır. Hücresel işlevler, hücresel düzenden kaynaklanır: Hücre kendisini oluşturan parçaların toplamından daha üstün bir canlı birimdir.

6 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 6.1

Biyologlar hücreleri incelemek için mikroskopları ve biyokimya araçlarını kullanırlar (ss. 94-97)

- Mikroskobideki büyütme, rezolüsyon ve kontrast parametrelerini etkileyen gelişmeler hücre yapısının incelenmesindeki ilerlemelere aracılık etmiştir. Diğer mikroskobi tipleri gibi, **ışık mikroskobi** (LM) ve **elektron mikroskobi** (EM) de önemli araçlar olmaya devam etmektedir.
- Hücre biyologları parçalanmış hücreleri hücre fraksiyonasyonu denilen bir işlemle aşamalı hızlarda santrifüje ederek belirli hücre elemanlarını bol miktarda içeren çökeltiler elde edebilirler. Daha büyük hücre elemanları, düşük hızlı santrifügasyon ile çökerken, daha küçük elemanlar yüksek hızlı santrifügasyon ile çökerler.

? *Hücre yapısını ve işlevini ortaya çıkarmada mikroskobi ile biyokimya birbirini nasıl tamamlar?*

KAVRAM 6.2

Ökaryotik hücreler, işlevlerini kompartımanlara ayıracak hücre-içi zarlara sahiptir (ss. 98-102)

- Tüm hücreler bir **plazma zarı** ile çevrelenmiştir.
- **Prokaryotik hücreler** çekirdekten ve zarla çevrili diğer organellerden yoksundur, **ökaryotik hücreler** ise hücresel işlevleri kompartımanlara ayıran iç zarlara sahiptir.
- Yüzey alanının hacme oranı, hücre büyüklüğünü ve biçimini etkileyen önemli bir parametredir.
- Bitki ve hayvan hücreleri hemen hemen aynı organelleri içerirler: bir çekirdek, endoplazmik retikulum, Golgi aygıtı ve mitokondriler. Bazı organeller sadece bitki ya da hayvan hücrelerinde bulunur. Kloroplastlar sadece fotosentetik ökaryotların hücrelerinde bulunur.

? *Ökaryotik hücrenin kompartımanlar halinde organize olmasının onun biyokimyasal işlevlerinde nasıl rol oynadığını açıklayınız.*

	Hücre Bölümü	Yapı	İşlev
KAVRAM 6.3 Ökaryotik hücrenin genetik talimatları çekirdekte yer alır ve ribozomlar tarafından uygulanır (ss. 102-104) ? *Çekirdek ile ribozomlar arasındaki ilişkiyi açıklayınız.*	Çekirdek (ER)	Nükleer porlarla delinmiş çekirdek zarfı (iki zar) ile çevrilidir; çekirdek zarfı endoplazmik retikulum (ER) ile devamlılık taşır.	Kromatinden (DNA ve proteinler) oluşan kromozomları barındırır; ribozomal alt birimlerin yapıldığı çekirdekçiği içerir; porlar maddelerin giriş çıkışını düzenler.
	Ribozom	Ribozomal RNA ve proteinlerden oluşan iki alt birim; sitozolde serbest halde ya da ER'ye bağlıdır.	Protein sentezi
KAVRAM 6.4 İç-zar sistemi protein trafiğini düzenler ve hücre içideki metabolik işlevleri yerine getirir (ss. 104–109) ? *İç-zar sistemindeki taşıma veziküllerinin rolünü açıklayınız.*	Endoplazmik retikulum (Çekirdek zarfı)	Zarla-çevrili tübül ve keselerden oluşan geniş ağsı yapı; zar, lümeni sitozolden ayırır; çekirdek zarfı ile devamlılık taşır.	Düz ER: lipid sentezi, karbohidrat metabolizması, C^{2+} depolanması, ilaç ve zehirlerin detoksifikasyonu Tanecikli ER: Bağlı ribozomlardan salgı proteinleri ve diğer proteinlerin sentezine yardım eder; glikoproteinleri yapmak için proteinlere karbohidratlar ekler; yeni zar oluşturur.
	Golgi aygıtı	Yassılaşmış zarsı kesecik yığınları; polariteye sahiptir (*cis* ve *trans* yüzeyler)	Proteinlerin, proteinler üzerindeki karbohidratların ve fosfolipidlerin modifikasyonu; birçok polisakkaridin sentezi; veziküller içinde salınacak Golgi ürünlerinin tasnif edilmesi
	Lizozom	Hidrolitik enzimleri barındıran zarlı kese (hayvan hücrelerinde)	İçine aldığı bileşikleri, hücre makromoleküllerini ve hasarlı organelleri yeniden kullanılmak üzere parçalar.
	Vakuol	Zarla çevrili büyük vezikül	Sindirim, depolama, atık uzaklaştırma, su dengesi, hücre büyümesi ve korunması
KAVRAM 6.5 Mitokonriler ve kloroplastlar enerjiyi bir formdan diğerine değiştirirler (ss. 109-112) ? *Endosimbiyont teori nedir?*	Mitokondri	Çift zarla çevrilidir; iç zar katlanmalar (krista) içerir	Hücre solunumu
	Kloroplast	Granalar halinde üst üste yığılmış tilakoidleri içeren sıvı stromanın etrafını saran çift zar (bitkiler de dahil fotosentetik ökaryotların hücrelerinde bulunur)	Fotosentez
	Peroksizom	Tek zarla çevrili özelleşmiş metabolik bölme	Yan ürün olarak hidrojen peroksit (H_2O_2) oluşturarak, subsratlardan oksijene hidrojen atomları aktaran enzimler içerir; H_2O_2 bir başka enzim tarafından suya çevrilir.

KAVRAM 6.6

Hücre iskeleti, hücre içindeki yapıları ve aktiviteleri organize eden iplikçi ağlardan oluşur (ss.112–118)

- **Hücre iskeleti** hücreye yapısal destek sağlar, hareket ve sinyal iletiminde rol oynar.
- **Mikrotübüller** hücreye biçim verir, organel hareketine önderlik eder ve bölünen hücrelerde kromozomları ayırır. **Siller** ve **kamçılar** mikrotübül içeren hareketli uzantılardır. Birincil siller aynı zamanda algılama ve sinyal oluşturmada da rol oynarlar. **Mikrofilamentler** kas kasılması, ameboid hareket, sitoplazmik akım ve mikrovillus desteklenmesinde işlev gören ince çubuklardır. **İntermediyer filamentler** hücrenin biçimini korur ve organelleri yerlerinde tutar.

? *Motor proteinlerin ökaryotik hücre içindeki ve hücrenin bir bütün halinde hareket etmesindeki rolünü açıklayınız.*

KAVRAM 6.7

Hücre–dışı elemanlar ve hücreler arasındaki bağlantılar, hücresel aktivitelerin eşgüdümlü hale getirilmesine yardım ederler (ss. 118-122)

- Bitki **hücre duvarları** diğer polisakkaritler ve proteinler içine gömülmüş selüloz liflerinden oluşmuştur. Selüloz yığınları, mikrotübüller boyunca yerleştirilirler.
- Hayvan hücreleri **hücre-dışı matriksi (HDM)** oluşturan glikoproteinler salgılarlar. HDM, hücreye destek sağlamada, adhezyon, hareket ve düzenlemede görev alır.
- Hücre bağlantıları, bitki ve hayvanlarda komşu hücreleri birleştirir. Bitkiler komşu hücreler arasında devamlılık taşıyan **plazmodesmata** içerir. Hayvan hücreleri **sıkı bağlantılar, desmozomlar** ve **tüplü bağlantılara** sahiptir.

? *Bitki hücre duvarı ile hayvan hücresindeki hücre-dışı matriksi içerik ve işlev açısından karşılaştırınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

SEVİYE 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki yapılardan hangisi iç-zar sisteminin parçası *değildir?*
   a. çekirdek zarfı
   b. kloroplast
   c. Golgi aygıtı
   d. plazma zarı
   e. ER
2. Aşağıdaki yapılardan hangisi hem bitki hem de hayvan hücrelerinde bulunur?
   a. kloroplast
   b. selüloz duvar
   c. merkezi vakuol
   d. mitokondri
   e. sentriyol
3. Aşağıdakilerden hangisi prokaryotik hücrede bulunur?
   a. mitokondri
   b. ribozom
   c. çekirdek zarfı
   d. kloroplast
   e. ER
4. Aşağıdaki yapı-işlev çiftlerinden hangisi birbirine *uygun değildir?*
   a. çekirdekçik; ribozom alt birimlerinin üretimi
   b. lizozom; hücre-içi sindirim
   c. ribozom; protein sentezi
   d. Golgi; protein trafiği
   e. mikrotübül; kas kasılması

SEVİYE 2: UYGULAMA / ANALİZ

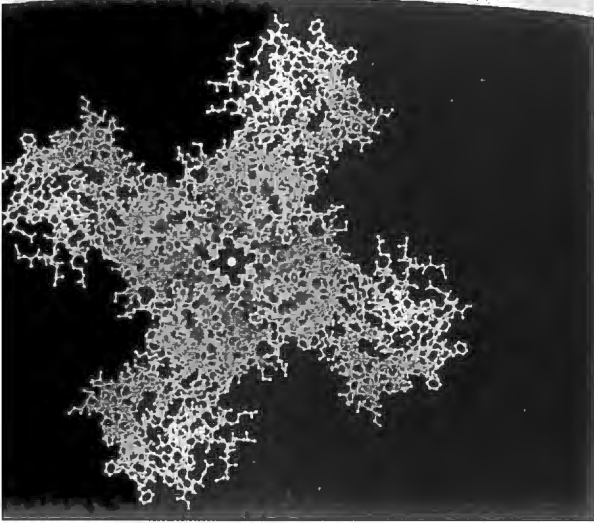
5. Siyanid, ATP üretiminde görevli moleküllerden en az birisine bağlanır. Siyanide maruz kalan bir hücrede siyanidin büyük kısmı aşağıdakilerden hangisinin içinde bulunur?
   a. mitokondriler
   b. ribozomlar
   c. peroksizomlar
   d. lizozomlar
   e. endoplazmik retikulum
6. Hücre tarafından salgılanmak üzere yeni sentezlenmiş bir proteinin hücre içinde izleyeceği en olası rota aşağıdakilerden hangisidir?
   a. ER → Golgi → çekirdek
   b. Golgi → ER → lizozom
   c. çekirdek → ER → Golgi
   d. ER → Golgi → plazma zarı ile kaynaşan veziküller
   e. ER → lizozomlar → plazma zarı ile kaynaşan veziküller
7. Lizozomları çalışmak için en uygun hücre tipi aşağıdakilerden hangisidir?
   a. kas hücresi
   b. sinir hücresi
   c. fagositik akyuvar hücresi
   d. bitkinin yaprak hücresi
   e. bakteri hücresi
8. **ÇİZİNİZ** İki ökaryotik hücre çizerek, burada listelenen yapıları işaretleyin ve her hücrenin bu iç yapıları arasındaki fiziksel bağlantıları gösterin: çekirdek, tanecikli ER, düz ER, mitokondri, sentrozom, kloroplast, koful, lizozom, mikrotübül, hücre duvarı, HDM, mikrofilament, Golgi aygıtı, intermediyer filament, plazma zarı, peroksizom, ribozom, çekirdekçik, çekirdek zarfı, vezikül, kamçı, mikrovillus, plazmodesma.

SEVİYE 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Hücrelerin evrimsel özdeşliğini en açık biçimde gösteren yapısal özellikler hangileridir? Özelleşmiş hücre değişikliklerine ait bazı örnekler veriniz.
10. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    Hücrenin plazma zarını kat edecek olan X gibi bir protein düşünün. X proteini için gerekli genetik mesajı taşıyan mRNA'nın hücre kültüründeki ribozomlar üzerinde translasyona tabi olduğunu varsayın. Bu hücreleri farklı fraksiyonlara ayırırsanız (bakınız Şekil 6.4) X proteinini hangi fraksiyonda bulurunuz? X proteininin hücre içinde izlediği yolu tanımlayarak, cevabınızı açıklayınız.
11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Canlılığı tanımlayan bazı özellikleri göz önünde bulundurarak ve hücre yapısı ve işlevleri ile ilgili olarak edindiğiniz yeni bilgileri kullanarak, verilen cümleyi tartışan kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazın: Yaşam, hücre düzeyinde yeni ortaya çıkmış bir özelliktir. (Bölüm 1'deki 3-5'inci sayfaları gözden geçiriniz.)

Seçilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

Zar Yapısı ve İşlevi



▲ Şekil 7.1 **Hücre zarı proteinleri kimyasal trafiğinin düzenlenişine nasıl yardımcı olurlar?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

7.1 Hücre zarları lipid ve proteinlerden oluşan sıvı mozaiklerdir
7.2 Zar yapısı seçici geçirgenliğe neden olur
7.3 Pasif taşıma bir maddenin enerji gereksinmeden zardan difüzyonudur
7.4 Aktif taşıma çözünenleri gradiyentin zıt yönüne taşımak için enerji kullanır
7.5 Büyük cisimler plazma zarından ekzositoz ve endositoz ile taşınırlar

GENEL BAKIŞ

Sınırdaki Yaşam

Plazma zarı canlı hücreyi çevresinden ayıran sınırdır. Sadece 8 nm kalınlığında -bu sayfanın kalınlığı hemen hemen plazma zarının 8000 katı kadardır- olağanüstü bir tabaka olan plazma zarı çevrelediği hücrenin içeri ve dışarı yönlerdeki trafiğini kontrol eder. Bütün biyolojik zarlar gibi plazma zarı da **seçici geçirgen** özelliktedir; diğer bir deyişle plazma zarı, bazı maddelerin diğerlerinden daha kolay geçmesine izin verir. Canlıların evrimindeki en erken olaylardan birisi, besinlerin içeri alınışına ve atıkların uzaklaştırılmasına izin verdiği halde, çevredeki çözeltiden farklı olan bir çözeltiyi çevreleyen bir zarın oluşumudur. Hücrenin çevresi ile kimyasal alışverişi yaparken seçici olma yeteneği, canlılığın temelini oluşturur ve seçiciliği olası kılan yapı plazma zarı ve onun bileşeni olan moleküllerdir.

Bu bölümde hücre zarlarının maddelerin geçişini nasıl denetlediklerini öğreneceksiniz. **Şekil 7.1** sinir hücresinin sinyal iletiminde hayati bir rol oynayan ökaryotik plazma zarındaki bir proteinin zarif yapısını göstermektedir. Bu protein sinirin uyarılmasından sonraki kritik bir anda potasyum iyonlarının (K^+) sinir hücresini terketmesi için bir kanal oluşturur; hücrenin yeniden uyarılabilir hale gelmesi bu sayede mümkün olur. (Merkezdeki turuncu top, kanaldan geçmekte olan bir potasyum iyonunu temsil etmektedir.) Bu yolla, plazma zarı ve onun proteinleri sadece bir sınır olmakla kalmaz, aynı zamanda hücrenin işlevlerini yerine getirmesini de olası kılar. Aynı prensip ökaryotik hücreyi bölmelere ayıran çok çeşitli iç zarlar için de geçerlidir: Her zarın moleküler yapısı, hücredeki bölümlere ayrılmış özelleşmeye izin verir. Zarların nasıl çalıştığını anlamak için önce onların yapılarını inceleyeceğiz.

KAVRAM **7.1**

Hücre zarları lipid ve proteinlerden oluşan sıvı mozaiklerdir

Karbohidratlar da önemli olmakla birlikte, zarların asıl bileşenleri lipidler ve proteinlerdir. Birçok zarda en bol bulunan lipidler fosfolipidlerdir. Fosfolipidlerin zarları oluşturma yeteneği molekül yapılarında saklıdır. Fosfolipid, **amfipatik** bir moleküldür; diğer bir deyişle, hem hidrofilik hem de hidrofobik kısımlar içerir (bakınız Şekil 5.12). Diğer zar lipidleri de amfipatiktir. Bunun yanı sıra, zarlardaki birçok protein de hem hidrofobik hem de hidrofilik kısımlara sahiptir.

Fosfolipidler ve proteinler hücre zarlarında nasıl düzenlenmişlerdir? **Sıvı mozaik modele** göre zar, çeşitli proteinlerin çift tabakalı fosfolipidin içine gömüldüğü ya da yüzeyine tutunduğu sıvı "mozaik" bir yapıdır. Bilim insanları, mevcut bilgiyi organize etmek ve açıklamak üzere hipotez şeklinde modeller önerirler. Şimdi, sıvı mozaik modelin nasıl geliştirildiğine bakalım.

Zar Modelleri: *Bilimsel Sorgu*

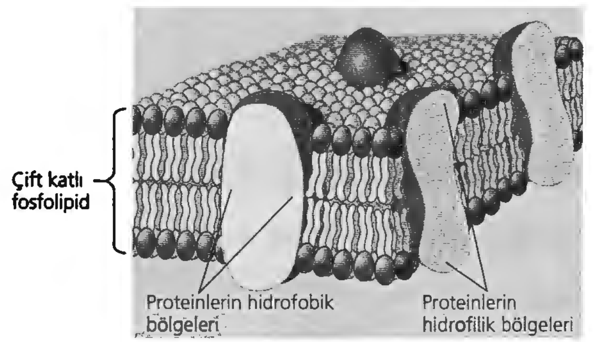
Zarlar ilk kez (1950'lerde) elektron mikroskobu ile görülmeden onlarca yıl önce, bilim insanları zarların molekül modellerini kurmaya başlamışlardı. 1915'de kırmızı kan hücrelerinden izole edilen zarlar kimyasal olarak analiz edildi

ve lipid ve proteinlerden oluştukları bulundu. On yıl sonra, iki Alman bilim insanı hücre zarlarının çift tabakalı lipidden oluşması gerektiğini düşündü. Bu gibi ikili molekül tabakaları iki sıvı kompartman arasında kararlı sınırlar olarak varolabilir; çünkü bu tip moleküler düzenleniş fosfolipidlerin hidrofobik kuyruklarını sudan uzaklaştırırken, hidrofilik baş kısımlar su ile temas halinde olur **(Şekil 7.2)**.

Eğer zarın temel yapısı çift katlı fosfolipid ise, proteinler nerede yerleşmiş olmalıdır? Fosfolipidlerin baş kısımları hidrofilik olmasına rağmen, saf fosfolipid çift tabakasının yüzeyi suya, biyolojik bir zar yüzeyine göre daha zayıf tutunur. Bu farktan yararlanarak, Hugh Davson ve James Danielli 1935'de zarın her iki yüzeyinin hidrofilik proteinlerle kaplanmış olabileceğini önermiştir. Onların önerisi olan sandviç modeline göre, iki protein tabakası arasında çift tabakalı fosfolipid yer alır.

Araştırıcılar, hücreleri incelemek için elektron mikroskobunu ilk kez 1950'lerde kullandıklarında, elde edilen resimler Davson-Danielli modelini destekler görünümdeydi. Ancak, 1960'ların sonunda birçok hücre biyoloğu bu modelin iki sorunu olduğunu fark ettiler. Birincisi, çeşitli zarların incelenmesi, farklı işlevlere sahip zarların yapı ve kimyasal bileşim olarak farklı olduklarını ortaya çıkardı. İkinci ve daha da önemli sorun, zar proteinlerinin daha iyi karakterize edilmesinden sonra ortaya çıktı. Sitozolde çözünmüş proteinlerin aksine, zar proteinleri amfipatik oldukları için suda çok iyi çözünmezler. Eğer bu proteinler zarın yüzeyine yayılmışlarsa, bunların hidrofobik kısımları sulu ortamlarda olacaktır.

Bu gözlemleri dikkate alan S.J. Singer ve G. Nicolson 1972 yılında, zar proteinlerinin hidrofilik bölgeleri zardan dışarı uzanacak şekilde, çift tabakalı fosfolipid içinde yer almaları gerektiğini önerdi **(Şekil 7.3)**. Bu moleküler düzenleme, protein ve fosfolipidlerin hidrofilik kısımlarının sitozol ve hücre-dışı sıvı ile maksimum ölçüde temasını sağlarken,

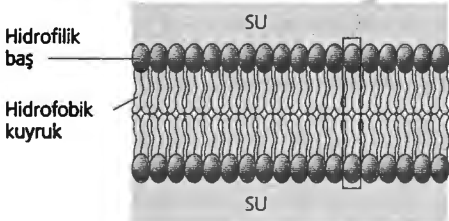


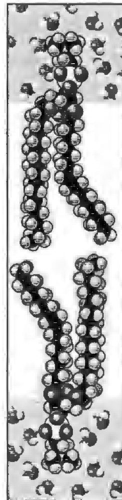
▲ **Şekil 7.3 Zar yapısı için başlangıçta önerilen sıvı-mozaik model.**

hidrofobik kısımlarının susuz ortamda olmasına olanak verir. Bu sıvı mozaik modele göre zar, çift katlı fosfolipid sıvısı içinde aşağı yukarı hareket eden protein moleküllerinden oluşmuş bir mozaik gibidir.

Dondurup kırma adı verilen hücreleri elektron mikroskobu için hazırlama yöntemi, proteinlerin gerçekten zarın fosfolipid çift tabakası içine gömülü olduklarını göstermiştir **(Şekil 7.4)**. Dondurarak kırma yöntemi, zarı çift tabakalı fosfolipidin tam ortasından, aynen fıstık parçaları içeren fıstık ezmeli bir sandviçin ikiye ayrılmasına benzer şekilde, ikiye ayırır. Bu zar tabakaları elektron mikroskobunda incelendiğinde, protein parçacıkları sıvı mozaik modelde oldu-

▼ **Şekil 7.2 Çift katlı fosfolipid (enine kesit).**





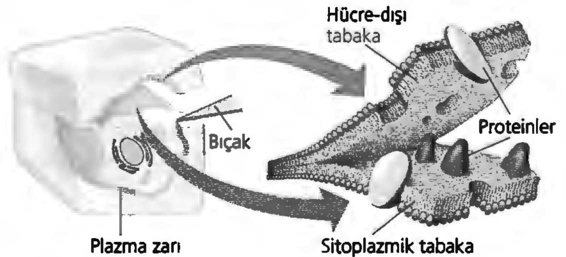
BAĞLANTI KUR *Şekil 5.12'yi (s.76) dikkate alarak, sağda büyütülmüş olarak gösterilen fosfolipidlerin hidrofilik ve hidrofobik kısımlarını daire içine alınız. Fosfolipidler zar içindeyken, her iki kısmın ne ile temas halinde olduğunu açıklayınız.*

▼ **Şekil 7.4** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

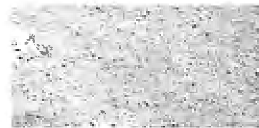
Dondurarak-kırma

UYGULAMA Hücre zarı, iç yapısının açıklanabilmesi için, iki tabakaya ayrılabilir.

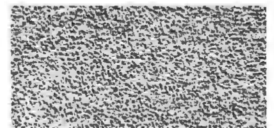
TEKNİK Hücre dondurulur ve bir bıçakla kırılır. Kırılma düzlemi genellikle zarın hidrofobik iç kısmını izler ve çift katlı fosfolipidi iki tabakaya ayırır. Zar proteinlerinin her biri tabakalardan birine tamamen girmiş haldedir.



BULGULAR Buradaki SEM'ler iki tabaka içindeki zar proteinlerinin çift katlı fosfolipid içine gömülü olduklarını ortaya koymaktadır.



Hücre-dışı tabakanın iç kısmı



Sitoplazmik tabakanın iç kısmı

▲ **Şekil 7.5 Hayvan hücresi plazma zarının güncellenmiş modeli.**

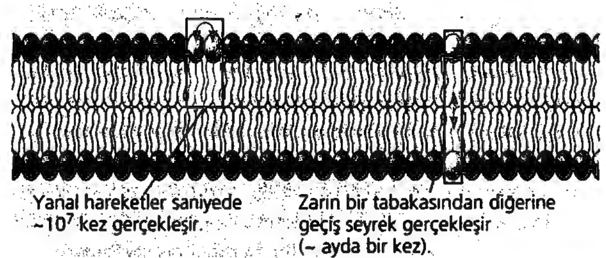
ğu gibi, düzgün bir matriks içine dağılmış halde, ikili tabakanın iç kısmında görülürler. Bazı proteinler sandviç içindeki fıstık parçaları gibi, tabakalardan birine ya da diğerine tutunmuş halde kalmıştır

Modeller hipotez niteliğinde olduğundan, zar yapısına ait ilk modelin bir başkası ile değiştirilmesi, başlangıçtaki modelin değersiz olduğu anlamına gelmez. Bir modelin kabulü ya da reddi, gözlemlere ne ölçüde uyduğuna ve deneysel sonuçları ne kadar iyi açıkladığına bağlıdır. Yeni bulgular, bir modeli geçersiz kılabilir; ancak, bu model yine de tamamen sökülüp atılmaz, bunun yerine yeni gözlemlere uydurulacak şekilde yenilenir. Sıvı mozaik model sürekli olarak yeniden gözden geçirilmektedir. Örneğin, protein grupları sıklıkla ortak işlevler yürüttükleri yerlerde özelleşmiş, uzun-süreli birliktelikler halinde bulunurlar. Lipidler de tanımlı bölgeler halinde görünebilirler. Zar da proteinlerle, klasik sıvı mozaik modelde hayal edildiğinden çok daha fazla, paketlenmiş olabilir. Şekil 7.5 'deki güncellenmiş modeli, Şekil 7.3'deki orijinal model ile karşılaştırınız. Şimdi zar yapısına daha yakından bakabiliriz.

Zarların Akışkanlığı

Zarlar, moleküllerin sıkıca yerlerine tutunduğu hareketsiz tabakalar değildir. Bir zarı bir arada tutan temel güçler, kovalent bağlardan çok daha zayıf olan hidrofobik etkileşimlerdir (bakınız Şekil 5.20). Lipidlerin çoğu ve proteinlerin bazıları, kalabalık bir odadaki partiye katılanların dirseklerini kullanarak kendilerine yol açmasına benzer şekilde, yanal olarak (zar düzlemi içerisinde) hareket edebilir (Şekil 7.6). Bununla birlikte, bir molekülün bir fosfolipid tabakasından diğerine geçmek üzere zarı enine katetmesine oldukça seyrek rastlanır; molekülün bunu yapabilmesi için, hidrofilik kısmının zarın iç kısmındaki hidrofobik bölgeyi geçmesi gerekir.

Fosfolipidlerin zar içerisindeki yanal hareketi oldukça hızlıdır. Komşu fosfolipidler saniyede yaklaşık 10^7 kez pozisyon değiştirirler; bunun anlamı, bir fosfolipidin 1 saniyede yaklaşık olarak 2 µm -birçok bakteri hücresinin uzunluğu- kadar yol alması demektir. Proteinler lipidlerden çok daha büyük oldukları için, daha yavaş hareket ederler; ancak



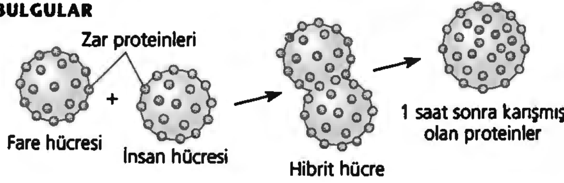
▲ Şekil 7.6 **Fosfolipidlerin hareketi.**

▼ **Şekil 7.7** **SORGULAMA**

Zar proteinleri hareket eder mi?

DENEY Johns Hopkins Üniversitesi'nden Larry Frye ve Michael Edidin bir fare hücresinin ve bir insan hücresinin plazma zarı proteinlerini iki farklı belirteç ile işaretlediler ve bu hücreleri kaynaştırdılar. Bir mikroskop kulanarak, hibrit hücredeki belirteçleri gözlemlediler.

BULGULAR



SONUÇ Fare ve insan zar proteinlerinin karışması en azından bazı zar proteinlerinin plazma zarı düzlemi içinde yanlamasına hareket ettiklerini gösterdi.

KAYNAK L. D. Frye and M. Edidin, The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons, *Journal of Cell Science* 7: 319 (1970).

EĞER ÖYLE İSE? Hibrit hücredeki proteinlerin, füzyondan sonra uzun saatler boyunca karışmadıklarını düşünün. Bu durumda proteinlerin zar içinde hareket etmedikleri sonucunu çıkarabilir misiniz? Bunun başka açıklamaları olabilir mi?

bazı zar proteinleri, **Şekil 7.7**'de açıklanan klasik deneyde görüldüğü gibi, sürüklenir. Bazı zar proteinlerinin de, muhtemelen sitoplazmik bölgelerine bağlı haldeki motor proteinler aracılığıyla hücre iskeleti lifleri boyunca belirli bir yöne doğru hareket ettikleri görülür. Bununla birlikte, diğer birçok zar proteini, hücre iskeleti ya da hücre-dışı matriks ile yaptıkları bağlantılar nedeniyle hareketsiz durumdadır (bakınız Şekil 7.5).

Sıcaklık azaldıkça, fosfolipidler sonuçta sıkı bir paketlenme düzenine geçene ve zar, katılaşana kadar akışkanlık sürer. Bu durum, pastırma yağının soğuduğu zaman donmasına benzer. Zarın katılaşma sıcaklığı, zardaki lipidlerin çeşidine bağlıdır. Eğer zar, doymamış hidrokarbon kuyrukları açısından zengin fosfolipidler içeriyorsa, daha düşük sıcaklıklara kadar sıvı halde kalır (bakınız Şekil 5.11 ve 5.12). Çift bağların yer aldığı noktalardaki dirseklerden ötürü, doymamış hidrokarbon kuyrukları doymuş hidrokarbon kuyrukları kadar sıkı paketlenemezler; bu durum zarı daha akışkan yapar (**Şekil 7.8a**).

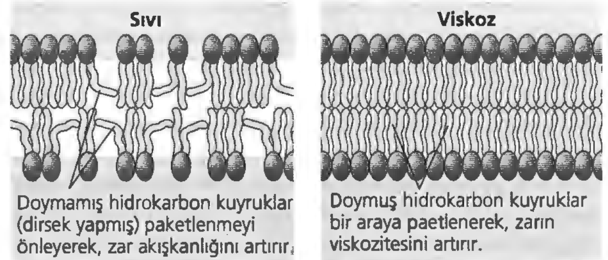
Hayvan hücrelerinin plazma zarlarındaki fosfolipid molekülleri arasına kama gibi sokulmuş durumdaki bir steroid olan kolesterol, zarın alışkanlığı üzerine değişik sıcaklıklarda değişik etkilere sahiptir (**Şekil 7.8b**). Örneğin, insanların vücut sıcaklığı olan 37°C gibi nispeten yüksek sıcaklıklarda kolesterol, fosfolipid hareketini kısıtlayarak, zarı daha az akışkan yapar. Bununla birlikte, kolesterol aynı zamanda fosfolipidlerin sıkı paketlenmesini önlediğinden dolayı, zarın katılaşması için gerekli sıcaklığı düşürür. Dolayısıyla, kolesterol, sıcaklıktaki değişikliklerin zar akışkanlığında neden olduğu değişikliklere direnen bir "akışkanlık tamponu" gibi düşünülebilir.

Zarın doğru çalışması için akışkan olması zorunludur; zarlar genel olarak salata yağı kıvamındadır. Zar katılaştığında, geçirgenliği değişir ve zardaki enzim proteinleri, eğer aktiviteleri zar içinde hareketli olmalarını gerektiriyorsa, inaktif hale gelebilir. Bunun yanı sıra, çok akışkan olan zarlar da protein işlevini destekleyemez. Bundan dolayı, aşırı çevre koşulları canlılık için elverişli değildir ve zarların lipid bileşiminde değişiklikler içeren adaptasyonlarla sonuçlanır.

Zar Lipidleri Bileşimindeki Değişikliklerin Evrimi

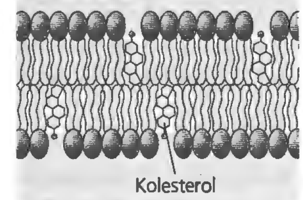
EVRİM Birçok türün zar lipidleri bileşimindeki değişikliklerin, özel çevre koşulları altında uygun zar akışkanlığını devam ettirmeye yönelik bir evrimsel adaptasyon olduğu görülür. Örneğin, aşırı soğukta yaşayan balıklar bu koşullarda zarlarının akışkan kalmasını mümkün kılan doymamış hidrokarbon kuyruklarını yüksek oranda içeren zarlara sahiptir (bakınız Şekil 7.8a). Diğer taraftan bazı bakteri ve Archaea türleri termal su kaynakları ve gayzerlerdeki 90°C'den (194°F) yüksek sıcaklarda rahatça ürerler. Bunların zarları, bu gibi yüksek sıcaklıklardaki aşırı akışkanlığı önleyen olağan-dışı lipidler içerir.

Değişen sıcaklıklara cevap olarak hücre zarlarının lipid bileşimini değiştirme yeteneği, değişken sıcaklıklarda yaşayan organizmalarda evrimleşmiştir. Kışlık buğday gibi aşırı soğukları tolere edebilen bitkilerin birçoğunda, zarların kış mevsiminde katılaşmasını önleyici bir adaptasyon olarak sonbaharda doymamış fosfolipidlerin oranı artar. Belirli bakteri ve Archaea türleri de yaşadıkları sıcaklığa bağlı olarak hücre zarlarındaki doymamış fosfolipidlerin oranını değiştirebilir. Doğal seçmenin, yaşadıkları çevre için uygun zar akışkanlığını garanti altına alan zar lipidleri karışımınına sahip organizmaları tercih ettiği görülür.



(a) Doymamış ve doymuş hidrokarbon kuyrukları.

(b) Hayvan hücre zarındaki kolesterol. Kolesterol orta sıcaklıklarda fosfolipid hareketini azaltarak, zar akışkanlığını azaltır; ancak düşük sıcaklıklarda fosfolipidlerin düzenli şekilde paketlenmelerini önleyerek zarın katılaşmasına engel olur.



▲ **Şekil 7.8 Zar akışkanlığını etkileyen faktörler.**

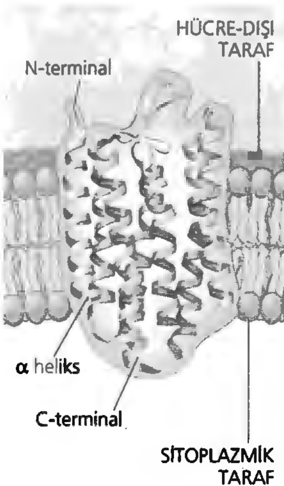
Zar Proteinleri ve Bunların İşlevleri

Şimdi sıvı mozaik modelin *mozaik* olma özelliğine geldik. Zar, seramik mozaiğe benzer şekilde, çift tabakalı lipidden ibaret sıvı matriks içine gömülü haldeki farklı protein kümelerinden oluşan bir kolajdır (bakınız Şekil 7.5). Örneğin, bugüne kadar kırmızı kan hücrelerinin plazma zarında 50'den fazla çeşitte protein saptanmıştır. Zarın temel yapısı fosfolipidlerden oluşmakla birlikte, özgül işlevlerinin birçoğu proteinler tarafından belirlenir. Farklı hücre tipleri farklı zar proteinlerine sahiptir ve hücre içindeki çeşitli zarların herbiri kendine özgü protein setlerine sahiptir.

Şekil 7.5'de zar proteinlerinin belli başlı iki grubu olduğunu görüyorsunuz: integral proteinler ve periferal proteinler. **İntegral proteinler** çift tabakalı lipidin hidrofobik kısmına girmiş haldedir. Bunların birçoğu *transmembran proteini* olup zarı baştanbaşa kateder. Diğer integral proteinler ise, hidrofobik iç bölgenin sadece yarısına kadar uzanırlar. İntegral proteinin hidrofobik kısımları, polar olmayan amino asitleri (bakınız Şekil 5.16) içeren ve genellikle α heliks şeklinde kıvrılan bir ya da birkaç parçadan oluşmuştur (**Şekil 7.9**). Molekülün hidrofilik kısımları, zarın her iki tarafındaki sulu çözeltilerle temas halindedir. Bazı proteinlerin merkezi kısmı, hidrofilik maddelerin geçmesine izin veren hidrofilik bir kanal içerir (bakınız Şekil 7.1). **Periferal proteinler**, çift tabakalı lipid içine gömülü değildirler. Bunlar, zar yüzeyine gevşek olarak tutunmuş durumda olup, tutunma noktaları sıklıkla integral proteinlerin yüzeye uzanan kısımlarıdır (bakınız Şekil 7.5).

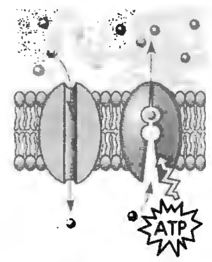
Plazma zarının sitoplazmik yüzeyi üzerindeki bazı zar proteinleri, hücre iskeletine tutunmuş halde bulunur. Dışa bakan yüzeyde ise, bazı zar proteinleri hücre-dışı matriksin liflerine tutunmuş durumdadır (bakınız Şekil 6.30; *integrinler*, bir tip integral proteinlerdir). Bu bağlantılar, hayvan hücrelerine plazma zarının tek başına sağladığından daha güçlü bir dış iskelet kazandırır.

Şekil 7.10, plazma zarındaki proteinlerin gerçekleştirdiği altı temel işlevi göstermektedir. Bir hücre bu işlevlerin bir ka-

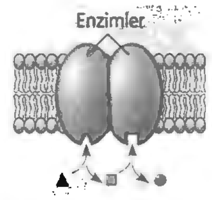


◄ **Şekil 7.9 Zarı kateden bir protein yapısı.** Bakteriyorodopsin (bakteriyel taşıyıcı protein) N-terminali hücrenin dışında, C-terminali ise hücre içinde olacak şekilde, zar içinde kendine özgü bir yerleşime sahiptir. Buradaki kurdele modeli, çoğunluğu zarın hidrofobik iç kısmında uzanan hidrofobik kısımların α-helikal ikincil yapısını göstermektedir. Bu protein zarı kateden yedi adet heliks içerir. Helikal olmayan hidrofilik segmentler zarın dış ve sitoplazmik taraflarındaki sulu çözeltiler ile temas halindedir.

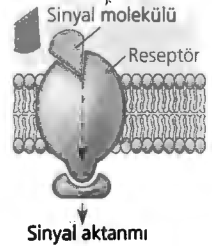
(a) Taşıma. *Solda*: Protein belirli bir çözünen için seçici olan, hidrofilik bir zar-içi kanal sağlayabilir. *Sağda*: Diğer taşıyıcı proteinler biçim değiştirerek bir bileşiği bir taraftan diğerine taşıyabilir (bakınız Şekil 7.17). Bu proteinlerin bazıları maddeleri zardan aktif olarak pompalamak için enerji kaynağı olarak ATP'yi hidrolize eder.



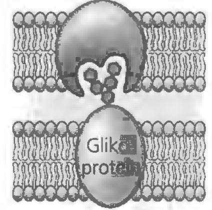
(b) Enzimatik aktivite. Zara yerleşmiş bir protein, komşu çözeltideki maddelere doğru dönük aktif merkeze sahip bir enzim olabilir. Bazı durumlarda zardaki çeşitli enzimler bir metabolik yolun ardışık basamaklarını yürütecek şekilde takım halinde organize olurlar.



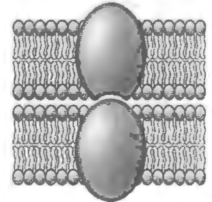
(c) Sinyal iletimi. Bir zar proteini (reseptör) örneğin bir hormon gibi kimyasal bir mesajcının biçimine uyan bir bağlanma bölgesi içerebilir. Dışarıdaki mesajcı (sinyal molekülü) proteininin biçim değiştirmesine neden olur. Biçim değiştiren bu protein genellikle sitoplazmik bir proteine bağlanmak suretiyle mesajın hücre içine geçirilmesine olanak sağlar (bakınız Şekil 11.6).



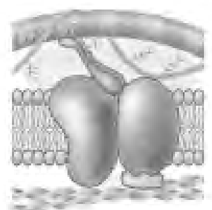
(d) Hücrelerin birbirini tanıması. Bazı glikoproteinler diğer hücrelerin zar proteinleri tarafından özgüllükle tanınan etiketler gibi görev yaparlar. Hücreler arasındaki bu tip bağlanmalar (e) şıkkında gösterilene kıyasla genellikle kısa ömürlüdür.



(e) Hücrelerarası bağlanma. Komşu hücrelerin zar proteinleri ara bağlantılar ya da sıkı bağlantılar gibi çeşitli tiplerde bağlantılar halinde birbirlerine tutunabilirler (bakınız Şekil 6.32). Bu tip bağlanma (d) şıkkında gösterilenden daha uzun ömürlüdür.



(f) Hücre iskeletine ve hücre-dışı matrikse (HDM) tutunma. Hücre iskeletinin mikrofilamentleri ya da diğer elemanları, kovalent olmayan bağlarla zar proteinlerine bağlanırlar. Bu işlev hücre biçiminin korunmasına ve bazı zar proteinlerinin yerlerinin stabilize edilmesine yardımcı olur. HDM moleküllerine bağlanabilen proteinler hücre-dışı ve hücre-içi değişiklikleri eşgüdümlü hale getirir (bakınız Şekil 6.30).



▲ **Şekil 7.10 Zar proteinlerinin işlevlerinden bazıları.** Birçok durumda tek bir protein birden fazla iş görebilir.

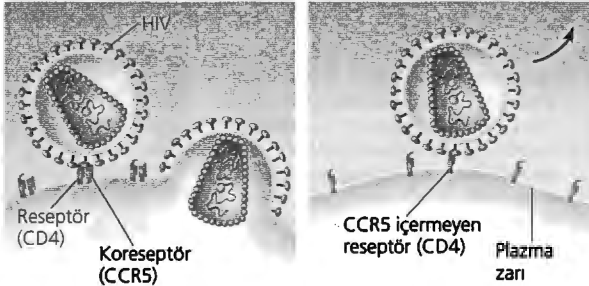
EĞER ÖYLE İSE? *Zarı kateden bazı proteinler HDM'deki belirli bir moleküle bağlanabilir ve bağlandığı zaman hücre içine bir sinyal aktarır. Bunun nasıl gerçekleştiğini açıklamak için burada gösterilen proteinleri kullanın.*

▼ Şekil 7.11

PEKİŞTİRME

HİV Enfeksiyonlarını Tedavi Etmek İçin HİV'in Hücrelere Girişinin Bloke Edilmesi

Az sayıda kişi birçok kez HİV'le temas etmelerine rağmen AİDS olmaz ve bunların hücrelerinde HİV ile enfekte olduklarına ilişkin herhangi bir belirti görülmez. Bu kişilerin genlerini, enfekte bireylerin genleri ile karşılaştıran araştırıcılar, dirençli bireylerde CCR5 adı verilen bağışık hücre yüzeyi proteinini kodlayan farklı bir gen bulmuşlardır. Daha ileri çalışmalar HİV'in bağışık hücre üzerindeki asıl reseptör proteine (CD4) bağlandığını, ancak birçok HİV tipinin hücreyi gerçekten enfekte etmek için aynı zamanda "ko-reseptör" olarak CCR5'e de bağlanması gerektiğini (aşağıda, solda) göstermiştir. Dirençli bireylerdeki gen değişikliği nedeniyle, bu kişilerin hücre yüzeylerinde CCR5'in bulunmaması, virusun hücre içine girmesini önler (aşağıda, sağda).



Birçok insanda olduğu gibi, HIV, yüzeyinde CCR5 içeren hücreyi enfekte edebilir.

Dirençli bireylerde olduğu gibi, HIV yüzeyinde, CCR5 içermeyen bir hücreyi enfekte edemez.

BU NEDEN ÖNEMLİDİR? Araştırıcılar HİV enfeksiyonunda işe karışan hücre-yüzeyi reseptörlerini bloke edecek ilaçlar bulmaya çalışmaktadır. Asıl reseptör protein olan CD4 hücrelerde birçok önemli işlev görmekte olduğundan, bunun hedef alınması tehlikeli yan etkilere neden olacaktır. Ko-reseptör olan CCR5'in keşfedilmesi, bunu maskeleyen ve HİV'in girişini bloke eden ilaçların geliştirilmesi için daha güvenli bir hedef sağlamıştır. Bu ilaçlardan biri olan maraviroc (marka adı Selzentry) HİV tedavisinde kullanılmak üzere 2007'de onaylanmıştır.

İLAVE OKUMA T. Kenakin, New bull's-eyes for drugs, *Scientific American* 293(4):50-57 (2005).

BAĞLANTI KUR Şekil 2.18 (s. 42) ve Şekil 5.19 (s. 81) birbirine bağlanan molekül çiftlerini göstermektedir. Bu iki şekli inceleyiniz. CCR5'in HİV bağlanmasına izin vermesi hakkında nasıl bir tahmin yaparsınız? Bir ilaç molekülü bu bağlanmayı nasıl engeller?

çını yerine getiren zar proteinlerine sahip olabildiği gibi, tek bir zar proteini de birden çok işlev görebilir. Dolayısıyla zar, hem yapısal hem de işlevsel olarak bir mozaik niteliğindedir.

Bir hücrenin yüzeyindeki proteinler tıbbi açıdan önemlidir; çünkü bazı proteinler dışarıdaki ajanların hücreyi istila etmesine yardımcı olur. Örneğin, hücre yüzeyi proteinleri insan HİV (human immunodeficiency virus) virusunun bağışıklık sistemi hücrelerini enfekte etmesine yardımcı olarak, AİDS (acquired immune deficiency syndrome) hastalığına yol açar. (Bölüm 19'da HİV hakkında daha fazla bilgi edineceksiniz.) HİV'in bağışıklık hücreleri üzerinde hangi proteinlere bağlandığının anlaşılması, HİV enfeksiyonunun tedavisindeki en temel gelişme olmuştur (**Şekil 7.11**).

Hücrelerin Birbirlerini Tanımasında Zar Karbohidratlarının Rolü

Hücrelerin birbirlerini tanıması, yani bir hücrenin bir komşu hücre tipini diğerinden ayırt edebilme yeteneği, bir organizmanın işleyişi açısından hayati öneme sahiptir. Örneğin, bir hayvan embriyosunda hücrelerin dokulara ve organlara dağılımı çok önemlidir. Hücrelerin birbirlerini tanıma özelliği, omurgalı hayvanlardaki önemli bir savunma yolu olan bağışıklık sisteminin, yabancı hücreleri reddetmesinin de temelini oluşturur (bakınız Bölüm 43). Hücreler diğer hücreleri, plazma zarının dış yüzeyi üzerinde bulunan ve genellikle karbohidrat içeren moleküllere bağlanarak tanır (bakınız Şekil 7.10d).

Zar karbohidratları genellikle 15'den az şeker birimi içeren, dallanmış zincirlerdir. Bunların bazıları, kovalent olarak lipidlere bağlanarak **glikolipidler** adı verilen molekülleri oluşturur. (*Glyco* sözcüğünün karbohidratın varlığını ifade ettiğini hatırlayınız.) Bununla birlikte, karbohidratların birçoğu kovalent olarak proteinlere bağlıdır; bu proteinlere **glikoproteinler** adı verilir (bakınız Şekil 7.5).

Plazma zarının dış yüzeyi üzerindeki karbohidratlar türden türe, aynı türün bireyleri arasında ve hatta aynı bireyin hücre tipine göre farklılık gösterir. Bu moleküllerin çeşitlerinin ve hücre yüzeyindeki yerleşimlerinin farklı olması, zar karbohidratlarının bir hücreyi diğerinden ayırt eden belirteçler (markörler) olarak işlev görmesini olası kılar. Örneğin, A, B, AB ve O olarak ifade edilen insanlardaki dört farklı kan grubu, kırmızı kan hücrelerinin yüzeyindeki glikoproteinlerin karbohidrat kısımlarının farklılığını yansıtır.

Zarların Sentezi ve Asimetrik Özelliği

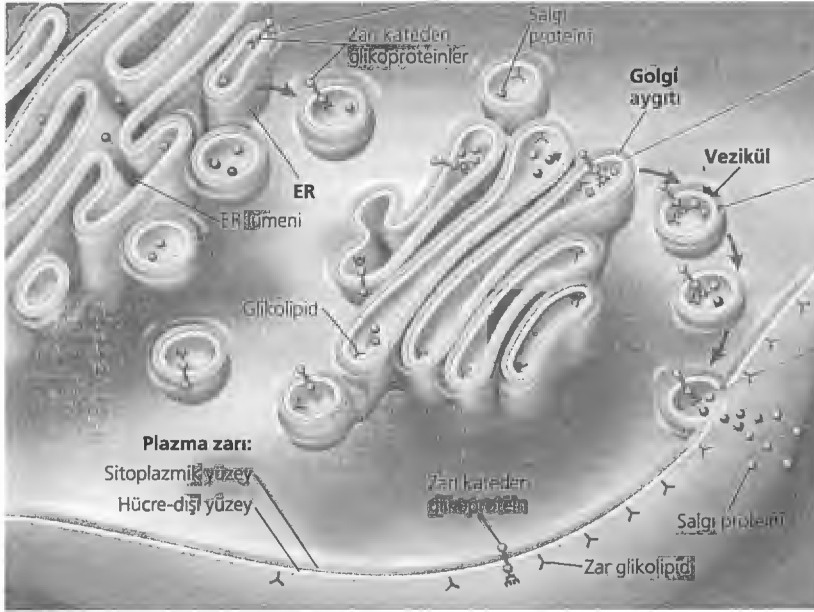
Zarların iç ve dış yüzleri birbirinden farklıdır. İki lipid tabakası özgül lipid bileşimi açısından farklı olabilir ve her protein zar içinde yönlendirilmiş bir yerleşime sahiptir (bakınız Şekil 7.9). **Şekil 7.12**, zardaki asimetrinin nasıl ortaya çıktığını göstermektedir: Plazma zarındaki proteinlerin, lipidlerin ve bunlarla birlikte bulunan karbohidratların asimetrik düzenlenişi, zarın endoplazmik retikulum (ER) ve Golgi aygıtı içinde oluşturulması sırasında belirlenir.

KAVRAM KONTROLÜ 7.1

1. Plazma zarının bazı protein ve lipidlerine bağlı olan karbohidratlar, zarın ER ve Golgi aygıtı içinde yapımı ve olgunlaştırılması sırasında zara eklenir. Yeni zar, daha sonra hücre yüzeyine hareket eden taşıma vezikülleri oluşturur. Karbohidratlar vezikül zarının hangi tarafındadır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Sıcak su kaynaklarının hemen yanındaki toprak, komşu bölgelerdeki topraktan çok daha sıcaktır. Yakın akraba iki doğal ot türünden biri sıcak bölgede, diğeri ise daha soğuk bölgede bulunuyor. Bunların zar lipidlerinin bileşimini analiz ederseniz, ne bulmayı beklersiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

▼ **Şekil 7.12 Zar bileşenlerinin sentezi ve bunların zar içindeki konumları.** Plazma zarının sitoplazmik yüzeyi (turuncu) hücre-dışı yüzeyinden (mavi) farklıdır. Sitoplazmik yüzey ER, Golgi ve vezikül zarlarının iç yüzeylerinden oluşur.



❶ Zar proteinleri ve lipidleri endoplazmik retikulum (ER) içinde sentezlenir. Karbohidratlar (yeşil) zarı kateden proteinlere (mor lobutlar) eklenerek, onları glikoprotein haline getirirler. Karbohidrat kısımları daha sonra değişikliğe uğratılabilir.

❷ Glikoproteinler Golgi aygıtı içinde daha ileri değişikliğe uğrar, lipidlere karbohidratların takılması onları glikolipid haline getirir.

❸ Glikoproteinler, glikolipidler ve salgı proteinleri (mor küreler) veziküller içinde plazma zarına taşınırlar.

❹ Veziküller plazma zarı ile kaynaştığında, vezikülün dış yüzeyi plazma zarının iç (sitoplazmik) yüzeyi ile devamlılık taşır hale gelir. Salgı proteinleri ekzositoz adı verilen bu olayla hücreden salınır ve zar glikoproteinleri ile glikolipidleri bu yolla plazma zarının dış yüzeyinde yer almış olurlar.

ÇİZİNİZ *ER zarının iç yarısından ER lümenine doğru uzanan integral bir zar proteini çiziniz. Daha sonra bu proteinin plazma zarına ulaşana kadar geçtiği basamakları numaralandırarak gösteriniz. Bu protein sitoplazmayla mı yoksa hücre-dışı sıvıyla mı temas halinde olacaktır?*

KAVRAM **7.2**

Zar yapısı seçici geçirgenliğe neden olur

Biyolojik zarlar, supramoleküler yapılara iyi bir örnek oluşturur. Supramoleküler yapılar, çok sayıda molekülün bir üst organizasyon düzeyinde düzenlenmesiyle oluşur ve bu yapıyı kuran moleküllerin taşımadığı yeni özelliklere sahiptirler. Bu bölümün geri kalan kısmında, bu özelliklerden en önemlisi ve hücrenin varolabilmesi için vazgeçilmez bir işlev olan hücre sınırlarından içeri ve dışarı doğru yapılan taşımanın düzenlenebilme yeteneği üzerine odaklanacağız. Bir kez daha, biçimin işleve uygun olduğunu göreceğiz: Sıvı mozaik model, hücrenin moleküler trafiğinin zarlar tarafından nasıl düzenlendiğini açıklamaya yardımcı olur.

Küçük moleküllerin ve iyonların sürekli trafiği plazma zarının her iki yönüne doğru ilerler. Bir kas hücresi ile onu çevreleyen hücre-dışı sıvı arasındaki kimyasal alışverişini inceleyelim. Şekerler, amino asitler ve diğer besin maddeleri hücre içine girerken, metabolizmanın atık ürünleri hücreyi terk eder. Hücre, solunum yapmak için O_2 alır ve hücre dışına CO_2 verir. Bu hücre, aynı zamanda Na^+, K^+, Ca^{2+} ve Cl^- gibi iyonları plazma zarından her iki yönden birine aktlararak, bunların derişimlerini de düzenler. Zarlardaki trafik oldukça yoğun olmasına karşın, hücre zarları seçici geçirgendir ve bu maddeler ayrım yapılmaksızın bu bariyeri geçemezler. Hücre küçük molekül ve iyonları içine alma ya da dışarı atma yeteneğindedir. Bunlara ek olarak, çeşitli maddeler zarlardan farklı hızlarda geçerler.

Çift Tabakalı Lipidin Geçirgenliği

Hidrokarbonlar, karbon dioksit ve oksijen gibi moleküller hidrofobik oldukları için zarın çift tabakalı lipidi içerisinde çözünür ve zar proteinlerinin yardımı olmaksızın kolayca zardan geçerler. Buna karşılık, zarın hidrofobik iç kısmı hidrofilik özellikteki iyonların ve polar moleküllerin yardımsız geçişini engeller. Glukoz ve diğer şekerler gibi polar moleküller çift katlı zardan oldukça yavaş geçerler; hatta çok küçük polar bir molekül olan su bile çok hızlı geçemez. Yüklü bir atom ya da molekül ile bunun çevresindeki su kabuğunun (bakınız Şekil 3.7) zarın hidrofobik tabakasına girmesi daha da zordur. Bunun da ötesinde, çift tabakalı lipid, hücrenin seçici geçirgenliğini belirleyen etmenlerden sadece biridir. Zar içine yerleşmiş olan proteinler, madde taşınmasının düzenlenmesinde başrolü oynarlar.

Taşıyıcı Proteinler

Hücre zarları özgül iyonlara ve polar moleküllere karşı geçirgendir. Bu hidrofilik maddeler, zarı kateden **taşıyıcı proteinlerin** içinden geçerek, çift tabakalı lipid ile temas etmezler.

Kanal proteinleri adı verilen bazı taşıyıcı proteinler, belirli molekül ve atomik iyonların zarı geçmek için tünel olarak kullandıkları, hidrofilik bir kanal olarak görev yaparlar (bakınız Şekil 7.10a, sol taraf). Örneğin, belirli bazı hücrelerin zarından suyun giçişi **akuaporinler** adı verilen kanal proteinleri tarafından kolaylaştırılır. Her akuaporin saniyede 3

milyar ($3x10^9$) su molekülünün geçişine izin verir. Akuaporinler olmaksızın, bir saniyede aynı zar alanından bu su moleküllerinin sadece çok küçük bir kısmı geçebilir. Dolayısıyla, kanal proteinleri geçiş hızında muazzam bir artış yaratır. *Taşıyıcı proteinler* adı verilen diğer transport proteinleri ise, geçirdikleri iyon ya da molekülleri kendi üstlerinde tutar ve biçim değiştirerek zardan aktarırlar (bakınız Şekil 7.10a, sağ taraf). Bir transport proteini taşıdığı bileşiğe özgüldür ve sadece belirli bir bileşiğin (ya da buna benzeyen küçük bir madde grubunun) zardan geçişine izin verir. Örneğin, kırmızı kan hücrelerinin plazma zarındaki özgül bir taşıyıcı proteinin zardan glukoz taşıma hızı, glukozun kendi başına zardan geçebilme hızının 50.000 katıdır. Bu "glukoz taşıyıcısı" öylesine seçicidir ki, glukozun yapısal izomeri olan fruktozun zardan geçişine izin vermez.

Dolayısıyla, zarın seçici geçirgenliği hem çift tabakalı lipidin ayırt edici engeline, hem de zar içine yerleşmiş olan özgül taşıyıcı proteinlere bağlıdır. Ancak, zardaki trafiğin *yönünü* belirleyen şey nedir? Belirli bir zamanda belirli bir madde hücreye girecek midir, yoksa hücreden çıkacak mıdır? Ve molekülleri zarlardan geçiren asıl mekanizmalar nelerdir? Bu soruların cevabını iki çeşit zar trafiği olan pasif taşıma ve aktif taşımayı incelerken bulacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 7.2

1. O_2 ve CO_2 zar proteinlerinden yardım almaksızın çift katlı lipid içinden geçebilen iki moleküldür. Bunun olmasına izin veren özellik nedir?
2. Bir transport proteininin su moleküllerini zardan hızla ve büyük miktarlarda taşımasının nedeni nedir?
3. BAĞLANTI KUR Akuaporinler hidronyum iyonlarının (H_3O^+; bakınız ss. 52-53) geçişine izin vermez. Yağ metabolizması üzerine yakın zamanda yapılan araştırmalar bazı akuaporinlerin üç-karbonlu bir alkol olan gliserolün (bakınız Şekil 5.10, s. 75) ve H_2O'nun geçişine izin verdiğini göstermiştir. H_3O^+ iyonunun boyutu suya gliseroldan daha yakın olduğu halde, bu seçiciliğin temeli konusunda ne düşünürsünüz?

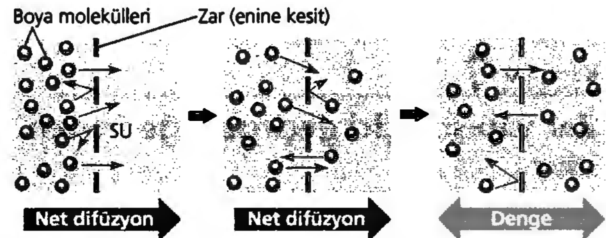
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 7.3

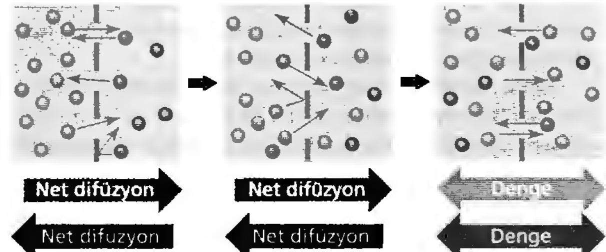
Pasif taşıma bir maddenin enerji gereksinmeden zardan difüzyonudur

Moleküller sürekli hareket halinde oldukları için, termal enerji (ısı) adı verilen bir enerjiye sahiptirler. Bu hareketin sonuçlarından biri olan **difüzyon**, herhangi bir bileşiğe ait moleküllerin, mevcut mekâna eşit olarak yayılacak şekilde hareketidir. Her molekül gelişigüzel hareket etmekle birlikte, bir molekül *populasyonu* belirli bir yöne doğru difüze olabilir. Bu olayı anlayabilmek için saf su ile boyalı suyu ayıran sentetik bir zar düşünelim. Difüzyon sonucunda her iki çözeltinin eşit konsantrasyonda boya molekülü içemesiyle sonuçlandığını anlayabilmek için **Şekil 7.13a**'yı dikkatle inceleyiniz. Bu noktaya ulaşıldığında, dinamik bir denge sağlanır; yani, bir saniyede her iki yöne doğru hareket eden boya moleküllerinin sayısı eşitlenir.

Şimdi difüzyonun basit kuralını ortaya koyabiliriz: Diğer güçlerin yokluğunda bir madde, derişimi fazla olan taraftan az olan tarafa doğru difüze olur. Başka bir deyişle, herhangi bir madde **konsantrasyon gradiyenti**nin az olduğu tarafa doğru difüze olur. Bunun gerçekleşebilmesi için bir iş yapılması gerekmez; serbest enerjide düşmeye neden olduğu için, difüzyon kendiliğinden cereyan eden bir süreçtir. Her madde diğer maddelerin konsantrasyon gradiyentlerinden etkilenmeksizin *kendi* konsantrasyon gadiyentinin az olduğu tarafa doğru difüze olur (**Şekil 7.13b**).



(a) Bir çözünenin difüzyonu. Zar, boya moleküllerinin geçişine izin verecek büyüklükte gözenekler içermektedir. Boya moleküllerinin rasgele hareketi bunların bazılarının porlardan geçmesine neden olur; bu olay daha fazla boya molekülü içeren tarafta daha sık gerçekleşir. Boya daha yoğun olduğu kısımdan, daha az yoğun olduğu kısma doğru (konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru) difüze olur. Bu durum dinamik bir dengeye yol açar: Çözünen moleküller, her iki yöne doğru eşit hızda zardan geçmeyi sürdürürler.



(b) İki çözünenin difüzyonu. İki farklı boya çözeltisi, her iki boya için geçirgen olan bir zarla ayrılmıştır. Her boya kendi konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru difüze olur. Sol taraftaki *toplam* çözünen derişimi başlangıçta daha fazla olmasına rağmen, mor boyanın net difüzyonu sola doğru olacaktır.

▲ **Şekil 7.13 Çözünenlerin sentetik bir zardan difüzyonu.** Şemaların altındaki geniş okların her biri okla aynı renkte olan boyanın net difüzyonunu göstermektedir.

Zarlar içindeki trafiğin çoğu difüzyon ile gerçekleşir. Bir madde bir zarın bir tarafında diğer tarafa göre daha yoğun ise, bu madde konsantrasyonunun az olduğu tarafa doğru difüze olma eğilimindedir (zarın bu maddeye karşı geçirgen olduğu varsayılıyor). Buna ait önemli bir örnek, solunum yapan hücrelerin oksijen alışlarıdır. Çözünmüş oksijen, plazma zarından hücre içine difüze olur. Hücre solunumu içeri giren O_2'i kullandığı sürece, difüzyon da sürer; çünkü, konsantrasyon gradiyenti bu yöndeki hareketi tercih etmektedir.

Bir maddenin bir biyolojik zardan difüze olması **pasif taşıma** olarak adlandırılır; çünkü, hücre bunu gerçekleştirmek için enerji harcamak zorunda değildir. Konsantrasyon gradiyentinin kendisi potansiyel enerjiyi temsil eder (bakınız Bölüm 2, s.35) ve difüzyonu sürdürür. Bununla birlikte, zarların seçici geçirgen olduğunu ve dolayısıyla çeşitli moleküllerin difüzyon hızlarını etkilediğini hatırlayınız. Suyun söz konusu olduğu durumlarda akuaporinler belirli hücrelerin zarından suyun hızla difüze olmasına izin verir. Bir sonraki kısımda göreceğiniz gibi, suyun plazma zarından geçişinin hücreler açısından önemli sonuçları vardır.

Osmozun Su Dengesi Üzerine Etkileri

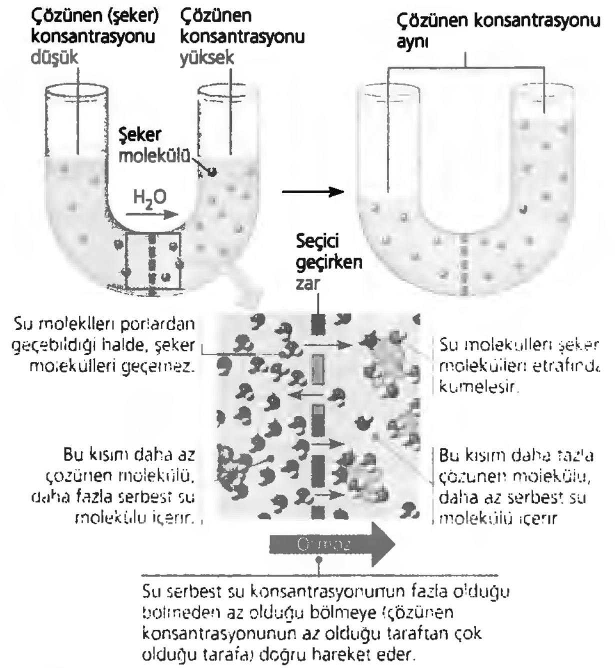
Farklı çözünen konsantrasyonlarına sahip iki çözeltinin nasıl etkileştiğini görmek için, iki şeker çözeltisini ayıran seçici geçirgen yapay bir zar içeren U şeklinde bir cam tüp düşünün (**Şekil 7.14**). Bu sentetik zarın gözenekleri şeker moleküllerini geçirmeyecek kadar küçük, ancak su moleküllerinin zardan geçişine izin verecek kadar büyüktür. Bu durum *su* konsantrasyonunu nasıl etkiler? Çözünen derişimi fazla olan çözeltinin su derişiminin daha az olması ve bu nedenle suyun diğer taraftan buraya doğru difüze olması mantıklı görünmektedir. Bununla birlikte, birçok biyolojik sıvıda olduğu gibi, seyreltik çözeltiler içindeki çözünen konsantrasyonu su konsantrasyonunu önemli ölçüde etkilemez. Bunun yerine, su moleküllerinin hidrofilik çözünen molekülleri etrafında kümelenmesi bazı su moleküllerinin zardan geçişini olanaksız kılar. Burada önemli olan *serbest* su konsantrasyonundaki farktır. Su düşük çözünen konsantrasyonuna (yüksek serbest su konsantrasyonuna) sahip bölmeden yüksek çözünen konsantrasyonuna (düşük serbest su konsantrasyonuna) sahip bölmeye geçer ve bu geçiş zarın iki tarafındaki çözünen konsantrasyonları eşitlenene kadar sürer. Suyun yapay ya da hücresel seçici geçirgen bir zardan difüze olması **osmoz** olarak adlandırılır. Suyun zarlardan geçişi ve hücre ile çevresi arasındaki su dengesi organizmalar açısından kritik önem taşır. Şimdi yapay sistemlerdeki osmoz hakkında öğrendiklerimizi canlı hücrelere uygulayalım.

Duvar İçermeyen Hücrelerdeki Su Dengesi

Çözelti içindeki bir hücrenin davranışını açıklamak için, çözünen konsantrasyonunu ve zar geçirgenliğini dikkate almamız gerekir. Her iki faktör **tonisite** kavramı içinde değerlendirilmektedir. Bu kavram, çevredeki çözeltinin hücrenin su kazanmasına ya da kaybetmesine neden olma yeteneği demektir. Bir çözeltinin tonisitesi kısmen, zardan geçemeyen çözünenlerin (penetre olamayan çözünenler) konsantrasyonu ile hücre içindeki çözünen konsantrasyonlarının oranına bağlıdır. Eğer çevredeki çözelti içinde zardan geçemeyen çözünenlerin konsantrasyonu yüksek ise, su hücreyi terk etme eğiliminde olacaktır; ya da bunun tersi söz konusudur.

Eğer duvar içermeyen hayvan hücresi gibi bir hücre, hücre içi ile **izotonik** (*iso* "aynı" demektir) olan bir ortama batırılırsa, plazma zarından *net* bir su geçişi olmaz. Su zardan difüze olur, ama bu geçiş her iki yöne doğru eşit hızdadır. İzotonik bir ortamda hayvan hücresinin hacmi kararlıdır (**Şekil 7.15a**).

Şimdi bu hücreyi hücre içine göre **hipertonik** (*hyper* "daha fazla" demektir; burada zardan geçemeyen çözünenleri ifade etmektedir) olan bir çözeltiye aktaralım. Hücre su kaybeder, büzülür ve muhtemelen ölür. Bu durum bir göldeki tuzluluk artışının, oradaki hayvanları öldürme nedenlerinden birisidir; eğer göl suyu hayvan hücrelerine göre hipertonik hale



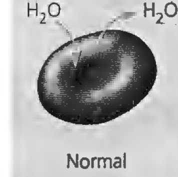
▲ **Şekil 7.14 Osmoz.** Farklı derişimlerdeki iki şeker çözeltisi çözücüyü (su) geçirdiği halde çözünene (şeker) karşı geçirgen olmayan, gözenekli bir zarla birbirinden ayrılmıştır. Su molekülleri rastgele hareket eder ve her iki yöne doğru geçebilir, ancak suyun net difüzyonu, daha az konsantre çözeltiden daha konsantre çözeltiye doğrudur. Suyun difüzyonu yani osmoz, her iki taraftaki şeker konsantrasyonunu eşit hale getirir.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer yukarıdaki tübün sol tarafına zardan geçebilen turuncu bir boya eklenseydi, deney sonundabu boya nasıl dağılmış olacaktı? (bakınız Şekil 7.13.) Tüpteki çözeltinin son düzeyleri bundan etkilenecek miydi?*

(a) Hayvan hücresi. Bir hayvan hücresi su alımı ya da kaybını dengeleyecek özel adaptasyonlara sahip olmadığı sürece yaşayabileceği en iyi ortam izotonik özelliktedir.

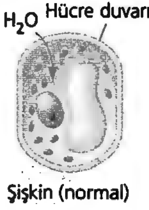
Hipotonik çözelti **İzotonik çözelti** **Hipertonik çözelti**

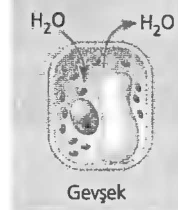






(b) Bitki hücresi. Bitki hücreleri şişkin (turgit) durumda olup, en sağlıklı oldukları durum genellikle su alımının yarattığı baskının duvar tarafından dengelendiği hipotonik ortamdır.



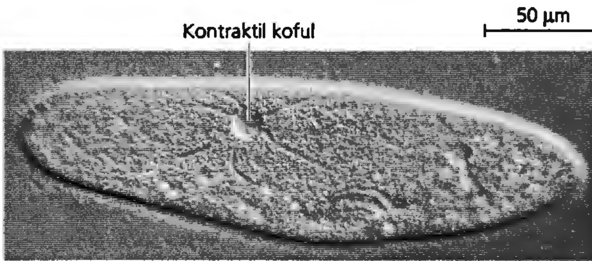




▲ **Şekil 7.15 Canlı hücrelerdeki su dengesi.** Canlı hücrelerin çevrelerindeki çözünen derişimi değişikliklerine nasıl cevap verecekleri, hücre duvarı içerip içermemelerine bağlıdır. **(a)** Hayvan hücreleri (örneğin buradaki kırmızı kan hücreleri) hücre duvarı içermez. **(b)** Bitki hücreleri ise duvar içerir. (Oklar bu hücrelerin ilk olarak koyuldukları çözeltilerdeki net su hareketini göstermektedir).

gelirse, hücreler büzülebilir ve ölür. Bununla birlikte, hayvan hücresi için çok fazla su alımı da, su kaybı kadar zararlı olabilir. Eğer bir hayvan hücresini **hipotonik** (*"hypo"* az demektir) bir çözeltiye koyarsak, suyun hücre içine giriş hızı hücreden çıkış hızından fazla olacak ve hücre, çok fazla doldurulmuş bir su balonu gibi şişerek parçalanacaktır (patlayacaktır).

Sert duvarlara sahip olmayan bir hücre, aşırı su alımını da aşırı su kaybını da tolere edemez. Su dengesi ile ilgili bu sorun, bu tip bir hücrenin izotonik bir ortamda yaşamasıyla otomatik olarak çözümlenir. Deniz suyu, denizde yaşayan omurgasızların çoğu için izotoniktir. Çoğu karasal hayvanın hücreleri, hücreyle izotonik olan hücre dışı sıvı içerisinde yer alır. Hipertonik ya da hipotonik ortamlarda yaşayan ve sert hücre duvarlarına sahip olmayan organizmaların **ozmoregülasyon** için özel adaptasyonlar geliştirmeleri gerekir. Ozmoregülasyon su dengesini kontrol etmek anlamına gelir. Örneğin tek-hücreli bir Protista olan *Paramecium caudatum*, hücreye göre hipotonik olan göl suyunda yaşar. *P. caudatum*'un plazma zarı suya karşı diğer birçok hücrenin zarından daha az geçirgen olmakla birlikte, bu durum sürekli olarak hücreye giren suyun girişini sadece yavaşlatabilir. *P. caudatum* hücresi patlamaz, çünkü bir kontraktil koful



▲ **Şekil 7.16 *Paramecium caudatum*'un kontraktil kofulu:** Koful sitoplazma içinde yayılmış bir kanallar siteminden gelen sıvıyı toplar. Koful ve kanallar dolduğunda kasılır ve sıvı hücre dışına atılır (LM).

içerir. Bu organel osmoz ile hücre içine giren suyu, aynı hızla dışarı atan bir pompa gibi çalışır **(Şekil 7.16)**. Ozmoregülasyon için evrimsel olarak kazanılan diğer adaptasyonları Bölüm 44'de inceleyeceğiz.

Duvar İçeren Hücrelerdeki Su Dengesi

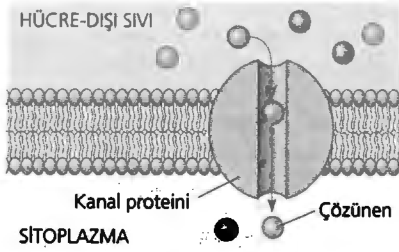
Bitkilerin, prokaryotların, mantarların ve bazı Protista üyelerinin hücreleri duvarla çevrilidir (bakınız Şekil 6.28). Böyle bir hücre hipotonik çözelti -örneğin yağmur suyu- içindeyken duvar, hücrenin su dengesinin korunmasına yardımcı olur. Bir bitki hücresi düşünelim. Hayvan hücresi gibi bitki hücresi de osmozla giren su nedeniyle şişer **(Şekil 7.15b)**. Bununla birlikte, esnek olmayan duvar, hücre üzerine basınç oluşturmadan çok daha önce genişler. *Turgor basıncı* denilen bu basınç, fazla su alımına karşı koyar. Bu noktada hücre, **şişkin (turgid)** durumdadır ve bu durum birçok bitki hücresi için sağlıklı bir sonuçtur. Odunsu olmayan birçok bitki (örneğin evlerde yetiştirilen bitkiler) ortamdaki hipotonik çözelti tarafından şişkin halde tutulan hücrelerin mekanik desteğine ihtiyaç duyarlar. Eğer bitki hücreleri ve bunların içinde bulunduğu ortam izotonik ise, net su girişi yönünde bir eğilim yoktur. Bunun sonucu olarak hücreler, bitkinin solmasına neden olacak şekilde **pörsümüş** (gevşek) hale gelirler.

Diğer taraftan eğer hücre hipertonik bir ortamda yer alıyorsa, duvara sahip olmasının bir avantajı olmaz. Bu durumdaki bitki hücresi hayvan hücresinde olduğu gibi, çevresine su kaybeder ve büzülür. Büzülen bitki hücresinin plazma zarı duvardan ayrılır. **Plazmoliz** olarak adlandırılan bu olay bitkinin solmasına neden olur ve ölmesine yol açar. Bakteri ve mantarların duvar içeren hücreleri de hipertonik ortamlarda plazmolize uğrarlar.

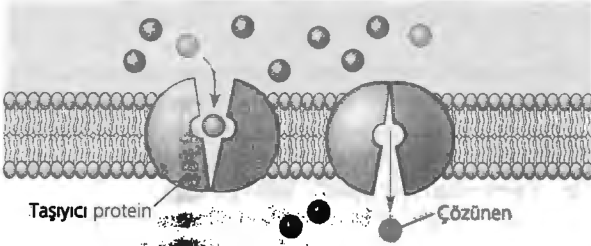
Kolaylaştırılmış Difüzyon: Pasif Taşıma Proteinler Tarafından Gerçekleştirilir

Şimdi suyun ve belirli bazı hidrofilik çözünenlerin zardan nasıl geçtiklerini daha yakından inceleyelim. Daha önce belirtildiği gibi, zardaki çift katlı lipid tabakası tarafından engellenen polar moleküllerin ve iyonların birçoğu, zarı bir uçtan bir uca kateden taşıyıcı proteinler yardımıyla, pasif olarak difüze olurlar. Bu olgu, **kolaylaştırılmış difüzyon** olarak adlandırılır. Hücre biyologları halen çeşitli taşıyıcı proteinlerin difüzyonu tam olarak nasıl kolaylaştırdığını anlamaya çalışmaktadır. Taşıyıcı proteinlerin birçoğu çok özgüldür: Bazı maddeleri taşıdıkları halde bazılarını taşımazlar.

Daha önce açıklandığı gibi, kanal proteinleri ve taşıyıcı proteinler olmak üzere iki tip taşıyıcı protein vardır. Kanal proteinleri özgül molekül ya da iyonların zarı katetmesi için basit koridorlar oluştururlar **(Şekil 7.17a)**. Bu proteinlerin sağladığı hidrofilik geçitler, su moleküllerinin ya da kü-



(a) Kanal proteini (mor), su moleküllerinin ya da özel bir çözünenin içinden geçebileceği bir kanal oluşturur.



(b) Taşıyıcı protein iki ayrı konformasyon kazanır. Proteinin biçim değiştirmesi sonucunda çözünen zardan geçirilir.

▲ **Şekil 7.17 Kolaylaştırılmış difüzyonu gerçekleştiren iki tip taşıyıcı protein.** Her iki durumda da protein, çözüneni iki yönden birine taşır, ancak net hareket, çözünenin konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğrudur.

çük iyonların zarın bir tarafından diğer tarafına çabucak difüze olmalarına izin verir. Su kanalı proteinleri olan akuaporinler bitki hücreleri ve kırmızı kan hücreleri gibi hayvan hücrelerinde gerçekleşen çok büyük miktarlardaki difüzyonu kolaylaştırırlar (bakınız Şekil 7.15). Belirli böbrek hücreleri de idrar dışarı atılmadan önce suyu idrardan geri emen çok sayıda akuaporin içerir. Eğer böbrekler bu işlevi yapamasalardı, günde 180 L kadar idrar yapmanız -ve aynı miktarda su içmeniz- gerekecekti!

İyon taşıyan kanal proteinleri **iyon kanalları** olarak adlandırılır. İyon kanallarının birçoğu bir uyarı sonucunda açılan ya da kapanan **kapılı kanallar** gibi davranır. Bazı kapılı kanallar için elektriksel bir uyarı söz konusudur. Örneğin Şekil 7.1'de gösterilen iyon kanalı elektriksel bir uyarı ile açılır ve potasyum iyonlarının hücreyi terk etmesine izin verir. Diğer kapılı kanallar, taşınacak maddeden farklı bir özgül bileşiğin kanala bağlanması ile açılır ya da kapanırlar. Kimyasal uyarı söz konusu ise, aktarılacak molekülden farklı bir madde, uyaran olarak davranır. Her iki kapılı kanal tipi de Bölüm 48'de öğreneceğiniz gibi, sinir sisteminin işlevselliği için önemlidir.

Daha önce sözü edilen glukoz taşıyıcısı gibi taşıyıcı proteinler, çözünen-bağlayan bölgenin zarı katedecek şekilde yer değiştirmesine yol açan keskin bir biçim değişikliğine uğramaktadır (**Şekil 7.17b**). Bu tarz bir biçim değişikliği, taşınacak molekülün bağlanması ya da serbest bırakılması ile tetiklenebilir. İyon kanalları gibi kolaylaştırılmış difüzyonda görev alan kanal proteinleri de, bir bileşiğin konsantrasyon gradiyenti yönündeki net aktarımını sağlarlar. Dolayısıyla enerji girdisi gerekmez: Bu olay pasif difüzyondur.

Bazı kalıtsal hastalıklarda özgül taşıma sistemleri ya hatalı ya da tümüyle eksiktir. İnsanlarda görülen sistinuria buna örnektir. Bu hastalıkta böbrek hücrelerinin zarından sistein ve diğer amino asitleri aktaran taşıyıcı protein yoktur. Böbrek hücreleri normalde bu amino asitleri idrardan geri emer ve kana verir. Ancak, sistinuria hastalarında böbreklerde birikerek kristalleşen amino asitlerden kaynaklanan ağrı verici taşlar ortaya çıkar.

KAVRAM KONTROLÜ 7.3

1. Solunum yapan bir hücrenin solunum sonunda ortaya çıkan CO_2'den nasıl kurtulduğunu düşünürsünüz?
2. Süpermarketlerde sebzeler genellikle su ile spreylenir. Bu uygulamanın sebzeleri nasıl taze tuttuğunu açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir *Paramecium caudatum* hipotonik bir ortamdan izotonik bir ortama yüzerse, kontraktil kofulu daha az mı yoksa daha çok mu aktif hale gelir? Niçin?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 7.4

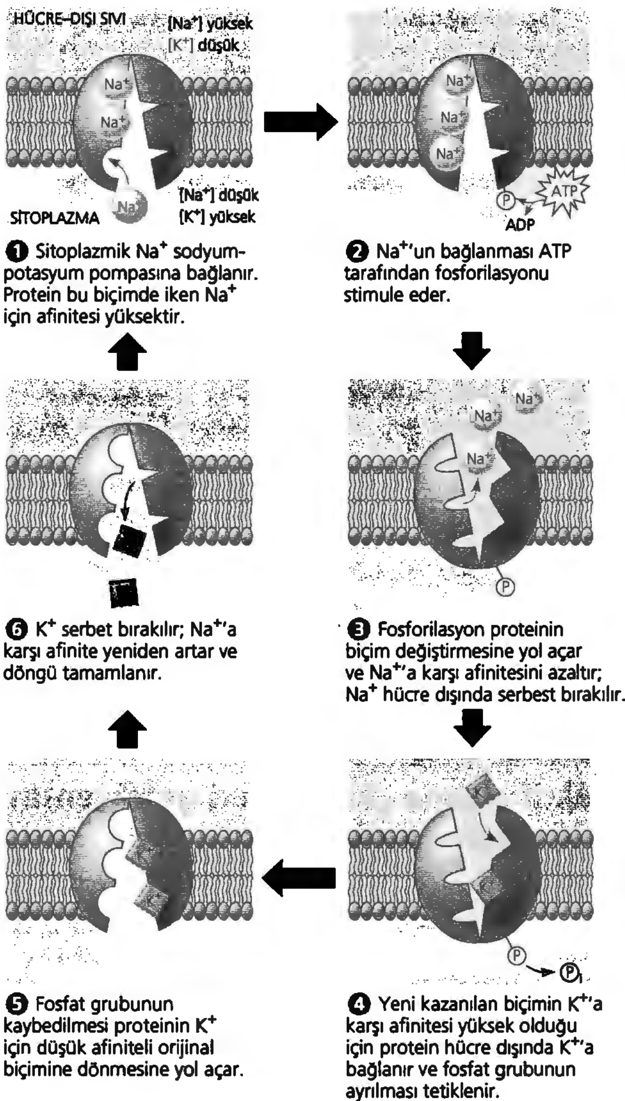
Aktif taşıma çözünenleri gradiyentin zıt yönüne taşımak için enerji kullanır

Taşıyıcı proteinlerin yardımına rağmen, kolaylaştırılmış difüzyon yine de pasif taşıma olarak değerlendirilir; çünkü çözünen, konsantrasyonun fazla olduğu kısımdan az olduğu tarafa doğru enerji gerektirmeyen bir süreç ile hareket etmektedir. Kolaylaştırılmış difüzyon zarda etkin bir geçiş sağlayarak, bir çözünenin aktarımını hızlandırmakla birlikte, aktarımının yönünü değiştirmez. Ancak bazı taşıyıcı proteinler çözünenleri konsantrasyon gradiyentinin tersine hareket ettirebilir. Diğer bir deyişle bu proteinler, çözünen derişiminin az olduğu taraftan fazla olduğu tarafa doğru zardan aktarım sağlayabilirler.

Aktif Taşıma İçin Enerji Gereksinimi

Bir çözüneni gradiyentin zıt yönünde zardan pompalamak iş yapmayı gerektirir; hücre enerji harcamak zorundadır. Dolayısıyla, bu tip zar trafiği **aktif taşıma** olarak adlandırılır. Çözünenleri konsantrasyon gradiyentlerinin zıt yönünde hareket ettiren proteinlerin tümü kanal proteinleri değil, taşıyıcı proteinlerdir. Bu önemlidir; çünkü, kanal proteinleri açık olduğunda, çözünenleri konsantrasyon gradiyentinin zıt yönünde aktarmak yerine, bunların konsantrasyon gradiyenti yönünde difüze olmalarına izin verirler.

Aktif taşıma, hücre içinde çevredeki konsantrasyondan farklı konsantrasyonlarda bulunan küçük çözünenlerin



❶ Sitoplazmik Na^+ sodyum-potasyum pompasına bağlanır. Protein bu biçimde iken Na^+ için afinitesi yüksektir.

❷ Na^+'un bağlanması ATP tarafından fosforilasyonu stimule eder.

❸ Fosforilasyon proteinin biçim değiştirmesine yol açar ve Na^+'a karşı afinitesini azaltır; Na^+ hücre dışında serbest bırakılır.

❹ Yeni kazanılan biçimin K^+'a karşı afinitesi yüksek olduğu için protein hücre dışında K^+'a bağlanır ve fosfat grubunun ayrılması tetiklenir.

❺ Fosfat grubunun kaybedilmesi proteinin K^+ için düşük afiniteli orijinal biçimine dönmesine yol açar.

❻ K^+ serbet bırakılır; Na^+'a karşı afinite yeniden artar ve döngü tamamlanır.

▲ **Şekil 7.18 Sodyum-potasyum pompası: özel bir aktif taşıma örneği.** Bu taşıma sistemi, iyonları konsantrasyon gradiyentinin ters yönünde pompalar: Hücre içinde sodyum iyonu konsantrasyonu (Na^+) düşük, hücre dışında ise yüksek, buna karşılık potasyum iyonu konsantrasyonu (K^+) hücre dışında düşük, hücre içinde ise yüksektir. Pompa döngüsel olarak iki ayrı biçim kazanır ve hücre içine pompalanan her 2 K^+ için 3 Na^+ hücre dışına pompalanır. İki farklı biçimin Na^+ ve K^+ için afiniteleri farklıdır. ATP'den taşıyıcı proteine bir fosfat grubu aktarılması (proteinin fosforilasyonu) konformasyon değişikliğine güç sağlar.

hücre-içi derişimlerinin sabit tutulmasını olası kılar. Örneğin, bir hayvan hücresi çevresine göre çok daha yüksek derişimde potasyum iyonu (K^+) içerdiği halde, sodyum iyonlarının (Na^+) hücre-içi derişimi çevredekinden çok daha azdır. Plazma zarı bu gradiyentleri sabit tutabilmek için, Na^+ iyonunu hücrenin dışına, K^+ iyonunu ise içine pompalar.

Diğer hücresel işlerde olduğu gibi, aktif taşıma için gerekli enerjinin çoğu ATP'den sağlanır. ATP'nin aktif taşımaya güç sağlama yollarından birisi, ATP'nin terminal fosfat grubunun doğrudan doğruya taşıyıcı proteine aktarılmasıdır. Bu aktarım, proteinin konformasyon değiştirmesini indükleyebilir ve böylece proteine bağlı haldeki çözünen zardan aktarılır. Bu şekilde çalışan taşıma sistemlerinden biri, hayvan hücrelerinin plazma zarından Na^+ ve K^+ değiştokuşu yapan **sodyum-potasyum pompasıdır** (**Şekil 7.18**). Pasif taşıma ile aktif taşıma arasındaki fark **Şekil 7.19**'da tekrar gözden geçirilmektedir.

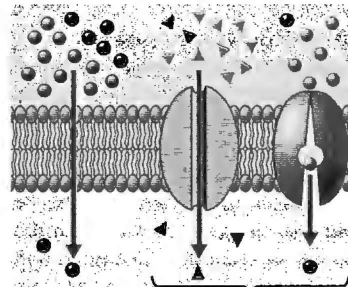
İyon Pompaları Zar Potansiyelini Nasıl Korur?

Bütün hücrelerin zarlarının iki yüzü arasında voltaj mevcuttur. Voltaj, elektriksel potansiyel enerjidir -yani, zıt yüklerin ayrılmasıdır. Hücre sitoplazması, hücre-dışı sıvıya göre negatif yüklüdür; çünkü, anyon ve katyonlar iki taraf arasında eşit dağılmamıştır. Zarın iki yüzeyi arasındaki voltaj, **zar potansiyeli** olarak adlandırılır ve yaklaşık -50 ile -200 milivolt (mV) arasında değişir. (Eksi işareti, hücre içinin hücre dışına göre negatif olduğunu ifade eder).

Zar potansiyeli bir batarya gibi davranır, yani zardan geçen bütün yüklü maddelerin trafiğini etkileyen bir enerji kaynağı gibi etki eder. Hücre içi, hücre dışına göre negatif olduğu için zar potansiyeli katyonların hücre içine doğru, anyonların ise hücre dışına doğru pasif aktarımını olası kılar. Dolayısıyla, iyonların zardan difüze olması *iki* güç tarafından sürdürülür: kimyasal güç (iyonun konsantrasyon gradiyenti) ve elektriksel güç (zar potansiyelinin iyonunun ha-

▼ **Şekil 7.19 Tekrar: pasif ve aktif taşıma.**

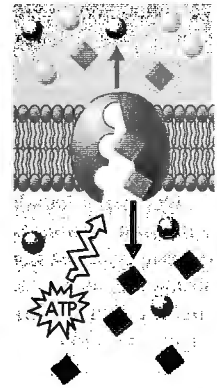
Pasif taşıma. Maddeler hücre tarafından enerji harcaması olmaksızın, konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru kendiliğinden zardan geçerler. Difüzyon hızı zardaki taşıyıcı proteinler tarafından büyük ölçüde artırılabilir.



Difüzyon. Hidrofobik moleküller ve (çok yavaş hızda) çok küçük yüksüz polar moleküller çift tabakalı lipid içinden difüze olabilirler.

Kolaylaştırılmış difüzyon. Birçok hidrofilik madde ya kanal proteinleri (solda) ya da taşıyıcı proteinler (sağda) aracılığı ile zarlardan difüze olur.

Aktif taşıma. Bazı taşıyıcı proteinler pompa olarak iş görür ve maddeleri konsantrasyon (ya da elektrokimyasal) gradiyenlerinin zıt yönünde aktarırlar. Bu iş için gereken enerji genellikle ATP'den sağlanır.

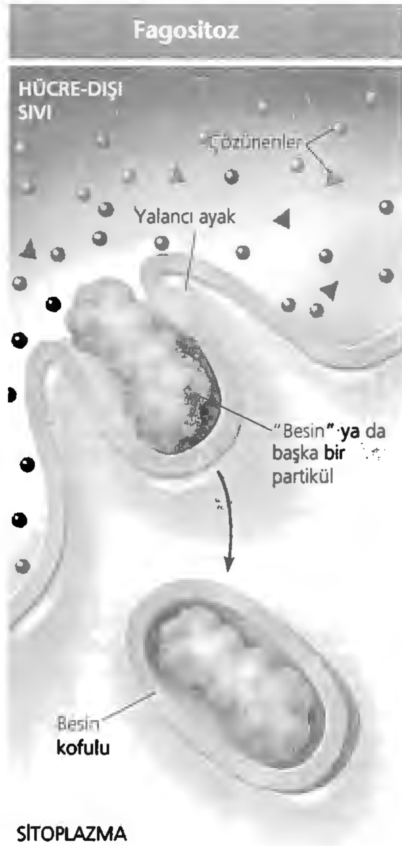


? *Sağ paneldeki her çözünenin hareket yönünü açıklayarak, konsantrasyon gradiyenti yönünde mi yoksa bunun ters yönünde mi hareket ettiğini belirtiniz.*

▼ Şekil 7.22

İnceleme Hayvan Hücrelerindeki Endositoz

Fagositoz

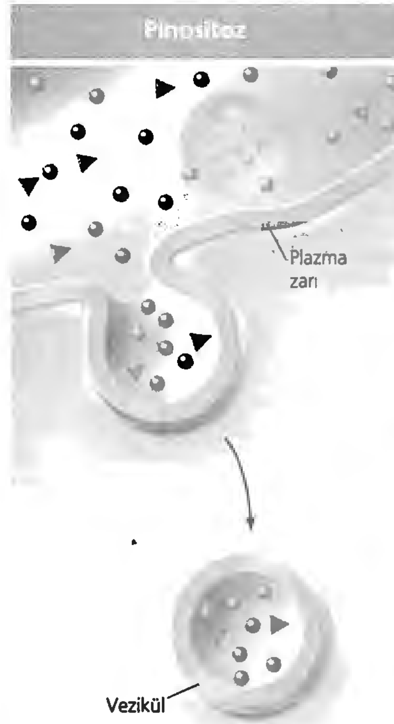


Fagositozda hücre bir partikülü yalancı ayak ile sararak, onu besin kofulu adı verilen zarla çevrili bir koful içinde paketler. Bu partikül, besin kofulunun hidrolitik enzimler içeren bir lizozom ile kaynaşmasından sonra sindirilir (bakınız Şekil 6.13a).

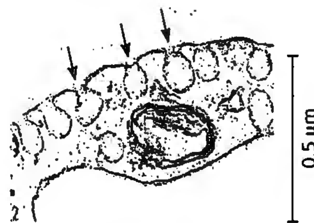


Fagositoz ile bir bakteriyi yutan bir amip (TEM)

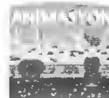
Pinositoz



Pinositozda hücre dışındaki sıvı damlacıkları, küçük veziküller içinde hücreye alınır. Hücrenin ihtiyacı olan kısım sıvının kendisi değil, sıvı içinde çözünmüş olan moleküllerdir. Pinositoz ile damlacık içindeki çözünenlerin tümü hücre içine alındığı için, bu olay maddelerin özgüllükle taşınmasını sağlayamaz.

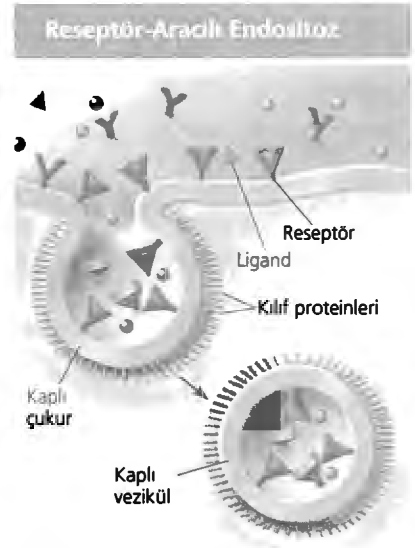


İnce bir kan damarını döşeyen hücre içinde oluşan pinositoz vezikülleri (oklarla gösterilmiştir) (TEM)

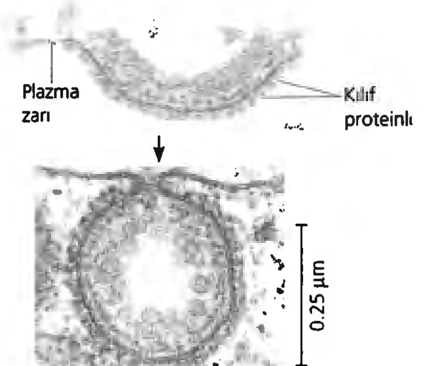


BioFlix Zar Transportu üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret ediniz.

Reseptör-Aracılı Endositoz



Reseptör-aracılı endositoz, hücre-dışı sıvıda çok konsantre olmasalar da, büyük miktardaki özgül maddelerin hücre tarafından alınmasını olası kılar. Zar içine gömülü proteinler, hücre-dışı sıvı ile temas halinde olan kısımlarında özgül maddelerin (ligandlar) bağlandığı reseptör bölgeler taşırlar. Bu reseptör proteinler zarın kaplı çukur adı verilen bölgelerinde kümelenir ve sitoplazmik tarafları kılıf proteinleri tabakası ile kaplanmış halde sıralanırlar. Bundan sonra, her kaplı çukur ligand molekülleri içeren bir vezikül oluşturur. Vezikülün iç tarafına oldukça fazla bağlı molekül (mor) olduğuna, ancak diğer moleküllerin de (yeşil) bulunduğuna dikkat ediniz. İçeri alınan maddeler vezikülden serbest bırakıldıktan sonra boşalan reseptörler aynı vezikül tarafından yeniden plazma zarına katılırlar.



Üstte: Kaplı çukur. *Altta:* Reseptör-aracılı endositozis sırasında oluşan bir kaplı vezikül (TEM)

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 7.1

Hücre zarları lipid ve proteinlerden oluşan sıvı mozaiklerdir (ss. 125-131)

- Davson-Danielli sandviç zar modeli, **amfipatik** proteinlerin çift kalı fosfolipid tabakası içine gömülü olduğunu öneren **sıvı mozaik model** ile değiştirilmiştir. İşlevleri birbirleriyle ilişkili olan proteinler zarda genellikle bir araya kümelenirler.
- Fosfolipidler ve bazı proteinler zar içinde yanal hareket halindedirler. Bazı fosfolipidlerin doymamış hidrokarbon kuyrukları düşük sıcaklıklarda zarları sıvı halde tutarken, kolesterol sıcaklık değişikliklerinin neden olduğu akışkanlık değişikliklerine karşı zarlara direnç kazandırır. Zarların lipid bileşimindeki farklılıklar ve lipid bileşenini değiştirebilme yeteneği, zar akışkanlığını garanti altına alan evrimsel adaptasyonlardır.
- **İntegral proteinler** çift tabakalı lipid içine gömülü iken, **periferal proteinler** zar yüzeyine tutunmuşladır. Zarın iç ve dış yüzünün bileşimleri birbirinden farklıdır. Zar proteinlerinin görevleri arasında taşıma, enzimatik aktivite, sinyal iletimi, hücrelerin birbirini tanıması, hücreler-arası bağlanma ve hücre iskeleti ve hücre-dışı matrikse bağlanma bulunur. Plazma zarının dış tarafı üzerindeki proteinlere (**glikoproteinler**) ve lipidlere (**glikolipidler**) bağlı olan kısa şeker zincirleri diğer hücrelerin yüzey molekülleri ile etkileşir.
- Zar proteinleri ve lipidleri ER'de sentezlendikten sonra ER ve Golgi aygıtı içinde değişikliğe uğratılırlar. Zarların iç ve dış yüzeylerinin moleküler bileşimleri birbirinden farklıdır.

? *Zarlar hangi açılardan canlılar için hayati öneme sahiptir?*

KAVRAM 7.2

Zar yapısı seçici geçirgenliğe neden olur (ss. 131-132)

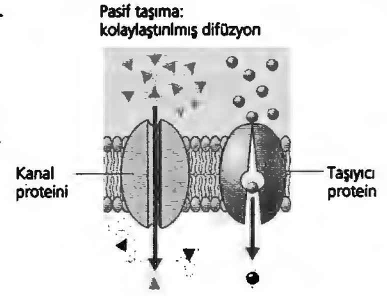
- Bir hücre, çevresi ile molekül ve iyon alışverişi yapmak zorundadır. Bu süreç plazma zarının **seçici geçirgenliği** tarafından denetlenir. Hidrofobik maddeler lipid içerisinde çözünebildikleri için zarlardan kolayca geçebildikleri halde, polar moleküller ve iyonlar genellikle, zardan geçmelerine yardımcı olacak özgül **taşıyıcı proteinlere** gereksinim duyarlar.

? ***Akuaporinler** zarın geçirgenliğini nasıl etkilerler?*

KAVRAM 7.3

Pasif taşıma bir maddenin enerji gereksinmeden zardan difüzyonudur (ss. 132-135)

- **Difüzyon** bir bileşiğin **konsantrasyon gradiyentinin** aşağısına doğru kendiliğinden hareketidir. Eğer dışarıdaki çözelti sitozolden daha fazla çözünen konsantrasyonuna sahip (**hipertonik**) ise, su hücrenin geçirgen zarından dışarıya doğru difüze olur (**osmoz**); eğer çözeltinin çözünen konsantrasyonu daha düşük (**hipotonik**) ise, su hücre içine girer. Eğer derişimler eşitse (**izotonik**) net olarak osmoz gerçekleşmez. Hücrenin hayatta kalışı su alımı ile kaybı arasındaki dengeye bağlıdır. Duvar içermeyen hücreler (hayvan hücreleri ve bazı Protista) ya çevreleri ile izotoniktir ya da **ozmoregülasyon** için adaptasyonlara sahiptirler. Bitkiler, prokaryotlar, funguslar ve bazı tek hücreliler esnek hücre duvarlarına sahip oldukları için, hipotonik ortamda patlamazlar.
- **Kolaylaştırılmış difüzyon** denilen **pasif taşıma** tipinde su ya da bir çözünenin konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru zardan geçişi, bir taşıyıcı protein tarafından hızlandırılır. Bazıları **kapılı kanallar** olan **iyon kanalları** iyonların zardan difüzyonunu kolaylaştırır. Taşıyıcı proteinler üzerlerine bağlı çözünenleri zardan aktarmak üzere biçim değişikliğine uğrarlar.



? *Hipertonik çözeltiye batırılan bir hücreye ne olur? İçteki ve dıştaki serbest su konsantrasyonunu açıklayınız.*

KAVRAM 7.4

Aktif taşıma çözünenleri gradiyentin zıt yönüne taşımak için enerji kullanır (ss. 135 -138)

Aktif taşıma

ATP

- Özgül zar proteinleri **aktif taşıma** işini yapmak için, genellikle ATP formundaki enerjiyi kullanırlar. **Sodyum-potasyum pompası** buna bir örnektir.
- İyonlar hem konsantrasyon (kimyasal) hem de elektrik (voltaj) gradiyenti sergilerler. Bu gradiyentler iyonik difüzyonun net yönünü belirleyen **elektrokimyasal gradiyent** halinde bir araya gelirler. Sodyum-potasyum pompası ve **proton pompaları** gibi **elektrojenik pompalar**, elektrokimyasal gradiyentlerden sorumlu olan taşıyıcı proteinlerdir.
- Bir zar proteini bir çözeninin "yokuş-aşağı", diğerinin ise "yokuş-yukarı" taşınmasını sağladığında **kotransport** gerçekleşir.

? *Kotransportun işlevinde ATP doğrudan doğruya işe karışmaz. Buna rağmen kotransport neden aktif taşıma olarak değerlendirilir?*

KAVRAM 7.5

Büyük cisimler plazma zarından ekzositoz ve endositoz ile taşınırlar (s.138)

- **Ekzositozda**, taşıyıcı veziküller plazma zarına doğru göç ederek onunla kaynaşır ve içindekileri boşaltırlar. **Endositozda**, moleküller plazma zarından kopan veziküller içinde hücreye girerler. Üç tip endositoz vardır: **fagositoz**, **pinositoz** ve **reseptör-aracılı endositoz**.

? *Hangi tip endositozda ligandlar bulunur? Bu tip taşıma hücrenin ne yapmasını olası kılar?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİN

SEVİYE 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Ökaryotik hücredeki çeşitli zarlar hangi açıdan farklılık taşırlar?
   a. Fosfolipidler sadece belirli zarlarda bulunur.
   b. Her zar kendine özgü proteinler içerir.
   c. Hücredeki sadece belirli zarlar seçici geçirgendir.

d. Sadece belirli zarlar amfipatik moleküllerden yapılmıştır.
e. Bazı zarların hidrofobik yüzeyleri, bazılarının ise hidrofilik yüzeyleri sitoplazmaya dönüktür.

2. Zar yapısını açıklayan sıvı mozaik modele göre zar proteinleri çoğunlukla,
a. zarın iç ve dış yüzeylerinde kesintisiz tabakalar halinde yayılırlar.
b. zarın hidrofobik merkezinde hapsolmuşlardır.
c. çift tabakalı lipid içine gömülüdürler.
d. iç-dış polaritesi olmaksızın, gelişigüzel yer alırlar.
e. sıvı zardan serbestçe ayrılarak, çevredeki çözeltide çözünürler.

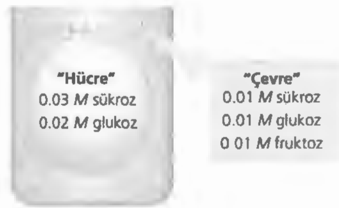
3. Aşağıdaki etmenlerden hangisi zar akışkanlığını artırma eğilimindedir?
a. doymamış fosfolipidlerin daha fazla oranda bulunması
b. doymuş fosfolipidlerin daha fazla oranda bulunması
c. düşük sıcaklık
d. zarın yüksek oranda protein içermesi
e. büyük boyutlu glikolipidlerin küçük molekül ağırlıklı lipidlere oranla daha fazla miktarda bulunmaları

SEVİYE 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Aşağıdaki süreçlerden hangisi bütün seçeneklerdeki süreçleri içerir?
a. osmoz
b. bir çözünenin zardan difüze olması
c. kolaylaştırılmış difüzyon
d. pasif taşıma
e. bir iyonun kendi elektrokimyasal gradiyentinin aşağısına doğru taşınması

5. Şekil 7.21 göz önünde bulundurularak, aşağıdaki deneysel uygulamalardan hangisi sükrozun hücre içine taşınma hızını artırır?
a. hücre dışındaki sükroz derişiminin azaltılması
b. hücre dışı pH'nın düşürülmesi
c. sitoplazmik pH'nın düşürülmesi
d. ATP yenilenmesini bloke eden bir inhibitörün eklenmesi
e. zarı hidrojen iyonlarına karşı daha geçirgen hale getiren bir bileşiğin eklenmesi

6. **ÇİZİNİZ** Seçici geçirgen zarla çevrili olan ve sıvı bir çözelti içeren yapay bir "hücre", aşağıda bileşimi verilen farklı bir çözelti içeren beher içine daldırılıyor. Zar, su ve basit şekerler olan glukoz ve fruktoza karşı geçirgen olduğu halde, disakkarit olan sükroza karşı geçirgen değildir.
a. Çözünenlerin hücre içine ve/veya dışına doğru net hareketini kalın oklar kullanarak belirtiniz.
b. Hücrenin dışındaki çözelti izotonik mi, hipotonik mi, yoksa hipertonik midir?
c. Eğer net bir osmoz varsa, bunu göstermek için kesikli ok kullanınız.
d. Yapay hücre daha gevşek hale mi, daha şişkin hale mi gelir, yoksa aynı mı kalır?
e. Sonuçta, iki çözeltinin çözünen konsantrasyonları aynı mı yoksa farklı mı olacaktır?



SEVİYE 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
Hipotonik ortamlarda yaşayan *Paramecium* ve diğer Protista, osmotik su alımını kısıtlayan hücre zarlarına sahipken, izotonik ortamlarda yaşayanlar suya daha geçirgen hücre zarlarına sahiptirler. Büyük Tuz Gölü gibi hipertonik habitatlarda yaşayan Protista'da ne gibi su regülasyon adaptasyonları evrimleşmiş olabilir? Tuz derişimi değişkenlik gösteren habitatlarda yaşayanlar için neler söyleyebilirsiniz?

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**
Bitki hücrelerinin sükroz alma mekanizmasını incelemek için bir deney tasarlanıyor. Hücreler sükroz çözeltisi içerisine daldırılıyor ve çözeltinin pH'sı saptanıyor. Belirli aralıklarla hücre örnekleri alınıyor ve sükroz konsantrasyonu ölçülüyor. Çözelti pH'sının hafif asidik bir düzeye düşmesi ve bu düzeyde kararlı hale gelmesinden sonra, sükroz alımı başlıyor. Bu sonuçlar için bir hipotez öneriniz. Eğer pH kararlı düzeye geldiğinde, behere hücrenin ATP rejenerasyonunu inhibe eden bir madde eklenirse, ne olacağını düşünürsünüz? Açıklayınız.

9. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
Kurak bölgelerdeki aşırı sulama, toprakta tuz birikimine neden olur. (Su buharlaştığında, suda çözünmüş olan tuzlar toprakta kalır). Bitki hücrelerindeki su dengesi konusunda öğrendiklerinizi temel alarak, topraktaki tuzluluk artışının ürünlere neden zararlı olacağını açıklayınız. Bu zararı en aza indirecek yollar öneriniz. Çözümlerinizin maliyeti ne olacaktır?

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
Çevresel Etkileşimler İnsan pankreas hücresi çevresinden O_2, glukoz gibi yakıt molekülleri, amino asitler ve kolesterol gibi yapısal materyaller alır, hücre solunumunun atık ürünü olan CO_2'yi çevreye verir. Hormonal sinyallere cevap olarak sindirim enzimleri salgılar. Aynı zamanda çevresi ile iyon alışverişi yaparak iyon konsantrasyonunu düzenler. Hücre zarlarının yapı ve işlevi hakkında öğrendiklerinizi temel alarak, bu hücrenin çevresi ile arasında gerçekleşen bu etkileşimleri nasıl başardığı hakkında kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

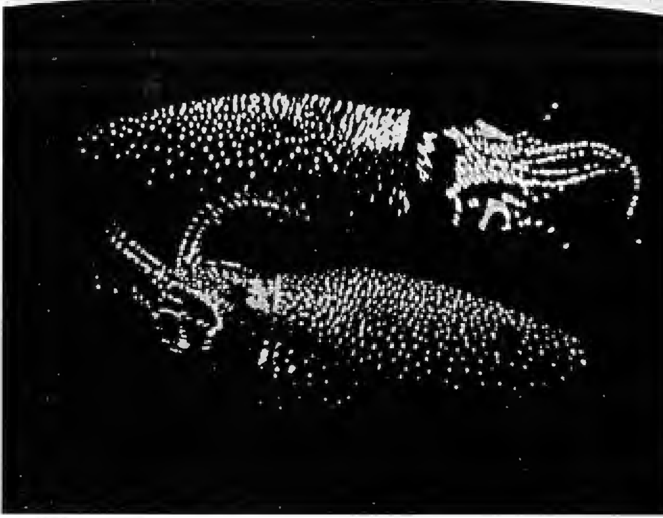
1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
BAĞLANTI KURma Ödevi Plazma Zarları (Bölüm 7) ve Fosfolipid Yapısı (Bölüm 5)
***BioFlix* ile Öğrenme** Zardaki Taşıma: Difüzyon ve Pasif Taşıma • Sodyum-Potasyum Pompası • Kotransport • Büyük Cisimlerin Taşınması
Özel Ders Osmoz
Aktiviteler Zar Yapısı • Zarların Seçici Geçirgenliği • Difüzyon • Difüzyon ve Osmoz • Kolaylaştırılmış Difüzyon • Zardaki Taşıyıcı Proteinler • Osmoz ve Hücrelerdeki Su Dengesi • Aktif Taşıma • Ekzositoz ve Endositoz
Sorular Öğrencilerin Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı
Pratik Testler • Toplu Testler • *BioFlix* 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri

8

Metabolizmaya Giriş



▲ Şekil 8.1 **Bu iki mürekkep balığının ışımasına neden olan şey nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

8.1 Bir organizmanın metabolizması madde ve enerjiyi termodinamik yasalarına uyarak dönüştürür

8.2 Bir tepkimenin serbest-enerji değişikliği bu tepkimenin kendiliğinden cereyan edip etmeyeceği hakkında bilgi verir

8.3 ATP ekzergonik tepkimelerle endergonik tepkimeleri eşleştirerek hücresel işler için güç sağlar

8.4 Enzimler enerji engellerini alçaltarak metabolik tepkimeleri hızlandırırlar

8.5 Enzim aktivitesinin düzenlenmesi metabolizmanın kontrolüne yardımcı olur

GENEL BAKIŞ

Yaşam Enerjisi

Canlı hücre minyatür bir kimya fabrikasıdır. Bu fabrikanın mikroskobik mekânında binlerce tepkime gerçekleşir. Şekerler gerektiğinde proteinleri oluşturmak üzere birbirlerine bağlanan amino asitlere çevrilir ve besin ile alınan proteinler şekerlere çevrilebilecek olan amino asitlere yıkılır. Küçük moleküller polimerleri oluşturacak şekilde birleşirler; bu polimerler hücrenin gereksinimleri değiştiğinde hidrolize edilirler. Çok-hücreli organizmalardaki hücrelerin çoğu organizmanın diğer kısımlarında kullanılacak kimyasal ürünler üretirler. Hücre solunumu adı verilen süreç, şekerler ve diğer yakıtlarda depolanmış olan enerjiyi özütleyerek hücre ekonomisini sürdürür. Hücreler bu enerjiyi, Bölüm 7'de gördüğümüz plazma zarından çözünenleri taşıma gibi çeşitli hücresel işlerde kullanırlar. Çok daha egzotik bir örnek olarak **Şekil 8.1**'de görülen çiftleşen iki mürekkep balığının (*Watasenia scintillans*) hücreleri, çeşitli organik moleküllerde depolanmış enerjiyi biyolüminesans adı verilen süreçte ışığa çevirirler. (Işıma tarzı, eşin tanınmasına ve predatörlerden korunmaya yardımcı olur.) Biyolüminesans ve hücrelerin gerçekleştirdiği bütün metabolik etkinlikler çok hassas biçimde düzenlenir ve denetlenir. Karmaşıklık, etkinlik, entegrasyon ve küçük değişikliklere cevap verebilme özellikleri açısından bir hücre eşsiz bir kimya fabrikasıdır. Bu bölümde öğreneceğiniz metabolizma kavramları, yaşam süreçleri sırasında madde ve enerji akışının nasıl gerçekleştiğini ve bu akışın nasıl düzenlendiğini anlamanıza yardımcı olacaktır.

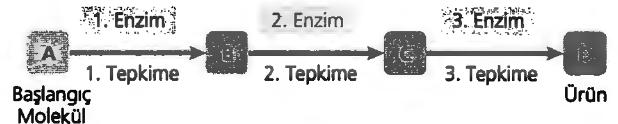
KAVRAM **8.1**

Bir organizmanın metabolizması madde ve enerjiyi termodinamik yasalarına uyarak dönüştürür

Organizmadaki kimyasal tepkimelerin tümü **metabolizma** olarak adlandırılır (Yunanca'da *metabole* değişme demektir). Metabolizma moleküller arasında gerçekleşen düzenli etkileşimlerden kaynaklanır ve canlıların belirgin özelliklerinden birisidir.

Canlı Kimyasının Metabolik Yollar Halinde Organizasyonu

Hücre metabolizmasını, hücrede cereyan eden binlerce kimyasal tepkimenin kesişen metabolik yollar şeklinde düzenlenmiş karmaşık yol haritası olarak düşünebiliriz. Bir **metabolik yol**, belirli basamaklarda değişikliğe uğratılarak belirli bir ürün ile sonuçlanan özgül bir molekül ile başlar. Metabolik yoldaki her basamak özgül bir enzim ile katalizlenir:



Araba trafiğinin akışını kontrol eden sarı, kırmızı ve yeşil ışıklara benzer şekilde, metabolik arz ve talebi dengeleyen enzimleri düzenleyen mekanizmalar vardır.

Bir bütün olarak metabolizma, hücrenin madde ve enerji kaynaklarını idare etmekle görevlidir. Bazı metabolik yollar büyük molekülleri daha basit bileşiklere yıkarak, enerji açığa çıkarırlar. Bu yıkım süreçleri **katabolik yollar** ya da yıkım yolları olarak adlandırılır. Katabolizmanın ana yolu, glukoz şekerinin ve diğer organik yakıtların oksijen varlığında karbon dioksit ve suya yıkıldığı hücre solunumudur. (Metabolik yollar birden fazla başlatıcı molekül ve/veya ürün içerebilirler.) Organik moleküllerde depolanmış enerji, sil hareketi ya da zar transportu gibi hücre işlerini yapmak üzere hazır hale getirilir. Buna karşılık **anabolik yollar** daha basit moleküllerden daha karmaşık molekülleri kurmak için enerji kullanırlar. Anabolizmaya ait bir örnek, daha basit moleküllerden amino asitlerin sentezlenmesi ve amino asitlerden de bir proteinin sentezidir. Katabolik ve anabolik yollar metabolik haritanın "yokuş-aşağı" ve "yokuş-yukarı" giden caddeleridir. Katabolizmanın yokuş–aşağı tepkimelerinde açığa çıkarılan enerji depolanabilir ve daha sonra anabolik yolların yokuş–yukarı tepkimelerini sürdürmek için kullanılır.

Bu bölümde metabolik yollardaki ortak mekanizmalar üzerine odaklanacağız. Enerji bütün metabolik süreçlerin ayrılmaz bir parçası olduğundan, canlı hücrenin nasıl çalıştığını anlamak için enerji konusunda temel bilgiye gereksinim vardır. Enerjiyi öğrenirken cansız nesnelere ait bazı örnekler verilmekle birlikte, bu örneklerde sunulan kavramlar **biyoenerjetik** için de geçerlidir. Biyoenerjetik, canlı organizmalardaki enerji akışını inceler.

Enerji Formları

Enerji bir değişikliğe neden olma kapasitesidir. Günlük yaşamda enerji önemlidir; çünkü bazı enerji formları iş yapmak için kullanılabilir. Örneğin, madde yerçekimi ve sürtünme gibi zıt güçlere karşı hareket ettirilir. Diğer bir deyişle enerji, bir madde topluluğunu yeniden düzenleme yeteneğidir. Örneğin siz bu kitabın sayfalarını çevirirken enerji harcarsınız, hücreleriniz de belirli bileşikleri zarlardan aktarırken enerji harcar. Enerji çeşitli formlarda bulunur ve canlı olma işi hücrelerin enerjiyi bir formdan diğerine dönüştürebilme yeteneğine dayanır.

Enerji, hareket eden nesnelerin bağıl hareketi ile ilişkili olabilir; bu enerji **kinetik enerji** olarak adlandırılır. Hareket eden nesneler bu hareketi başka bir madde üzerine geçirerek, iş yapabilirler: Bir bilardo oyuncusu bilardo topunu itmek için bilardo sopasının hareketini kullanır. Bu top daha sonra diğer topları hareket ettirir; barajlardan akan su tribünleri döndürür; bacak kaslarının kasılması bisiklet pedallarını çevirir. **Isı** ya da **termal enerji,** atom ve moleküllerin rasgele hareketi ile ilişkili kinetik enerjidir. Işık da iş yapmada kullanılabilen bir enerji çeşididir. Örneğin yeşil bitkilerdeki fotosentez ışık enerjisinden güç sağlar.

Hareketsiz bir nesnenin de enerjisi vardır. Kinetik olmayan enerji, **potansiyel enerji** olarak adlandırılır. Potansiyel enerji maddenin konumu ya da yapısı nedeniyle sahip olduğu enerjidir. Örneğin bir barajın arkasında toplanan su, deniz seviyesinden yüksek olduğu için enerjiye sahiptir. Moleküller de atomlar arasındaki bağlarda bulunan elektronların düzenlenişinden ötürü enerji taşırlar. **Kimyasal enerji** bir kimyasal tepkimede açığa çıkarılmaya müsait potansiyel enerjiyi anlatmak üzere biyologlar tarafından kullanılan bir terimdir. Katabolik yolların kompleks molekülleri yıkarak enerji açığa çıkardığını hatırlayınız. Biyologlar glukoz gibi kompleks moleküllerin kimyasal enerji açısından zengin olduğunu söyler. Bir katabolik tepkime sırasında bazı bağlar kırılır, bazı bağlar kurulur. Bu arada enerji açığa çıkar ve daha az enerjili yıkım ürünleri ortaya çıkar. Bu tip bir dönüşüm örneğin, bir otomobil motorunda benzin içindeki hidrokarbonlar oksijen ile pistonları iten enerji açığa çıkaracak ve egzoz oluşturacak şekilde tepkimeye girdiğinde de gerçekleşir. Besin moleküllerinin oksijen ile benzer bir tepkimeye girmesi, biyolojik sistemler için enerji sağlar ve atık ürün olarak karbon dioksit ve su oluşur. Hücresel yapılar içinde gerçekleşen biyokimyasal yollar, hücrelerin besin moleküllerinden enerji açığa çıkarmasını ve bu enerjiyi yaşamsal olaylara güç sağlamak için kullanmasını mümkün kılar.

Enerji bir formdan diğerine nasıl dönüştürülür? **Şekil 8.2**'deki dalış yapanları ele alalım. Dalış platformunun merdivenine tırmanan genç kadın öğle yemeğinde yediği besinlerden kimyasal enerji açığa çıkarmakta ve bu enerjinin bir kısmını tırmanma işini gerçekleştirmek için kullanmaktadır. Dolayısıyla kadın su seviyesinden yukarıya doğru yükseldikçe, kas hareketinin kinetik enerjisi potansiyel enerjiye dönüşmektedir. Dalış yapan genç erkek ise potansiyel enerjisini kinetik enerjiye dönüştürmektedir. Bu erkek suya daldığında kinetik enerji suya aktarılacaktır. Enerjinin küçük bir kısmı sürtünme nedeniyle ısı olarak kaybedilir.

Platform üzerindeki yüzücü su içindekinden daha fazla potansiye enerjiye sahiptir.

Dalış sırasında potansıyel enerji kinetik enerjiye dönüşür.



Tırmanma kas hareketinin kinetik enerjisini potansiyel enerjiye dönüştürür.

Su içindeki yüzücü platform üzerindekinden daha az potansiyel enerjiye sahiptir.

▲ **Şekil 8.2 Kinetik ve potansiyel enerjilerin birbirlerine dönüşümü.**

Şimdi bir basamak geriye gidelim ve dalış yapan kişinin basamakları tırmanması için gereken kimyasal enerjiyi sağlayan organik besin moleküllerinin orijinal kaynağına bakalım. Bu kimyasal enerji bitkilerin fotosentez yapması sırasında ışık enerjisinden soğurulmuştur. Organizmalar enerji dönüştürücüleridir.

Enerji Dönüşümü Yasaları

Bir madde birlikteliğinde cereyan eden enerji dönüşümlerinin incelenmesi **termodinamik** olarak adlandırılır. Bilim adamları incelemeye tabi tutulan maddeyi belirtmek için *sistem* sözcüğünü kullanırlar. Evrenin geri kalanı -sistemin dışında kalan her şey- *çevre* olarak ifade edilir. *İzole sistem* (örneğin bir termos içindeki sıvı) çevresi ile enerji ya da madde alışverişi yapamaz. *Açık sistem*'de ise, enerji ve madde sistem ile bunun çevresi arasında transfer edilebilir. Organizmalar açık sistemlerdir. Çevreden enerji -örneğin ışık enerjisi ya da organik moleküller halinde- soğururlar ve çevrelerine ısı ve metabolik atık ürünler -karbon dioksit ve su gibi- verirler. Termodinamiğin iki yasası organizmalardaki ve bütün diğer madde birlikteliklerindeki enerji dönüşümlerini yönetir.

Termodinamiğin Birinci Yasası

Termodinamiğin birinci yasasına göre, evrenin enerjisi sabittir: *Enerji aktarılabilir ve dönüştürülebilir, ancak yeniden yaratılamaz ya da yok edilemez.* İlk yasa *enerjinin sakınımı prensibi* olarak da bilinir. Bir elektrik şirketi enerji üretmez, enerjiyi bizim için kullanışlı bir forma dönüştürür. Güneş ışığını kimyasal enerjiye dönüştüren bir bitki enerji üreticisi değil, enerji dönüştürücüsüdür.

Şekil 8.3a'da görülen kahverengi ayı biyolojik süreçleri gerçekleştirirken besinindeki organik moleküllerin kimyasal enerjisini kinetik ve diğer enerji formlarına dönüştürecektir. İş yapan bu enerjinin daha sonraki akıbeti nedir? Termodinamiğin ikinci yasası bu soruyu cevaplamaya yardımcı olur.

Termodinamiğin İkinci Yasası

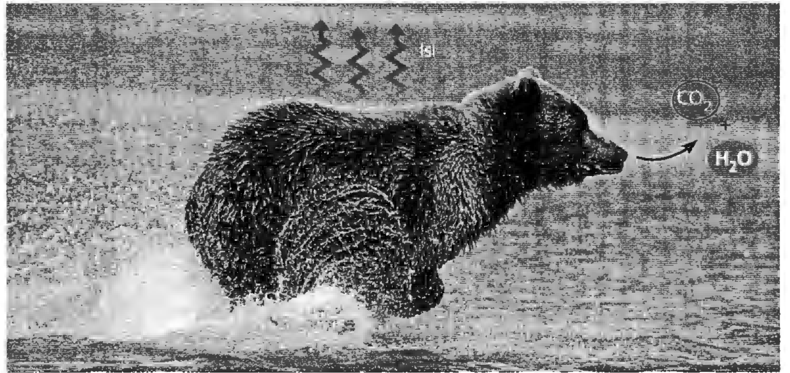
Eğer enerji yok edilemiyorsa, organizmalar niçin enerjilerini tekrar tekrar kullanamazlar? Her enerji aktarımı ya da dönüşümü sırasında enerjinin bir kısmı iş yapamaz hale gelir. Enerji dönüşümlerinin çoğunda, daha kullanışlı enerji formlarının hiç değilse bir kısmı atom ve moleküllerin rasgele hareketi ile ilişkili olan ısıya dönüşür. Şekil 8.3a'daki besinlerden elde edilen kimyasal enerjinin sadece küçük bir kısmı **Şekil 8.3b**'de görülen kahverengi ayının hareketi haline dönüştürülür; enerjinin çoğu hızla çevreye yayılan ısı olarak kaybedilir.

Çeşitli işleri gerçekleştiren kimyasal tepkimelerin yer aldığı süreçte, canlı organizmalar karşı konulamaz biçimde diğer enerji formlarını ısıya dönüştürürler. Bir sistemin ısıyı iş yapmada kullanabilmesi, sadece ısının daha sıcak bir yerden daha soğuk bir yere doğru akması ile mümkündür. Eğer canlı hücre içinde olduğu gibi, sıcaklık her yerde aynı ise, kimyasal tepkime sırasında üretilen ısı enerjisinin kullanılabileceği tek iş madde kütlesini, örneğin bir organizmayı, ısıtmaktır. (Bu durum kalabalık bir odayı rahatsız edici biçimde sıcak hale getirir; çünkü odadaki herkes çok sayıda kimyasal tepkime gerçekleştirmektedir!)

Enerji transferi ya da dönüşümü sırasında kullanışsız enerjinin kaybının mantıki sonucu, bu tip herhangi bir olayın evreni daha düzensiz hale getirmesidir. Bilim adamları **entropi** adı verilen niceliği, düzensizliğin ya da gelişigüzelliğin ölçüsü olarak kullanırlar. Bir madde birlikteliği ne kadar gelişigüzel



(a) Termodinamiğin birinci yasası: Enerji aktarılabilir ve dönüştürülebilir, ancak yok edilemez ya da yeniden yaratılamaz. Örneğin, bu kahverengi ayıdaki (*Ursus arctos*) kimyasal tepkimeler balıktaki kimyasal (potansiyel) enerjiyi (b)'de görülen koşunun kinetik enerjisine dönüştürür.



(b) Termodinamiğin ikinci yasası: Her enerji aktarımı ya da dönüşümü evrenin düzensizliğini (entropisini) artırır. Örneğin, ayı koştukça, yaydığı ısı ve metabolizma sonucu oluşan küçük moleküller aracılığı ile çevrenin düzensizliği artar. Kahverengi ayı saatte 56 km hızla -yarış atı kadar hızlı- koşabilir.

▲ **Şekil 8.3 Termodinamiğin iki yasası.**

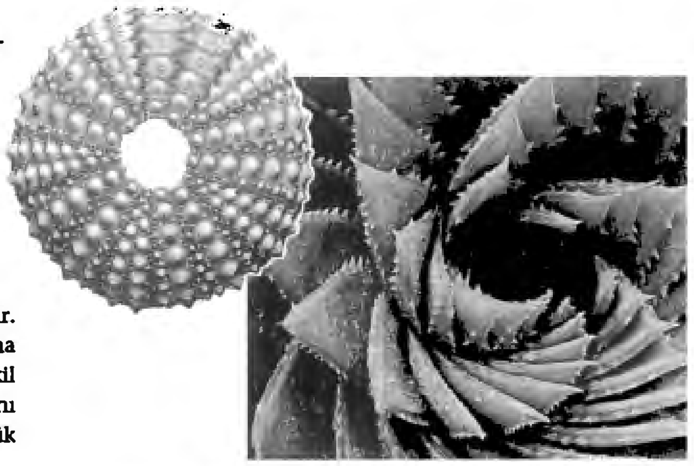
ise, entropisi o kadar büyüktür. Şimdi artık **termodinamiğin ikinci yasasını** şu şekilde ifade edebiliriz: *Her enerji aktarımı ya da dönüşümü evrenin entropisini artırır.* Düzen artışı yerel olmasına rağmen, evrenin bütününde gelişigüzelliğe doğru durdurulamayan bir eğilim vardır.

Birçok durumda, entropi artışı, bir sistemin organize yapısındaki fiziksel bozunmayla kendini gösterir. Örneğin, bakımı yapılmayan bir binanın aşamalı olarak bozunmasında artan entropiyi gözlemleyebilirsiniz. Bununla birlikte, evrendeki entropi artışının çoğu fazla belirgin değildir. Bunun nedeni, düzensizliğin ısı miktarındaki artış ve daha düzensiz madde formları şeklinde kendini göstermesidir. Şekil 8.3b'deki ayı kimyasal enerjiyi kinetik enerjiye çevirirken aynı zamanda ısı ve besinlerin yıkım ürünleri olan CO_2 gibi küçük moleküller üreterek çevresinin düzensizliğini artırmaktadır.

Entropi kavramı belirli bazı süreçlerin neden herhangi bir enerji girdisi olmadan gerçekleştiğini anlamamıza yardımcı olur. Herhangi bir sürecin dışarıdan yardım almaksızın kendiliğinden cereyan edebilmesi için evrenin entropisini artırması gerekir. Enerji girdisi olmaksızın gerçekleşen bir olaya **kendiliğinden cereyan eden süreç** adı verilir. Burada kullandığımız *kendiliğinden* sözcüğü adı geçen sürecin *çabuk* gerçekleştiğini değil, bu sürecin enerjetik olarak tercih edildiğini anlatmaktadır. (Aslına bakılırsa, sık kullanılan "kendiliğinden" terimini okuduğunuzda "enerjetik olarak tercih edilir" ifadesini düşünmeniz size yardımcı olacaktır.) Kendiliğinden cereyan eden, örneğin bir patlama gibi, bazı süreçler anlık olabilirken, eski bir otomobilin zaman içinde paslanması gibi başka bazı süreçler çok daha yavaş olabilir. Kendi başına gerçekleşemeyen bir sürece kendiliğinden olmayan süreç denir; bu süreç ancak sisteme enerji eklenmesi ile gerçekleşir. Deneylerimizden de biliyoruz ki bazı olaylar kendiliğinden gerçekleştiği halde bazıları böyle gerçekleşmez. Örneğin, su yokuş aşağı kendiliğinden aktığı halde, yokuş yukarı hareket etmesi için bir makinenin yerçekiminin ters yönünde suyu pompalaması gerekir. Bunu bildiğimize göre ikinci yasayı bir başka şekilde ifade edebiliriz: *Bir sürecin kendiliğinden cereyan edebilmesi için, evrenin entropisini artırması gerekir.*

Biyolojik Düzen ve Düzensizlik

Termodinamik yasasından tahmin edileceği üzere canlı sistemler çevrelerinin entropisini artırırlar. Hücrelerin daha az organize başlangıç materyallerinden düzenli yapılar oluşturdukları bir gerçektir. Örneğin, daha basit moleküller daha kompleks amino asit yapıları halinde düzenlenirler, amino asitler de polipeptid zincirleri halinde dizilirler. Benzer şekilde organizma düzeyindeki kompleks ve harikulade düzenli yapılar da daha basit başlangıç materyallerini kullanan biyolojik süreçler sonucunda oluşurlar (**Şekil 8.4**). Bununla birlikte, bir organizma aynı zamanda çevresinden organize formdaki madde ve enerjiyi de alır ve bunları daha düzensiz formlarla değiştirir. Örneğin, bir hayvan yediği besinden nişasta, proteinler ve diğer kompleks molekülleri alır. Katabolik yollar bu molekülleri yıktığında, bu hayvan karbon dioksit ve su açığa çıkarır. Bu küçük moleküller besinin içerdiğinden daha az kimyasal enerji içerirler. Kimyasal enerjinin tükenişi, metabolizma sırasında üretilen ısının sorumlusudur. Geniş ölçekte bakıldığında, enerji birçok ekosisteme ışık formunda girer ve ekosistemden ısı şeklinde çıkar (bakınız Şekil 1.6).



▲ **Şekil 8.4 Canlıların özelliklerinden birisi düzendir.** Burada denizkestanesinin iskeleti ve skulent bir bitkinin ayrıntılı yapılarındaki düzen açıkça görülmektedir. Açık sistemler olan organizmalar, çevrelerinin düzenini azalttıkları sürece kendi düzenlerini sürdürebilirler.

Canlılık tarihinin erken dönemlerinde, kompleks organizmalar daha basit atalarından evrimleşmişlerdir. Örneğin, bitkiler aleminin atalarını yeşil algler olarak adlandırılan çok daha basit organizmalardan daha karmaşık çiçekli bitkilere doğru izleyebiliriz. Ancak, organizasyonda zaman içindeki bu artış hiç bir şekilde ikinci yasayla çelişmez. Bir organizma gibi belirli bir sistemin entropisi gerçek anlamda *evrenin* –sistem ve bunun çevresi- toplam entropisi arttığı sürece azalır. Dolayısıyla organizmalar, düzensizliği artan evren içindeki düşük entropi adalarıdır. Biyolojik düzenin evrimi, termodinamik yasalarıyla tam bir uyum içindedir.

KAVRAM KONTROLÜ 8.1

1. **BAĞLANTI KUR** Termodinamiğin ikinci yasası bir bileşiğin zardan difüze olmasını açıklamaya nasıl yardımcı olur? 132. Sayfadaki Şekil 7.13'e bakınız.
2. Bir elmanın ağaç üzerindeyken, yere düştüğünde ve onu yiyen kişinin sindirimi sonucunda hangi enerji formlarına sahip olduğunu açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir bardak su içine bir çay kaşığı şeker atarsanız, zaman içinde şeker tamamen eriyecektir. Daha uzun süre beklerseniz doğal olarak su yok olacak ve şeker kristalleri yeniden ortaya çıkacaktır. Bu gözlemleri entropi terimleri ile açıklayınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 8.2

Bir tepkimenin serbest-enerji değişikliği bu tepkimenin kendiliğinden cereyan edip etmeyeceği hakkında bilgi verir

Az önce tartıştığımız termodinamik yasaları evrenin tümü için geçerlidir. Biyologlar gibi bizler de canlılardaki kimyasal tepkimeleri anlamak isteriz. Örneğin hangi tepkimeler kendiliğinden cereyan eder ve hangileri dışarıdan enerji girdisi gereksinir? Ancak her bir tepkime için tüm evrendeki enerji ve entropi değişimlerini dikkate almadan bunu nasıl bilebiliriz?

Serbest-Enerji Değişikliği, ΔG

Evrenin "sistem" ve "çevre"nin toplamına eşit olduğunu hatırlayınız. Yale Üniversitesi profesörlerinden Willard Gibbs 1878'de bir sistemin (çevresini dikkate almaksızın) serbest enerjisini, Gibbs serbest enerjisi adı verilen çok kullanışlı bir eşitlikle tanımladı ve serbest enerjiyi *G* harfi ile sembolize etti. Biz Gibbs serbest enerjisini kısaca serbest enerji olarak ifade edeceğiz. **Serbest enerji** bir sistemin sıcaklık ve basıncın, örneğin bir canlı hücre içinde olduğu gibi, üniform olduğu durumda iş yapabilen enerjisidir. Bir sistem değişikliğe uğradığında -örneğin bir kimyasal tepkime sırasında- gerçekleşen serbest enerji değişikliğini nasıl saptayacağımızı düşünelim.

Bir kimyasal tepkime için serbest enerji değişikliği, ΔG, aşağıdaki eşitlik kullanılarak hesaplanabilir:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Bu eşitlik sadece sistemin (tepkimenin) kendi özelliklerini kullanır: ΔH sistemin *entalpi*sindeki değişikliği simgeler (biyolojik sistemlerde toplam enerjiye eşittir); ΔS sistemin entropisindeki değişikliktir; T Kelvin (K) birimi cinsinden mutlak sıcaklıktır (K = °C + 273; Ek C'ye bakınız).

Bir süreç için ΔG'nin değerini biliyorsak, bu sürecin kendiliğinden cereyan edip edemeyeceğini (enerjetik olarak tercih edilir olup olmadığını ve enerji girdisi olmadan gerçekleşip gerçekleşemeyeceğini) tahmin edebiliriz. Bir asırdan uzun süren deneyler sonucunda sadece negatif ΔG'ye sahip süreçlerin kendiliğinden gerçekleşebileceği gösterilmiştir. ΔG'nin negatif olabilmesi için ya ΔH'nın negatif olması (sistemin entalpi vermesi ve H'nin düşmesi), ya $T\Delta S$'in pozitif olması (sistemin düzen kaybetmesi ve S'nin artması) ya da her ikisinin gerçekleşmesi gerekir. ΔH ve $T\Delta S$ değerleri yerine konulup hesaplama yapıldığında, kendiliğinden cereyan eden bir süreç için ΔG negatif bir değere ($\Delta G < 0$) sahip olur. Diğer bir deyişle, kendiliğinden cereyan eden her süreç sistemin serbest enerjisini düşürür, buna karşılık pozitif ya da sıfır ΔG değerine sahip olan süreçler asla kendiliğinden gerçekleşemez.

Bu bilgi biyologlar için çok ilginçtir; çünkü ne tip değişikliklerin yardım olmadan gerçekleşebileceğini tahmin etmede bizlere yardımcı olur. Kendiliğinden gerçekleşen değişiklikler iş yapma kapasitesine sahiptir. Bu prensip, temel amacı hücresel iş için hangi tepkimelerin enerji sağlayacağını saptamak olan metabolizma çalışmaları açısından önemlidir.

Serbest Enerji, Kararlılık ve Denge

Bir önceki bölümde gördüğümüz gibi, bir sistem içinde bir süreç kendiliğinden gerçekleştiğinde, ΔG'nin negatif olduğundan emin olabiliriz. ΔG'yi bir başka açıdan değerlendirdiğimizde, son durumun serbest enerjisi ile başlangıç durumundaki serbest enerjinin farkını temsil ettiğini düşünebiliriz:

$$\Delta G = G_{\text{son durum}} - G_{\text{başlangıç durumu}}$$

Dolayısıyla, ΔG'nin negatif olması, eğer süreç başlangıç durumundan son duruma değiştiği sırada serbest enerji kaybediyorsa mümkündür. Sistem son durumunda daha az serbest enerji içerdiği için, değişime uğrama olasılığı daha azdır; bundan ötürü başlangıçtaki durumundan daha kararlıdır.

Serbest enerjiyi sistemin kararsızlığının yani daha kararlı bir duruma değişme eğiliminin bir ölçüsü olarak düşünebiliriz. Kararsız sistemler (yüksek G), daha kararlı (düşük G) hale gelecek şekilde değişme eğilimindedirler. Örneğin, platform üzerindeki bir yüzücü su içinde yüzdüğü durumdan daha az kararlıdır (düşme eğilimi daha fazladır); konsantre bir damla boya, bir sıvı içinde gelişigüzel dağılmış halinden daha az kararlıdır (dağılma eğilimi daha fazladır); bir glukoz molekülü daha basit olan yıkım ürünlerinden daha az kararlıdır (yıkılma eğilimi daha fazladır) (**Şekil 8.5**). Herhangi bir şey engellemediği sürece, bu sistemlerin her biri daha kararlı bir duruma doğru ilerler: Yüzücü düşer, çözelti üniform olarak boyalı hale gelir ve glukoz molekülü yıkılır.

Maksimum kararlılık durumu ile ilgili olan bir başka terim, Bölüm 2'de kimyasal tepkimelerden söz ederken öğrendiğiniz *denge*'dir. Serbest enerji ile denge arasında önemli bir ilişki vardır ve bu ilişki kimyasal denge için de geçerlidir. Birçok kimyasal tepkimenin geri-dönüşümlü olduğunu ve bu tip tepkimelerin ileri ve geri tepkimeler aynı hızda cereyan edene kadar sürdüğünü hatırlayınız. Bu noktada tepkimenin kimyasal dengeye ulaştığı söylenir ve ürün ve reaktantların bağıl derişimlerinde daha fazla net değişiklik olmaz.

Dengeye doğru ilerleyen bir tepkimede reaktant ve ürün karışımının serbest enerjisi azalır. Tepkime, söz gelişi, ürünlerin uzaklaştırılması (ve dolayısıyla ürünlerin reaktantlara göre bağıl derişimlerinin değiştirilmesi) gibi bir nedenle dengeden uzaklaşırsa, serbest enerji artar. Dengedeki bir tepkime için bu sistem mümkün olan en düşük pozitif G değerine sahiptir. Denge durumunu bir serbest enerji vadisi gibi düşünebiliriz. Denge pozisyonundan uzaklaşmaya neden olan herhangi bir değişiklik pozitif ΔG'ye sahip olacak ve kendiliğinden gerçekleşmeyecektir. Bu nedenle sistemler asla kendiliğinden dengeden uzaklaşmazlar. Dengedeki bir sistem kendiliğinden değişemediği için iş yapamaz. *Bir süreç sadece dengeye doğru ilerlerken kendiliğinden cereyan edebilir ve iş yapabilir*

- Daha fazla serbest enerji (daha yüksek G)
- Daha az kararlı
- İş yapma kapasitesi daha fazla

Kendiliğinden gerçekleşen değişiklikte
- Sistemin serbest enerjisi azalır ($\Delta G < 0$)
- Sistem daha kararlı hale gelir
- Açığa çıkan serbest enerji iş yapmada kullanılabilir.

- Daha az serbest enerji (daha düşük G)
- Daha kararlı
- Daha az iş yapabilme kapasitesi

(a) Yerçekimine bağlı hareket. Yüksekteki objeler kendiliğinden daha alçak konuma hareket ederler.

(b) Difüzyon. Bir boya damlası içindeki moleküller gelişigüzel dağılana kadar difüze olurlar.

(c) Kimyasal tepkime. Glukoz molekülü hücre içinde daha basit moleküllere yıkılır.

▲ **Şekil 8.5 Serbest enerjinin kararlılık, iş yapma kapasitesi ve kendiliğinden değişim ile ilişkisi.** Kararsız sistemler (üst şekil) serbest enerji, G açısından zengindir. Bu sistemler kendiliğinden değişerek, daha kararlı (alt şekil) bir duruma geçme eğilimindedirler. "Yokuş aşağı" bu değişim, iş yapmada kullanılabilir.

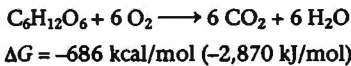
Serbest Enerji ve Metabolizma

Şimdi artık serbest enerji kavramını özgüllükle canlılık süreçlerine uygulayabiliriz.

Metabolizmadaki Ekzergonik ve Endergonik Tepkimeler

Serbest-enerji değişiklikleri temel alınarak kimyasal tepkimeler, ekzergonik ("enerji-veren") ya da endergonik ("enerji-alan") olarak sınıflandırılabilir. **Ekzergonik tepkime** net olarak serbest enerji salınmasıyla sürer (**Şekil 8.6a**). Kimyasal karışım serbest enerji kaybettiği için, ekzergonik tepkimenin ΔG değeri negatiftir. ΔG'yi kendiliğinden gerçekleşmenin standardı olarak kullanarak, ekzergonik tepkimelerin kendiliğinden gerçekleştiğini söyleyebiliriz. (*Kendiliğinden* sözcüğünün enerjetik olarak tercih edilir olma anlamını taşıdığını, hızlı gerçekleşme anlamına gelmediğini hatırlayınız.) Ekzergonik tepkimenin ΔG'sinin büyüklüğü, bu tepkimenin yapabileceği işin maksimum miktarını temsil eder.*

Hücre solunumunun net denklemini buna ait bir örnek olarak verebiliriz:

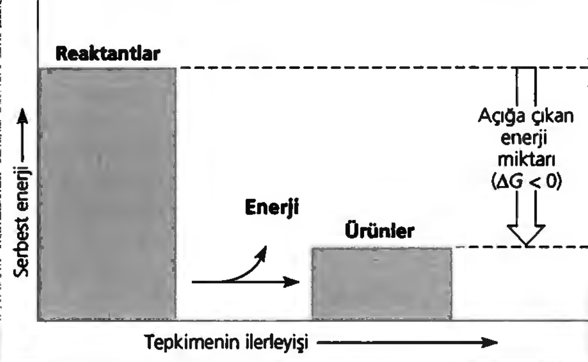


$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O$$
$$\Delta G = -686 \text{ kcal/mol } (-2{,}870 \text{ kJ/mol})$$

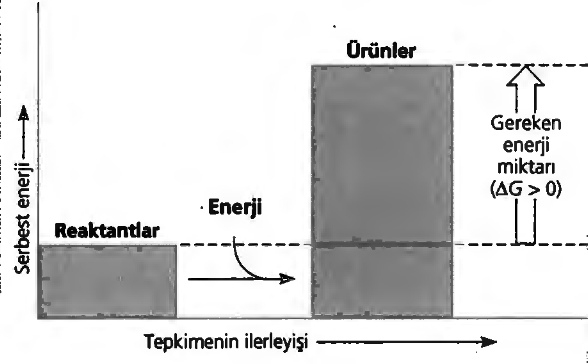
* *Maksimum* sözcüğü bu cümleyi kısıtlar; çünkü serbest enerjinin bir kısmı ısı olarak salınmakta ve iş yapmamaktadır. Dolayısıyla, ΔG kullanılabilen enerjinin teorik üst sınırını temsil eder.

▼ **Şekil 8.6 Ekzergonik ve endergonik tepkimelerdeki serbest enerji (ΔG) değişiklikleri**

(a) Ekzergonik tepkime: enerji açığa çıkar, kendiliğinden gerçekleşir



(b) Endergonik tepkime: enerji gereksinir, kendiliğinden gerçekleşmez



"Standart koşullar" (reaktant ve ürün 1 *M*, 25°C, pH 7) altında solunumla yıkılan bir mol (180 g) glukoz başına 686 kcal (ya da 2,870 kJ) iş enerjisi sağlanır. Enerjinin korunması gerektiğinden, solunum ürünleri mol başına reaktantlardan 686 kcal daha az serbest enerji depolarlar. Solunum sonucu oluşan ürünler bir anlamda, şeker moleküllerinin bağlarında depolanmış serbest enerjiyi, bu moleküllerden alan bir sürecin enerjisi tükenmiş atıklarıdır.

Şu noktanın bilinmesi önemlidir; bağların kırılması enerji açığa çıkarmaz, tam tersine, biraz sonra göreceğiniz gibi, enerji gerektirir. "Bağlarda depolanmış enerji" ifadesi, orijinal bağların kırılmasından sonra oluşan ürünler reaktantlardan daha az serbest enerji içeriyorlarsa, kurulan yeni bağlardan açığa çıkanlabilecek potansiyel enerjinin kısa yoldan anlatımıdır.

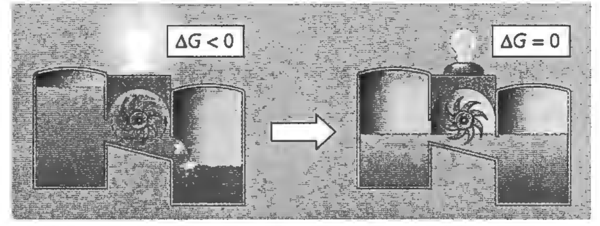
Endergonik tepkime çevresinden enerji soğuran tepkimedir (**Şekil 8.6b**). Bu tip bir tepkime esasen moleküllerde serbest enerji *depoladığı* (*G* arttığı) için, ΔG pozitiftir. Bu tip tepkimeler kendiliğinden cereyan etmez ve ΔG'nin büyüklüğü tepkimeyi sürdürmek için gereken enerji miktarını temsil eder. Eğer bir kimyasal süreç bir yöne doğru ilerlerken enerji veriyorsa yani ekzergonik (yokuş aşağı) ise, bunun zıt yönünde ilerleyen süreç enerji gereksinen yani endergonik (yokuş yukarı) olmak zorundadır. Geri-dönüşümlü bir süreç her iki yöne doğru yokuş aşağı olamaz. Eğer glukozu karbon dioksit ve suya dönüştüren solunum için ΔG = -686 kcal/mol ise, zıt yöndeki süreç –karbon dioksit ve suyun glukoz ve oksijene dönüşümü- için ΔG = +686 kcal/mol ve bu süreç fazlasıyla endergonik olacaktır. Böyle bir tepkime asla kendi başına gerçekleşemez.

O halde, organizmaların enerji elde etmek için kullandığı şekeri bitkiler nasıl yaparlar? Bitkiler gerekli enerjiyi –bir mol glukoz yapmak için gereken 686 kcal'yi- ışığı yakalayarak ve bunun enerjisini kimyasal enerjiye çevirerek çevreden sağlarlar. Daha sonra bu kimyasal enerjiyi, uzun ekzergonik basamaklarda glukoz moleküllerini kurmak için aşamalı olarak harcarlar.

Metabolizma ve Denge

İzole bir sistem içindeki tepkimeler doğal olarak dengeye ulaşır ve iş yapamaz. Bu durum **Şekil 8.7a**'da görülen izole hidroelektrik sistemde şematize edilmiştir. Metabolizmadaki kimyasal tepkimeler de geri-dönüşümlüdür ve eğer bir test tübü içinde izole halde cereyan ederlerse, dengeye ulaşırlar. Dengedeki sistemler minimum ΔG'ye sahip oldukları ve iş yapamadıkları için, metabolik dengeye ulaşmış bir hücre ölüdür! Metabolizmanın bir bütün olarak asla dengede olmaması, canlılığı tanımlayan özelliklerden birisidir.

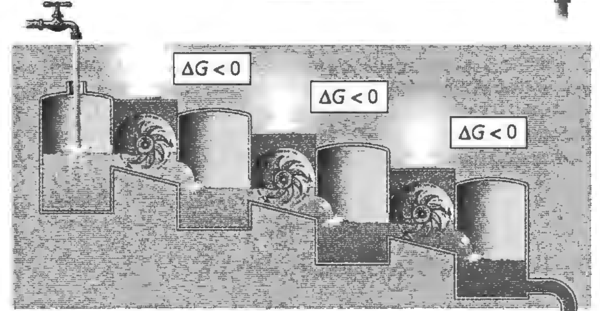
Birçok sistem gibi canlı hücre de dengede değildir. Hücrenin içine ve dışına doğru sürekli olarak madde akışının olması metabolik yolların dengeye ulaşmasını önler ve hücre, yaşamı boyunca iş yapmayı sürdürür. Bu prensip **Şekil 8.7b**'deki açık (ve daha gerçekçi olan) hidroelektrik sistemde şematize edilmiştir. Bununla birlikte, bu şemadaki tek-basamaklı basit sistemden farklı olarak bir hücredeki katabolik yolda yer alan tepkime serileri serbest enerji açığa çıkarır. Buna ait bir örnek olan hücre solunumu **Şekil 8.7c**'de bir analoji ile şematize edilmiştir. Geri-dönüşümlü solunum tepkimelerinden bazıları sürekli olarak bir yöne doğru "çekilirler"; diğer bir deyişle dengeden uzak tutulurlar. Bu dengesizliğin sürdürülmesinin anahtarı, bir tepkime ürününün birikmeyerek bir sonraki basamağın reaktantı olması ve sonuçta ortaya çıkan atık ürünlerin hücreden uzaklaştırılmasıdır. Tepkime dizilerinin tümü "yokuşun tepesindeki" glukoz ve oksijen ile "yokuşun alt ucundaki" karbon dioksit ve su arasındaki büyük serbest-enerji farkı ile sürdürülür. Hücrelerimiz sürekli olarak glukoz ya da diğer yakıtlar ve oksijen sağlayabildiği ve atık ürünleri çevresine atabildiği sürece, metabolik yollar asla dengeye ulaşmaz ve hücre yaşamı için gerekli olan işlerin yapılması devam eder.



(a) İzole hidroelektrik sistem. Aşağıya doğru akan su, sistem dengeye ulaşana kadar jeneratörü döndürür ve ampulün yanması için elektrik sağlar.



(b) Açık hidroelektrik sistem. Akan su jeneratörü döndürmeye devam eder; çünkü giren ve çıkan su sistemin dengeye ulaşmasını önler.



(c) Çok-basamaklı açık hidroelektrik sistem. Hücre solunumu bu sistemin analoğudur: Glukoz bir seri ekzergonik tepkimede yıkılarak, hücre işleri için güç sağlar. Her tepkimenin ürünü, bir sonraki tepkimenin reaktantı haline gelir. Dolayısıyla, hiçbir tepkime dengeye ulaşmaz.

▲ **Şekil 8.7 Kapalı ve açık sistemlerde denge ve iş.**

Organizmaları açık sistemler olarak düşünmenin ne kadar önemli olduğunu bir kez daha görüyoruz. Bir ekosistemin bitkileri ve diğer fotosentetik organizmaları için güneş ışığı gün boyunca serbest–enerji kaynağı sağlar. Ekosistemdeki hayvanlar ve fotosentetik olmayan diğer organizmalar ise, fotosentezin organik ürünleri formundaki serbest–enerji kaynağına sahip olmak zorundadırlar. Serbest-enerji kavramını metabolizmaya uyguladığımıza göre, şimdi artık bir hücrenin yaşaması için gerekli işleri nasıl yaptığını görebiliriz.

KAVRAM KONTROLÜ 8.2

1. Hücre solunumu yüksek düzeyde serbest enerjiye sahip glukoz ve oksijen kullanır ve düşük düzeyde serbest enerjiye sahip karbon dioksit ve su açığa çıkarır. Hücre solunumu kendiliğinden cereyan eder mi? Bu süreç ekzergonik midir, endergonik midir? Glukozdan açığa çıkanlan enerji ne olur?
2. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 137'deki Şekil 7.20'de gördüğünüz gibi, metabolizmadaki anahtar süreç, hidrojen iyonlarının (H^+) konsantrasyon gradiyenti yaratmak üzere bir zardan aktarılmasıdır. Başka süreçler ise, her iki tarafta eşit konsantrasyonda H^+ ile sonuçlanır. Bu sistemde H^+'nın iş yapmasına izin veren durum nedir? Şekil 7.20'de görülen enerji ile cevabınız nasıl bir uyum içindedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Gece yarısı partilerine katılan bazı kişiler karanlıkta parlayan kolyeler takar. Bu tip kolyeler iki kimyasalın tepkimeye girerek kemolüminesans ile ışık saçmasına yol açacak şekilde "aktive edildiklerinde", parlamaya başlarlar. Bu kimyasal tepkime ekzergonik mi, yoksa endergonik midir? Cevabınızı açıklayınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 8.3

ATP ekzergonik tepkimelerle endergonik tepkimeleri eşleştirerek hücresel işler için güç sağlar

Bir hücre üç temel iş yapar:

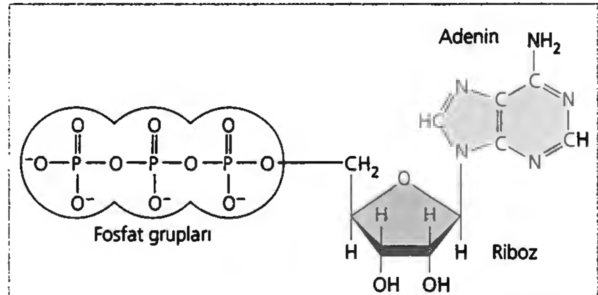
- *Kimyasal iş*: Monomerlerden polimerlerin sentezi gibi kendiliğinden gerçekleşemeyecek endergonik tepkimeleri yürütmek (kimyasal iş burada ve 9. ve 10. Bölümlerde ayrıntılı olarak ele alınacaktır)
- *Taşıma işi:* Bileşiklerin zarlardan kendiliğinden geçiş yönünün ters yönünde pompalanması (bakınız Bölüm 7)
- *Mekanik iş:* Sil hareketi (bakınız Bölüm 6), kas hücrelerinin kasılması ve hücre bölünmesi sırasında kromozomların hareketi

Hücrelerin enerji kaynaklarını bu işleri yapmak için kullanmalarını mümkün kılan anahtar özellik, **enerji eşleşmesi**, yani ekzergonik bir süreci yürütmek için endergonik bir süreci kullanmalarıdır. Hücrelerdeki birçok enerji eşleşmesine aracılık eden ATP birçok durumda hücresel işe güç sağlayan enerji kaynağı olarak da davranır.

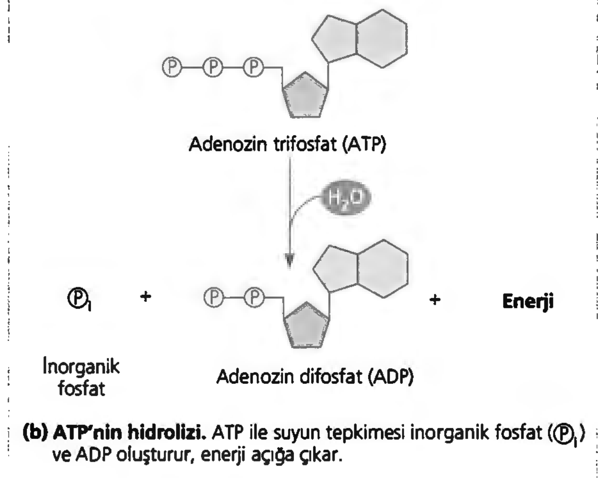
ATP'nin Yapısı ve Hidrolizi

ATP (adenozin trifosfat) Bölüm 4'de bir fonksiyonel grup olarak fosfat grubu tanıtılırken anlatılmıştı. ATP, bir riboz şekeri ve buna bağlı azotlu bir baz olan adenin ile üç tane fosfat grubundan oluşur (**Şekil 8.8a**). Enerji eşleşmesindeki rolüne ek olarak, RNA yapısındaki nükleozid trifosfatlardan biri ATP'dir (bakınız Şekil 5.26).

ATP'deki fosfat grupları arasında yer alan bağlar hidroliz ile kırılabilir. En uçtaki fosfat bağı bir molekül su eklenmesiyle kırıldığında, bir molekül inorganik fosfat (bu kitapta Ⓟi kısaltmasıyla gösterilmektedir) ATP'den ayrılır ve ATP adenozin difosfat ya da ADP haline gelir (**Şekil 8.8b**). Bu tepkime



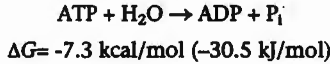
(a) ATP'nin yapısı. Fosfatlardaki hidroksil gruplarının çoğu hücre içinde iyonize olmuş (—O⁻) haldedir.



(b) ATP'nin hidrolizi. ATP ile suyun tepkimesi inorganik fosfat (Ⓟi) ve ADP oluşturur, enerji açığa çıkar.

▲ **Şekil 8.8 Adenozin trifosfatın (ATP) yapısı ve hidrolizi.**

ekzergonik olup, bir mol ATP'nin hidrolizi ile 7.3 kcal enerji açığa çıkar:



$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + P_i$$
$$\Delta G = -7.3 \text{ kcal/mol } (-30.5 \text{ kJ/mol})$$

Bu değer standart koşullar altında ölçülen serbest-enerji değişikliğidir. Ancak hücre içindeki koşullar standart koşullara uymaz; çünkü hücre içindeki ürün ve reaktant konsantrasyonları 1 *M*'dan farklıdır. Örneğin ATP hidrolizi hücre içinde cereyan ettiğinde gerçek ΔG yaklaşık olarak –13 kcal/mol olup, bu değer standart koşullar altındaki ATP hidrolizi ile açığa çıkan enerjiden %78 daha fazladır.

Hidroliz sonucu enerji açığa çıkardıkları için, ATP'deki fosfat bağlarına yüksek-enerjili fosfat bağları denir. Ancak bu terim yanlış anlamaya neden olur; çünkü ATP'deki fosfat bağları, "yüksek-enerjili" ifadesi ile anlatılmak istendiği gibi güçlü bağlar olmayıp, reaktantlar (ATP ve su) ürünlere (ADP ve P_i) göre daha fazla enerji içerir. ATP hidrolizi sırasında açığa çıkan enerji fosfat bağlarından kaynaklanmaz, daha düşük enerjili bir duruma doğru kimyasal değişimden ileri gelir.

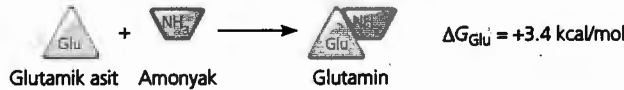
ATP hücre için kullanışlıdır; çünkü bir fosfat grubunun kaybedilmesi ile açığa çıkan enerji birçok başka molekülün verebileceğinden daha fazladır. Bu hidroliz neden çok fazla enerji açığa çıkarır? Şekil 8.8a'daki ATP molekülünü yeniden incelersek, üç fosfat grubunun da eksi yüklü olduğunu görürüz. Aynı işaretli yükler birbirlerine yakın konumda bulundukları için, bunların birbirini itmesi ATP molekülünün o bölgesinde kararsızlık yaratır. ATP'nin trifosfat kuyruğu, sıkıştırılmış helezon şeklindeki bir yayın kimyasal eşdeğeridir.

ATP Hidrolizi Nasıl İş Yapar?

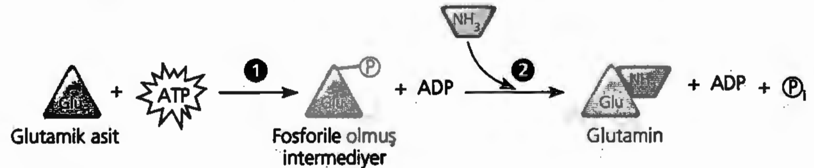
ATP bir test tübü içinde hidroliz edildiğinde, salınan serbest enerji tüp içindeki suyu ısıtır. Organizma içinde bu şekilde ısı oluşturulması bazı hallerde yararlı olabilir. Örneğin, titremek kas kasılması sırasında ısı üretmek ve vücudu ısıtmak için ATP hidrolizini kullanır. Ancak, hücre içindeki birçok durumda tek başına ısı üretimi değerli bir enerji kaynağının etkin kullanılmamasına (ve potansiyel olarak tehlikeli olmasına) neden olur. Bunun yerine hücre proteinleri ATP hidrolizi sırasında açığa çıkarılan enerjiyi üç tip hücre işini –kimyasal, taşıma ve mekanik- gerçekleştirmek için kullanırlar.

Örneğin, hücre özgül enzimler yardımıyla ATP hidrolizi ile salınan enerjiyi doğrudan doğruya endergonik kimyasal tepkimeleri sürdürmek için kullanma yeteneğindedir. Eğer bir endergonik tepkimenin ΔG'si ATP hidrolizi ile salınan miktardan az ise, bu iki tepkime eşleştirilebilir. Bu yolla eşleşmiş tepkimelerin net sonucu ekzergonik olur (**Şekil 8.9**). Bu eşleştirme bir fosfat grubunun ATP'den reaktant gibi bir başka moleküle aktarılması ile gerçekleşir. Fosfat grubuna

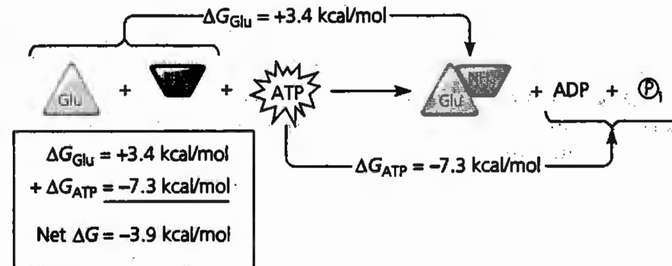
(a) Glutamik asidin glutamine dönüşümü. Glutamik asitten (Glu) glutamin sentezi endergonik olduğu için, kendiliğinden gerçekleşmez (ΔG pozitiftir).



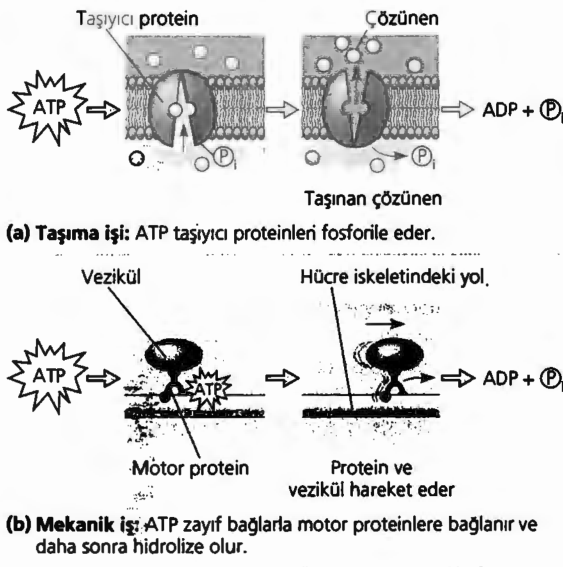
(b) ATP hidrolizi ile eşleşmiş dönüşüm tepkimesi. Hücre içinde glutamin sentezi, fosforile olmuş bir ara-ürün ile eşleşerek, iki basamakta gerçekleşir. ❶ ATP glutamik asidi fosforile ederek, onu daha kararsız hale getirir. ❷ Amonyak fosfat grubu ile yer değiştirir ve glutamin oluşur.



(c) Eşleşmiş tepkime için serbest enerji değişikliği Glutamik asidin glutamine dönüşüm ΔG'si (+3.4 kcal/mol) ile ATP hidrolizinin ΔG'sini (-7.3 kcal/mol) toplarsak, net tepkimenin serbest enerji değişikliğini buluruz (-3.9 kcal/mol). Net tepkime ekzergonik (ΔG'si negatif) olduğu için, kendiliğinden cereyan eder.



▲ **Şekil 8.9 ATP'nin kimyasal iş yapması: ATP hidrolizinin kullanılması ile enerji eşlemesi.** Bu örnekte, ekzergonik bir süreç olan ATP hidrolizinin endergonik bir süreç olan glutamik asit ve amonyaktan hücresel glutamin sentezi için kullanılması görülmektedir.



(a) Taşıma işi: ATP taşıyıcı proteinleri fosforile eder.

(b) Mekanik iş: ATP zayıf bağlarla motor proteinlere bağlanır ve daha sonra hidrolize olur.

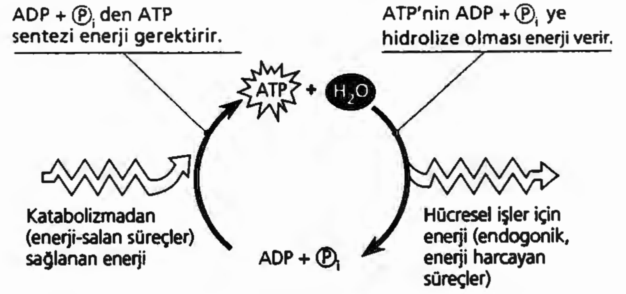
▲ **Şekil 8.10 ATP taşıma işini ve mekanik işi nasıl başarır?** ATP'nin hidrolizi proteinlerin biçimini ve bağlanma afinitelerini değiştirir. Bu olay iki şekilde gerçekleşir. **(a)** Doğrudan fosforilasyon ile örneğin, bir zar proteini bir çözüneni aktif taşıma ile taşır (Şekil 7.18'e de bakınız). **(b)** ATP ve onun hidrolitik ürünlerinin kovalent olmayan bağlarla bağlanmasıyla, dolaylı olarak gerçekleşir. Örneğin, vezikülleri (ve diğer organelleri) hücre iskeletindeki patikalarda hareket ettiren motor proteinler bu şekilde iş görürler.

kovalent olarak bağlanan bu molekül **fosforile olmuş intermediyer** olarak adlandırılır. Ekzergonik ve endergonik tepkimelerin eşleştirilmesindeki anahtar nokta, başlangıçtaki fosforile olmamış molekülden daha reaktif (daha az kararlı) olan bu fosforile intermediyerin oluşumudur.

Hücrelerdeki taşıma ve mekanik işlerin hemen hemen tümü ATP hidrolizinden güç sağlar. Bu iki durumda da ATP hidrolizi bir proteinin biçiminde ve sıklıkla da onun bir başka moleküle bağlanma yeteneğinde değişikliğe yol açar. Bazı hallerde bunun gerçekleşmesi **Şekil 8.10a**'daki taşıyıcı proteinde görüldüğü gibi, fosforile olmuş bir intermediyer aracılığı ile mümkün olur. Motor proteinlerin hücre iskeleti elemanları boyunca "yürümeleri" (**Şekil 8.10b**) ile başarılan mekanik işlerin pek çoğunda bu döngünün başlaması, ATP'nin ilk olarak motor proteine kovalent olmayan bağlanmasıyla gerçekleşir. Bir sonraki basamakta ATP ADP ve Ⓟi oluşturacak şekilde hidrolize olur. Bundan sonra bir başka ATP molekülü bağlanabilir. Her aşamada motor proteinin biçimi ve hücre iskeletine bağlanma yeteneği değişir; sonuçta protein hücre iskeleti üzerindeki rotası boyunca hareket eder.

ATP'nin Yeniden Oluşturulması

İş yapan bir organizma sürekli ATP kullanır; ancak ATP yenilenebilen bir kaynaktır ve ADP'ye fosfat eklenmesiyle yeniden oluşturulabilir (**Şekil 8.11**). ADP'nin fosforilasyonu



▲ **Şekil 8.11 ATP döngüsü.** Hücredeki yıkım (katabolik) tepkimeler sırasında açığa çıkan enerji ADP'nin fosforilasyonu için kullanılır ve ATP rejenere edilir. ATP'de depolanan kimyasal potansiyel enerji hücresel işlerin çoğunu gerçekleştirir.

için gereken serbest enerji, hücredeki yıkım tepkimelerinden (katabolizma) gelir. İnorganik fosfat ve enerjinin bu şekilde çevrimi **ATP döngüsü** olarak adlandırılır ve bu döngü hücredeki enerji-veren (ekzergonik) olayları enerji-kullanan (endergonik) olaylarla eşleştirir. ATP döngüsü büyük bir hızla çalışır. Örneğin, çalışmakta olan bir kas hücresi tüm ATP havuzunu bir dakikadan az bir sürede yeniler. Bu dönüşüm, bir hücrede, bir saniyede 10 milyon ATP molekülünün kullanılması ve yeniden oluşturulması anlamına gelir. Eğer ATP ADP'nin fosforilasyonu ile yenilenemiyor olsaydı, insanlar her gün hemen hemen vücut ağırlıkları kadar ATP tüketiyor olacaklardı.

Geri-dönüşümlü bir sürecin her iki yönü de yokuş aşağı olamayacağı için, ATP'nin ADP ve Ⓟi'den yeniden oluşturulması zorunlu olarak endergoniktir:

$$ADP + Ⓟ_i \rightarrow ATP + H_2O$$

$$\Delta G = +\ 7.3\ \text{kcal/mol}\ (+30.5\ \text{kJ/mol})\ \text{(standart koşullarda)}$$

ADP ve P_i'den ATP oluşumu kendiliğinden gerçekleşemediği için, bunun gerçekleşebilmesi için enerji harcanması gerekir. Katabolik (ekzergonik) yollar ve özellikle de hücre solunumu, endergonik bir süreç olan ATP sentezi için enerji sağlar. Bitkiler ATP üretmek için güneş enerjisini kullanırlar. Dolayısıyla, ATP döngüsü katabolik yollardan anabolik yollara enerji transferi yapılan bir döner kapı gibi çalışır.

KAVRAM KONTROLÜ 8.3

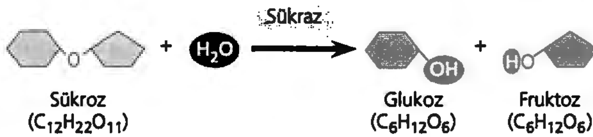
1. ATP hücrelerdeki ekzergonik tepkimelerden endergonik tepkimelere nasıl enerji aktarımı yapar?
2. Aşağıdaki kombinasyonlardan hangisi daha fazla serbest enerjiye sahiptir? Cevabınızı açıklayınız.
   Glutamik asit + amonyak + ATP
   Glutamin + ADP + Ⓟi
3.  **BAĞLANTI KUR** Kavram 7.3 ve 7.4'de (ss. 134-136) öğrendiklerinizi göz önünde bulundurarak Şekil 8.10a'nın pasif taşımayı mı yoksa aktif taşımayı mı gösterdiğini açıklayınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **8.4**

Enzimler enerji engellerini alçaltarak metabolik tepkimeleri hızlandırırlar

Termodinamik yasaları bize belirli koşullar altında neyin olup, neyin olamayacağını söylemekle birlikte, bu süreçlerin hızı hakkında hiçbir şey söylemez. Kendiliğinden cereyan eden bir kimyasal tepkime dışarıdan enerji gerektirmemekle birlikte, hızı fark edilemeyecek kadar yavaş olabilir. Örneğin, sükrozun (çay şekeri) glukoz ve fruktoza hidrolizi serbest enerji salınmasıyla ($\Delta G = -7$) kcal/mol) kendiliğinden cereyan eden ekzergonik bir olaydır. Ancak steril su ile hazırlanmış bir sükroz çözeltisi belirgin bir hidrolize uğramaksızın, oda sıcaklığında yıllarca kalabilir. Eğer bu çözeltiye az miktarda sükraz enzimi eklersek, sükroz birkaç saniye içinde aşağıda görüldüğü gibi hidrolize olur:



Enzim bunu nasıl yapar?

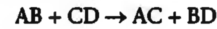
Enzim, tepkime tarafından tüketilmeksizin o tepkimeyi hızlandıran kimyasal ajan, yani **katalizör** olarak davranan bir makromoleküldür. (Bu bölümde protein olan enzimler üzerine odaklanıyoruz. Ribozimler olarak adlandırılan RNA enzimleri Bölüm 17 ve Bölüm 25'de tartışılacaktır.) Enzim regülasyonu olmaksızın, metabolik yollardaki madde trafiği, kimyasal tepkimelerin çok uzun sürede cereyan edecek olması nedeniyle, korkunç derecede sıkışık hale gelirdi. Bundan sonra gelen iki kısımda, kendiliğinden cereyan eden bir tepkimenin daha hızlı gerçekleşmesini önleyen şeyin ne olduğunu ve bir enzimin bu durumu nasıl değiştirdiğini göreceğiz.

Aktivasyon Enerjisi Engeli

Moleküller arasındaki her kimyasal tepkimede hem bağlar kırılır, hem de yeni bağlar kurulur. Örneğin, sükrozun hidrolizi yukarıda görüldüğü gibi, glukoz ile fruktoz arasındaki bağın ve bir su molekülündeki bağlardan birinin kırılması ve daha sonra iki yeni bağın kurulması ile gerçekleşir. Bir molekülün bir başka moleküle dönüşmesi genellikle, başlangıçtaki molekülün tepkime başlamadan önce oldukça kararsız bir duruma çıkarılması ile gerçekleşir. Bağlarının değişikliğe uğrayabileceği bu duruma ulaşmak için, reaktant moleküller çevrelerinden enerji soğurmak zorundadır. Ürün moleküllerindeki yeni bağlar kurulurken, enerji ısı olarak açığa çıkarılır ve moleküller daha düşük enerjili kararlı biçimlerine geri dönerler.

Tepkimeyi başlatmak için harcanan enerji -reaktant moleküllerdeki bağların kırılmaya hazırlanması için gereken enerji– *aktivasyonunun serbest enerjisi* ya da bu kitapta E_A kısaltması ile gösterilen **aktivasyon enerjisi** olarak adlandırılır. Aktivasyon enerjisini, reaktantları enerji engelinin tepesine iterek "yokuş yukarı" çıkarmak ve reaksiyonun "yokuş aşağı" kısmını başlatmak için gereken enerji miktarı olarak düşünebiliriz. Aktivasyon enerjisi genellikle reaktant moleküllerin çevrelerinden soğurdukları termal enerji (ısı) formundadır. Isı enerjisinin soğurulması reaktant moleküllerini hızlandırır. Böylece bu moleküller daha sık ve daha güçlü çarpışırlar. Isı enerjisi aynı zamanda moleküllerdeki atomları kışkırtarak bağları kırılmaya uygun hale getirir. Moleküller bağların kırılmasına yetecek miktarda enerji soğurduklarında, reaktantlar *transisyon durumu* denilen kararsız durumdadırlar.

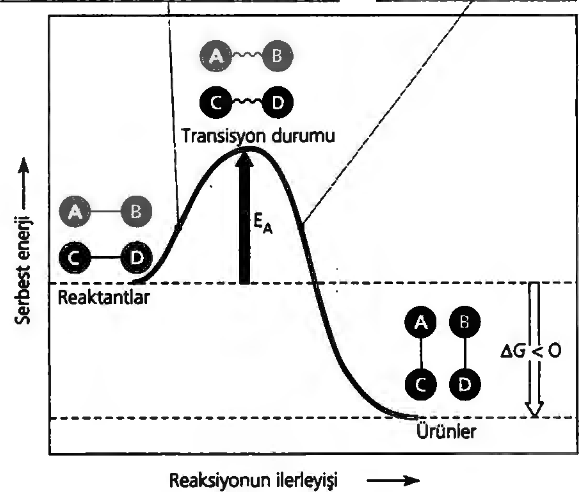
Şekil 8.12 iki reaktant molekülün belirli kısımlarını değiş tokuş eden hipotetik bir ekzergonik tepkimedeki enerji değişikliklerini grafik halinde göstermektedir:



$$AB + CD \rightarrow AC + BD$$

Reaktantlar   Ürünler

Reaktantların serbest-enerji içeriklerinin arttığı aktivasyon aşaması grafiğin yokuş yukarı olan kısmıyla temsil edilmek-



▲ **Şekil 8.12 Ekzergonik bir tepkimenin enerji profili.** A, B, C, ve ile temsil edilen kısımlar hipotetik "moleküllere" aittir. Buradaki tepkime termodinamik olarak negatif ΔG'ye sahip ekzergonik bir tepkimedir ve kendiliğinden cereyan eder. Bununla birlikte, aktivasyon enerjisi (E_A) tepkimenin hızını belirleyen bir engel oluşturur.

ÇİZİNİZ *EF ve GH'dan, EG ve FH ürünlerini oluşturan endergonik bir tepkimenin grafiğini çiziniz (Reaktantların transisyon durumundan geçtiğini varsayınız).*

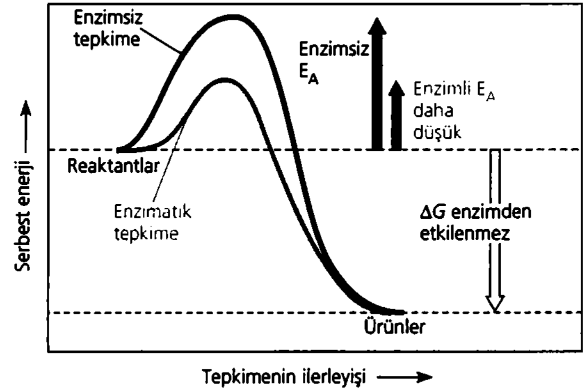
tedir. Tepe noktasında yani E_A eşdeğerinde enerji soğurulduğunda, reaktantlar transisyon durumundadır: Reaktantlar aktive edilmiş olup, bağları kırılabilir. Atomlar daha kararlı bağlar yapabilecekleri yeni duruma geçtikleri zaman, çevreye enerji salınır. Burası grafiğin moleküllerin serbest enerji kaybettikleri yokuş aşağı kısmına karşılık gelir. Serbest enerjideki net düşüş, yeni bağların kuruluşu ile açığa çıkan enerjinin eski bağlar kırılırken harcanan enerjiden daha fazla olduğunu ve E_A'nın faiziyle geri ödendiğini gösterir.

Şekil 8.12'de görülen tepkime ekzergoniktir ($\Delta G < 0$) ve kendiliğinden cereyan eder. Ancak, aktivasyon enerjisi tepkimenin hızını belirleyen bir engel oluşturur. Tepkimenin gerçekleşmesi için, reaktantların önce aktivasyon enerji engelinin tepesine ulaşmalarına yetecek enerjiyi soğurmaları gerekir. Bazı tepkimeler için E_A oldukça düşük olup, reaktant moleküllerinin çoğunun transisyon durumuna ulaşması için, oda sıcaklığının termal enerjisi bile yeterlidir. Bununla birlikte, birçok durumda E_A çok yüksek olduğundan transisyon durumuna erişilmesi ve tepkimenin gerçekleşmesi çok zordur. Bu gibi durumlarda tepkimenin belirgin bir hızda gerçekleşebilmesi ancak reaktantların ısıtılması ile mümkün olur. Örneğin, benzin ile oksijenin katıldığı tepkime ekzergonik olup, kendiliğinden gerçekleşir. Ancak, moleküllerin tepkimeye girmek üzere transisyon durumuna ulaşmaları için enerji gerekir. Bir otomobil motorundaki bujilerin ateşlenmesiyle pistonları itecek kadar büyük enerji salınır. Bu ateşleme olmaksızın benzindeki hidrokarbonlarla oksijenden oluşan karışım tepkimeye giremez; çünkü E_A engeli çok yüksektir.

Enzimler E_A Engelini Nasıl Alçaltır?

Proteinler, DNA ve hücredeki diğer kompleks moleküllerin serbest enerji içeriği fazladır ve bu moleküller kendiliğinden bozunma eğilimindedir, yani termodinamik yasaları bu moleküllerin yıkımını tercih eder. Bu moleküller sadece hücreler için tipik olan sıcaklıklara dayanabildikleri için, az sayıda molekül aktivasyon enerjisinin tepe noktasına çıkmayı başarabilir. Bununla birlikte, hücrelerin canlılık için gerekli süreçleri yürütebilmesi, belirli tepkimeler için engelin aşılması ile mümkün olur. Isı, reaktantların daha sık transisyon durumuna geçmesine izin vererek tepkimeyi hızlandırır; ancak, bu çözüm biyolojik sistemler için iki nedenle uygun değildir. Birincisi, yüksek sıcaklık proteinleri denatüre eder ve hücreyi öldürür. İkincisi, ısı sadece gerekli olan tepkimeleri değil, *tüm* tepkimeleri hızlandırır. Organizmalar tepkimeleri hızlandırmak için ısı yerine katalizörleri kullanırlar.

Bir enzim bir tepkimeyi katalizlerken, E_A engelini alçaltır (**Şekil 8.13**) ve reaktant moleküllerin normal sıcaklıklarda transisyon durumuna ulaşmak için yeterli enerji soğurmalarına olanak verir. Enzim bir tepkimenin ΔG'sini değiştiremediği gibi, endergonik bir tepkimeyi ekzergonik hale de getiremez. Enzimler zaten gerçekleşecek olan tepkimeleri

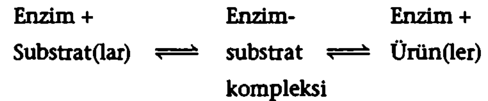


▲ **Şekil 8.13 Enzimin aktivasyon enerjisi üzerine etkisi.** Bir enzim, tepkimenin serbest-enerji değişikliğini (ΔG) etkilemeksizin, aktivasyon enerjisini (E_A) azaltır ve tepkimeyi hızlandırır.

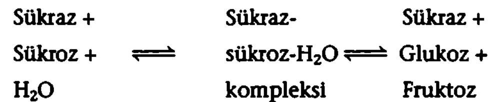
hızlandırırlar; bu işlev hücrenin dinamik bir metabolizmaya sahip olmasını ve maddelerin hücresel metabolik yollarda rahatça ilerlemesini mümkün kılar. Enzimler katalizledikleri tepkimeler açısından çok seçici olduklarından ötürü, belirli bir zamanda hücre içinde hangi kimyasal süreçlerin cereyan edeceğini belirlerler.

Enzimlerin Substrat Özgüllüğü

Enzimin etkilediği reaktant **substrat** olarak adlandırılır. Enzim substratına (ya da iki ya da daha fazla reaktant varsa, substratlarına) bağlanarak, bir **enzim-substrat kompleksi** oluşturur. Enzim ile substrat bağlandığında, enzimin katalitik etkisi substratı tepkimenin ürününe (ya da ürünlerine) dönüştürür. Bu olay aşağıdaki şekilde özetlenebilir:

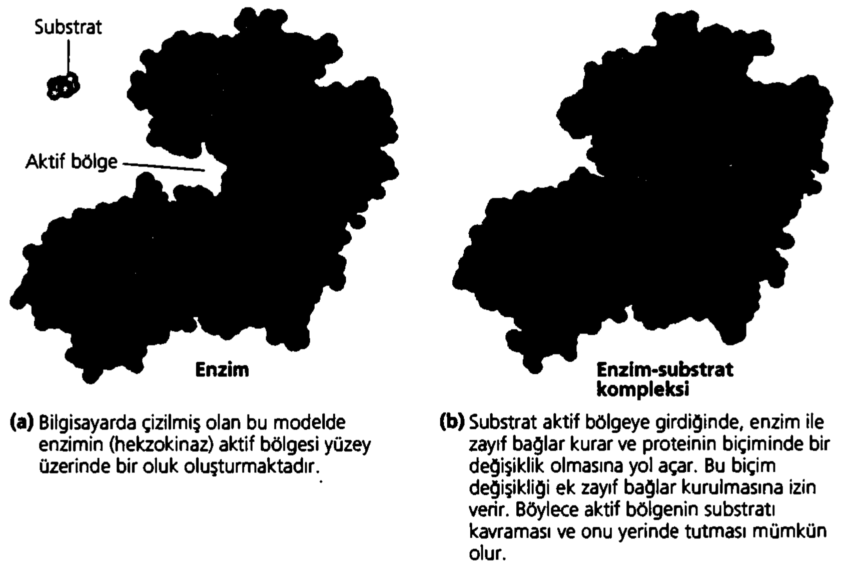


Örneğin sükraz (birçok enzimin adı *-az* soneki ile biter) enzimi bir disakkarit olan sükrozun monosakkaritlerine yani glukoz ve fruktoza hidrolizini katalizler (bakınız s. 152):



Her enzim özgül bir tepkimeyi katalizler ve bir enzim birbirine çok benzeyen substratlar arasında kendi özgül substratını tanıyabilir. Örneğin, sükraz sadece sükroz üzerine etki edebilir ve maltoz gibi diğer disakkaritleri etkilemez. Molekülleri tanıyabilmenin nedeni nedir? Enzimlerin çoğunun protein olduğunu ve proteinlerin kendilerine özgü üç-boyutlu konfigürasyonlara sahip makromoleküller olduklarını hatırlayınız. Bir enzimin özgüllüğü, onun amino asit diziliminin bir sonucu olan biçiminden kaynaklanır.

Enzim molekülünün sadece belirli bir kısmı substrata bağlanır. **Aktif bölge** olarak adlandırılan bu kısım, protein yüzeyinde katalizin gerçekleştiği bir cep ya da oluk görünümündedir (**Şekil 8.14a**). Aktif bölge genellikle enzimin sadece birkaç amino asidi tarafından oluşturulur. Protein molekülündeki diğer amino asitler, aktif bölgenin konfigürasyonunu korumaya yönelik iskeleti oluşturur. Enzimin özgüllüğü aktif bölgenin biçimi ile substratın biçimi arasındaki uygunluktan ileri gelir.



(a) Bilgisayarda çizilmiş olan bu modelde enzimin (hekzokinaz) aktif bölgesi yüzey üzerinde bir oluk oluşturmaktadır.

(b) Substrat aktif bölgeye girdiğinde, enzim ile zayıf bağlar kurar ve proteinin biçiminde bir değişiklik olmasına yol açar. Bu biçim değişikliği ek zayıf bağlar kurulmasına izin verir. Böylece aktif bölgenin substratı kavraması ve onu yerinde tutması mümkün olur.

▲ **Şekil 8.14 Enzim ile substratı arasındaki indüklenmiş uyum.**

Bir enzim belirli bir biçime kilitlenmiş, esneklikten yoksun bir yapı değildir. Gerçekten de biyokimyacıların yaptığı son çalışmalar, enzimlerin (ve diğer proteinlerin) ince farklılıklar taşıyan bu biçimler arasında dinamik bir denge içinde "dans ettiklerini" ve her "poz" için serbest enerjide küçük farklılıklar olduğunu göstermiştir. Substrata en uygun biçimin mutlaka en düşük enerjili biçim olması zorunlu değildir; çok kısa bir süre için enzim bu biçimi alır ve aktif bölgesi substrata bağlanır. Elli yıldan fazla bir süreden beri aktif bölgenin kendisinin de substrat için rijit bir hazne olmadığı bilinmektedir. Substrat aktif bölgeye girdiğinde, aktif bölgeyi oluşturan amino asitlerin yan zincirleri üzerindeki kimyasal gruplarla substratın kimyasal grupları arasındaki etkileşimlerden ötürü, enzimin biçimi hafifçe değişir. Bu biçim değişikliği aktif bölgeyi substratı daha rahat sarabilecek hale getirir (**Şekil 8.14b**). Bu **indüklenmiş uyum** el sıkışmaya benzer. İndüklenmiş uyum aktif bölgenin kimyasal gruplarını kimyasal tepkimeyi katalizleme yeteneklerini artıracak konumlara getirir.

Enzim Aktif Merkezindeki Kataliz

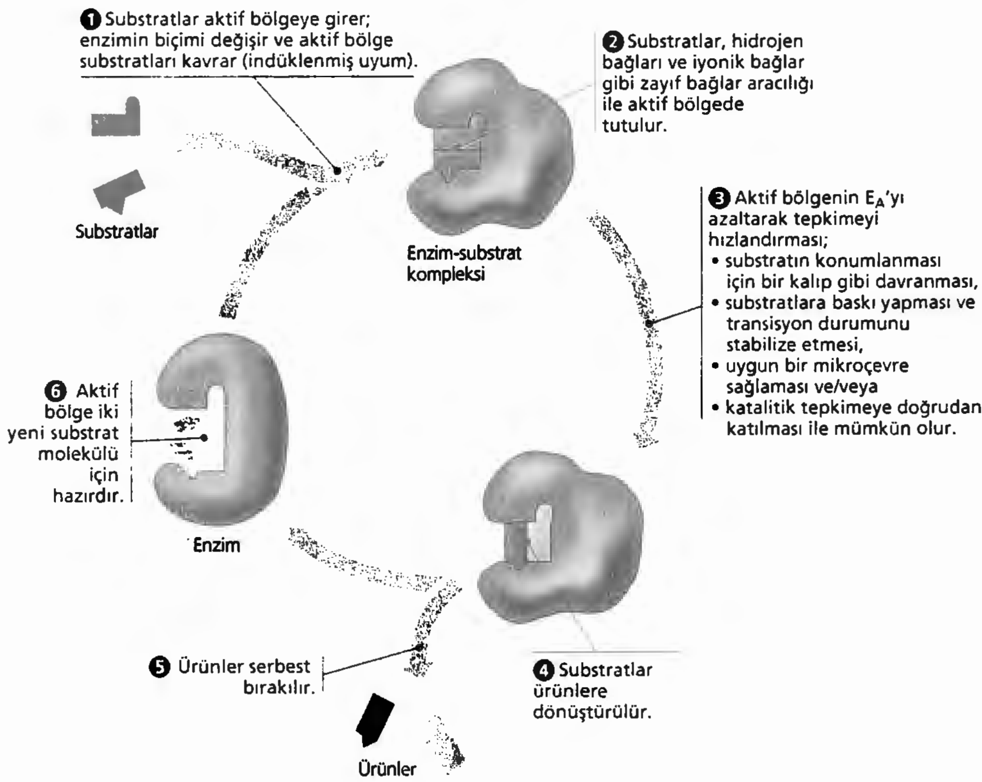
Birçok enzimatik tepkimede, substrat hidrojen bağları ve iyonik bağlar gibi zayıf etkileşimlerle aktif bölgede tutulur. Aktif bölgeyi oluşturan az sayıdaki amino asidin R grupları substratın ürüne dönüşümünü katalizler ve ürün aktif bölgeden ayrılır. Enzim bir başka substrat molekülünü aktif bölgesine kabul etmek üzere serbest kalır. Bu döngü o kadar hızlı cereyan eder ki, tek bir enzim molekülü bir saniyede yaklaşık bin substrat molekülü üzerine etki edebilir. Bazı enzimler çok daha hızlıdır. Enzimler de diğer katalizörler gibi tepkimeden değişmeden çıkarlar. Dolayısıyla, çok az miktardaki enzim katalitik döngülerde tekrar tekrar işlev görerek, büyük bir metabolik etki yaratır. **Şekil 8.15** iki substrat ve iki ürün içeren bir katalitik döngüyü göstermektedir.

Metabolik tepkimelerin çoğu geri-dönüşümlü olduğu için, bir enzim $\Delta G'$nin hangi yönde negatif olduğuna bağlı olarak, ileri ya da geri tepkimeyi katalizleyebilir. Bu durum ise temel olarak reaktant ve ürünlerin bağıl derişimlerine bağlıdır. Net etki daima denge yönündedir.

Enzimler aktivasyon enerjisini düşürmek ve tepkimeyi hızlandırmak için çeşitli mekanizmalar kullanırlar (bakınız Şekil 8.15, basamak ❸). İlk olarak, iki ya da daha fazla sayıda reaktant içeren tepkimelerde, aktif bölge substratlar arasında tepkime cereyan edebilmesi için, onların doğru konumlarda bir araya gelmelerini sağlayan kalıp gibi davranır. İkinci olarak, enzim aktif bölgesi bağlı substratları kavramışken, enzim, substrat moleküllerini transisyon-durumu biçimine doğru esnetebilir ve tepkime sırasında kırılmak zorunda olan kritik kimyasal bağlar üzerine baskı yaparak onları büker. E_A bağların kırılma güçlüğü ile orantılı olduğundan, substratın biçim değiştirmesi, onun transisyon durumuna ulaşmasına yardım eder ve dolayısıyla bu duruma ulaşmak için soğurulması gereken serbest enerji miktarını azaltır.

Üçüncü olarak, aktif bölge aynı zamanda belirli bir tepkime tipi için, enzimsiz bir çözeltiden daha fazla iletken olan bir mikroçevre oluşturur. Örneğin, eğer aktif bölge asidik R gruplarına sahip amino asitler içeriyorsa, bu kısım nötral pH'dan düşük pH'ya sahip bir cep oluşturacaktır. Bu gibi durumlarda, asidik bir amino asit, tepkimenin katalizindeki önemli basamaklardan birisi olan substrata H^+ aktarımını kolaylaştırabilir.

Dördüncü kataliz mekanizması, aktif bölgenin kimyasal tepkimeye doğrudan katılmasıdır. Bazı durumlarda bu süreç substrat ile enzimin bir amino asit yan zinciri arasında kovalent bağ kurulmasını içerebilir. Tepkimenin daha sonraki basamakları yan zincirlerin başlangıçtaki durumlarına geri dönmelerini sağlar. Böylece aktif bölge reaksiyondan önceki durumunu yeniden kazanır.



◄ **Şekil 8.15 Aktif bölge ve bir enzimin katalitik döngüsü.** Enzim, bir ya da daha fazla reaktantı bir ya da daha fazla ürüne dönüştürebilir. Burada görülen enzim iki substrat molekülünü iki ürün molekülüne dönüştürmektedir.

Belirli bir enzim miktarının substratı ürüne dönüştürme hızı, kısmen substratın başlangıç derişiminin bir fonksiyonudur: Yani ne kadar fazla substrat molekülü varsa, enzim moleküllerinin aktif bölgeleri substrata o kadar çabuk ulaşır. Bununla birlikte, sabit bir enzim derişiminde daha fazla substrat eklenmesiyle ulaşılabilecek tepkime hızının, bir sınırı vardır. Belirli bir noktadaki substrat derişimi, tüm enzim moleküllerinin aktif bölgelerinin dolu olmasını sağlayacak kadar yüksek olacaktır. Bir aktif bölgede ürün oluşur oluşmaz, yeni bir substrat molekülü buraya girer. Bu substrat derişiminde enzim *doygun* haldedir ve tepkime hızı aktif bölgenin substratı ürüne dönüştürme hızı tarafından belirlenir. Bir enzim populasyonu doygun halde iken, ürün oluşum hızını artırmanın tek yolu daha fazla enzim eklemektir. Hücreler sıklıkla bir tepkimenin hızını daha fazla enzim molekülü sentezleyerek artırırlar.

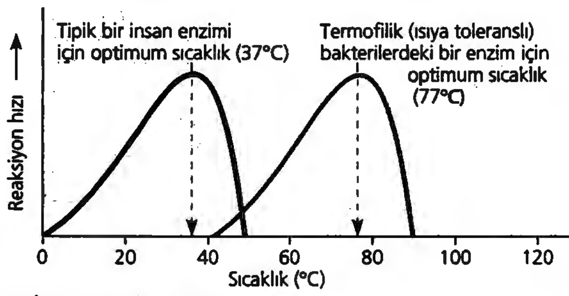
Enzim Aktivitesi Üzerine Yerel Koşulların Etkileri

Bir enzimin aktivitesi –enzimin ne kadar etkinlikle çalıştığı- sıcaklık ve pH gibi genel çevresel faktörlerden etkilenir. Bazı kimyasallar da enzimi özgül olarak etkileyebilir. Araştırıcılar bu gibi kimyasalları kullanarak enzimlerin işleyişi hakkında çok şey öğrenmişlerdir.

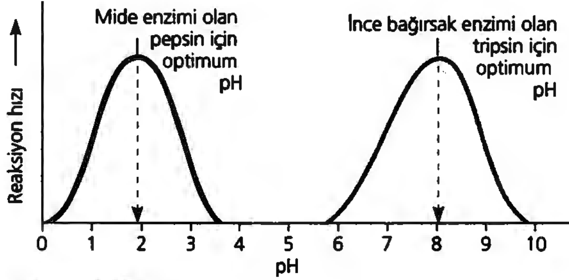
Sıcaklık ve pH'nın Etkileri

Bölüm 5'de proteinlerin üç-boyutlu yapılarının çevreye duyarlı olduklarından söz ettiğimizi hatırlarsınız. Bunun sonucu olarak, her enzim bazı koşular altında diğer koşullarda olduğundan daha iyi çalışır; çünkü bu *optimum koşullar*, enzim molekülünün en aktif biçimde olmasını sağlar.

Enzim aktivitesi için önemli olan çevresel etmenlerden ikisi sıcaklık ve pH'dır. Bir enzimatik tepkimenin hızı, belirli bir noktaya kadar, artan sıcaklığa bağlı olarak artar. Bunun nedeni kısmen, moleküllerin hızlı hareket etmesinden ötürü, substratların aktif bölgelerle daha sık çarpışmasıdır. Ancak, bu sıcaklığın üstünde enzimatik tepkimenin hızı aniden düşer. Enzim molekülünün termal ajitasyonu enzimin aktif biçimini kararlı kılan hidrojen bağlarını, iyonik bağları ve diğer zayıf etkileşimleri kırar ve protein molekülü denatüre olur. Her enzim, tepkime hızının en yüksek olduğu bir optimum sıcaklığa sahiptir. Bu sıcaklık, enzimi denatüre etmeksizin en fazla sayıda moleküler çarpışmaya ve reaktantların en hızlı biçimde ürün moleküllerine dönüşmesine izin verir. İnsanlardaki birçok enzimin optimum sıcaklıkları 35-40°C arasındadır (vücut sıcaklığına yakın sıcaklıklar). Sıcak su kaynaklarında yaşayan termofilik bakteriler optimum sıcaklıkları 70°C ya da daha yüksek olan enzimlere sahiptir (**Şekil 8.16a**).



(a) İki enzim için optimum sıcaklık



(b) İki enzim için optimum pH

▲ **Şekil 8.16 Enzim aktivitesini etkileyen çevresel etmenler.** Her enzimin optimum **(a)** sıcaklığı ve **(b)** pH'sı vardır. Optimum koşullarda protein molekülü en aktif biçimindedir.

ÇİZİNİZ *Olgun bir lizozomun iç pH'sı 4.5 civarındadır. Lizozomal bir enzim için (b) şıkkında görülenlere benzer tahmini bir grafik çiziniz ve optimum pH'sını işaretleyiniz.*

Her enzimin optimum sıcaklığı olduğu gibi, en aktif olduğu optimum bir pH'sı vardır. Birçok enzimin optimal pH değerleri 6-8 arasında olmakla birlikte, bazı istisnalar da vardır. Örneğin, midedeki sindirim enzimi olan pepsin pH 2'de en iyi şekilde çalışır. Böyle asidik bir ortam birçok enzimi denatüre ettiği halde, pepsin midenin asidik ortamında işlevsel üç-boyutlu yapısını korumaya uyum sağlamıştır. Buna karşılık, insan ince bağırsağının bazik ortamında yer alan sindirim enzimi olan tripsinin optimum pH'sı 8'dir ve bu enzim midede denatüre olur (**Şekil 8.16b**).

Kofaktörler

Birçok enzim katalitik aktivite için protein yapısında olmayan yardımcılara gereksinim duyar. **Kofaktör** olarak adlandırılan bu moleküller aktif bölgeye sürekli olarak sıkıca bağlı olabildikleri gibi, substrat ile birlikte zayıf ve geri-dönüşümlü olarak da bağlanabilirler. Bazı enzimlerin kofaktörleri iyonik formdaki çinko, demir ve bakır metallerinin atomlarıdır. Eğer kofaktör bir organik molekül ise, özel olarak **koenzim** olarak adlandırılır. Vitaminlerin çoğu ya koenzim ya da koenzimlerin yapıldığı hammaddeler olarak davrandıkları için beslenmede önemlidir. Kofaktörlerin çeşitli görevleri vardır; ancak her durumda bunlar katalizde önemli kimyasal işlevler görürler. Kitabın daha sonraki bölümlerinde kofaktörlere ait örnekler bulacaksınız.

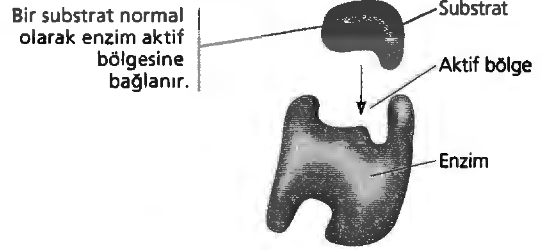
Enzim İnhibitörleri

Bazı kimyasallar özgül enzimlerin etkisini seçici olarak inhibe ederler. Bu moleküllerin etkilerinin incelenmesi, enzim işlevi hakkında çok şey öğrenmemizi sağlamıştır. Eğer inhibitör enzime kovalent bağlarla tutunursa, bu inhibisyon genellikle geri-dönüşümsüzdür.

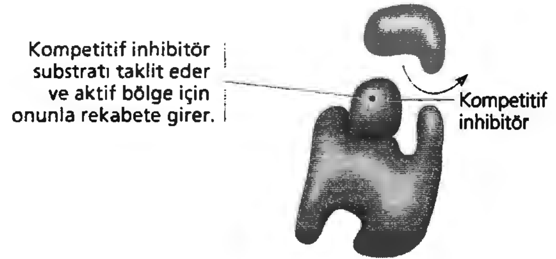
Buna karşılık, birçok enzim inhibitörü enzime zayıf etkileşimlerle bağlanır ve bu inhibisyon geri-dönüşümlüdür. Bazı geri-dönüşümlü inhibitörler normal substrat molekülüne benzer ve aktif bölge için onunla rekabet eder (**Şekil 8.17a ve b**). **Kompetitif inhibitörler** olarak adlandırılan

▼ **Şekil 8.17 Enzim aktivitesinin inhibisyonu.**

(a) Normal bağlanma



(b) Kompetitif inhibisyon



(c) Kompetitif olmayan inhibisyon



bu moleküller substratların aktif bölgelere girmesini engelleyerek, enzimlerin üretkenliğini azaltırlar. Bu tip inhibisyon substrat derişiminin arttırılmasıyla geri döndürülebilir. Aktif bölge çevresinde inhibitör moleküllerinden fazla substrat moleküllerinin bulunması, daha fazla substratın aktif bölgeye girmesini sağlar.

Buna karşılık, **kompetitif-olmayan inhibitörler** aktif bölgeye bağlanmak için substrat ile doğrudan rekabet etmezler (**Şekil 8.17c**). Bunun yerine, enzimin başka bir kısmına bağlanarak, enzimatik tepkimeleri engellerler. Bu etkileşim enzim molekülünün biçim değiştirmesine neden olur. Böylece aktif bölge, substratın ürüne dönüşümünü katalizlemede etkisiz hale gelir.

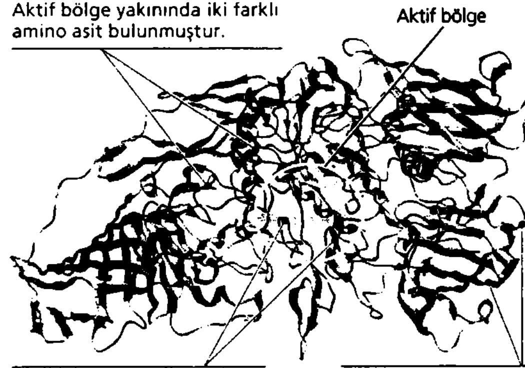
Toksinler ve zehirler genellikle geri-dönüşümsüz enzim inhibitörleridir. Örneğin, 1995'de Tokyo metrosunda teröristler tarafından atılan ve birçok kişinin ölümüne ve birçoklarının da yaralanmasına neden olan sinir gazı sarin böyledir. Bu küçük molekül, sinir sisteminin önemli bir enzimi olan asetilkolinesterazın aktif bölgesinde bulunan serin amino asidinin R grubuna kovalent olarak bağlanır. Diğer örnekler arasında, sinir sistemindeki anahtar enzimleri inhibe eden DDT ve paration gibi tarım ilaçları vardır. Birçok antibiyotik bakterilerdeki özgül enzimlerin inhibitörleridir. Örneğin, penisilin birçok bakterinin duvar sentezinde görevli bir enzimin aktif bölgesini bloke eder.

Metabolik zehirler olan enzim inhibitörlerinden söz edilmesi, enzim inhibisyonunun genellikle anormal ve zararlı olduğu gibi bir izlenim verebilir. Oysa, hücrelerde doğal olarak bulunan moleküller inhibitör olarak davranır ve sıklıkla enzim aktivitesinin regülasyonununda görev alır. Bu seçici regülasyon, Kavram 8.5'de göreceğiniz gibi, hücre metabolizmasının kontrolündeki esas mekanizmadır.

Enzimlerin Evrimi

EVRİM Biyokimyacılar bugüne kadar çeşitli türlerdeki 4000'den fazla farklı enzimi keşfetmiş ve adlandırmıştır. Bu sayı muhtemelen buzdağının görünen kısmını temsil eder. Enzimlerdeki bu muazzam çeşitlilik nasıl ortaya çıkmıştır? Enzimlerin çoğunun protein olduğunu ve proteinlerin genler tarafından kodlandığını hatırlayınız. Bir gendeki kalıcı değişiklik *mutasyon* olarak adlandırılır. Mutasyon bir proteindeki bir ya da daha fazla amino asidin değişmesi ile sonuçlanabilir. Bu proteinin bir enzim olması durumunda, eğer değişen amino asitler enzimin aktif bölgesi ya da kritik bir başka kısmında ise, değişikliğe uğramış enzim yeni bir aktivite kazanabilir ya da başka bir substrata bağlanabilir. Bu yeni işlevin organizmanın yararına olacağı çevresel koşullar altında, doğal seleksiyon bu mutant formu tercih etme eğiliminde olabilir ve onun populasyonda kalıcı olmasına neden olur. Bu basitleştirilmiş model, canlılık tarihinin birkaç milyar yıllık tarihinde çok sayıda farklı enzimin ortaya çıkmasındaki temel mekanizma olarak genel kabul görmüştür.

Bu modeli destekleyen veriler, doğal populasyonlardaki evrimi taklit eden laboratuvar prosedürünü kullanan araştırıcılar tarafından toplanmıştır. Bir grup araştırıcı, β-galaktozidaz adı verilen enzimin işlevinin *Escherichia coli* (*E. coli*) bakteri populasyonlarında zaman içinde değişip değişemeyeceğini test etti. β-galaktozidaz bir disakkarit olan laktozu basit şekerler olan glukoz ve galaktoza yıkar. Araştırıcılar moleküler teknikleri kullanarak, *E. coli* genlerinde rasgele mutasyonlar oluşturdu ve daha sonra bakterileri farklı bir disakkariti (galaktoz yerine fruktoz şekeri içeren) yıkma yeteneği açısından test etti. Bunu yapabilen mutant bakterileri seçtiler ve bunları bir başka mutasyon seleksiyon turuna tabi tuttular. Yedi turdan sonra, "evrimleşmiş" enzim yeni substrata birkaç yüz misli daha güçlü bağlandı ve onu orijinal enzimden 10 ila 20 kat hızla parçaladı.



▲ **Şekil 8.18 Yeni işleve sahip bir enzimin evrimleşmesi.** Laboratuvarda yedi turda gerçekleştirilen mutasyon ve seleksiyondan sonra, β-galaktozidaz enzimi laktozdan farklı bir şekeri yıkmak üzere özelleşmiş bir enzime evrimleşti. Buradaki kurdele modeli değişikliğe uğramış enzimin bir alt birimini göstermektedir. Yeni enzimin altı amino asidi farklıdır.

Araştırıcılar enzimdeki altı amino asidin değişmiş olduğunu buldular. Değişen amino asitlerden iki tanesi aktif bölgede, iki tanesi aktif bölgenin yakınında, iki tanesi ise, proteinin yüzeyinde idi (**Şekil 8.18**). Bu ve buna benzer diğer deneyler, az sayıda değişikliğin enzim işlevini değiştirebileceği görüşünü güçlendirdi.

KAVRAM KONTROLÜ 8.4

1. Kendiliğinden gerçekleşen tepkimelerin birçoğu çok yavaş gerçekleşir. Bu tip tepkimeler neden hızlı cereyan etmez?
2. Enzimler neden sadece çok özgül substratlar üzerine etki ederler?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Süksinat dehidrogenaz enziminin inhibitörlerinden biri malonattır. Malonatın kompetitif mi yoksa kompetitif olmayan bir inhibitör mü olduğunu nasıl saptarsınız?
4. **BAĞLANTI KUR** Doğadaki hangi koşullar doğal seleksiyonun yukarıda anlatılan fruktoz-içeren disakkariti yıkabilen enzimleri tercih etmesine yol açar? Kavram 1.2'deki (sayfa 14-16) doğal seleksiyon tartışmasına bakınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 8.5

Enzim aktivitesinin düzenlenmesi metabolizmanın kontrolüne yardımcı olur

Eğer bir hücrenin bütün metabolik yolları eşzamanlı olarak çalışırsa, bu durum kimyasal kaosa neden olur. Bir hücrenin kendi metabolik yollarını çeşitli enzimlerin ne zaman ve nerede aktif olacağını sıkı bir biçimde kontrol etme yeteneği ile sıkı biçimde denetlemesi canlılık süreçlerinin doğasında vardır. Hücrenin bu denetimi yapabilmesi, ya özgül enzimleri kodlayan genleri açıp kapatması (Ünite 3'te tartışılacak) ya da mevcut enzimlerin aktivitesini düzenlemesiyle mümkün olur.

Enzimlerin Allosterik Regülasyonu

Birçok durumda hücrelerdeki enzim aktivitesini doğal olarak düzenleyen moleküller, geri-dönüşümlü kompetitif-olmayan inhibitörler gibi davranırlar (bakınız Şekil 8.17c). Bu düzenleyici moleküller aktif bölge dışında bir bölgeye zayıf etkileşimlerle bağlanarak enzimin biçimini ve aktif bölgenin işlevini değiştirirler. **Allosterik regülasyon** terimi, işlevsel bölgesinden ayrı bir bölgeye bir regülatör molekülün bağlanmasıyla, bir proteinin işlevinin etkilenmesini anlatmak üzere kullanılır. Bu etki, enzim aktivitesinin inhibisyonu ya da stimulasyonu şeklinde olabilir.

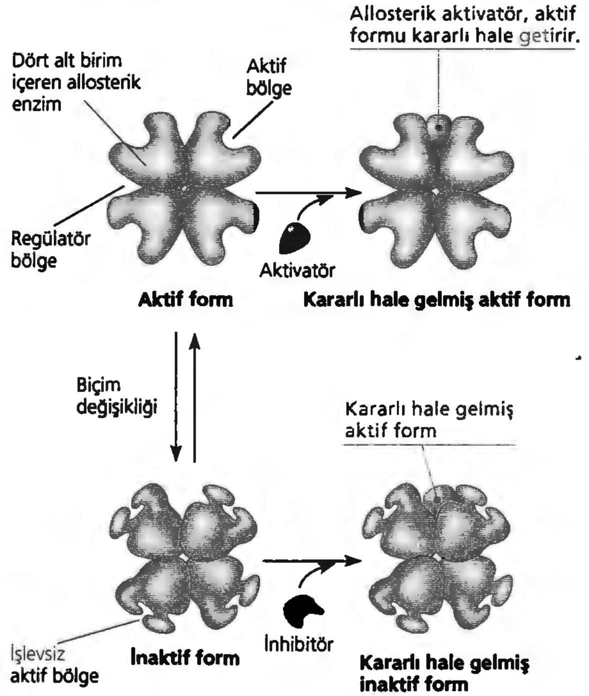
Allosterik Aktivasyon ve İnhibisyon

Allosterik olarak düzenlenen enzimlerin çoğu her biri kendi aktif bölgesine sahip iki ya da daha fazla polipeptid alt-birimden oluşur. Bu kompleks yapı, katalitik olarak aktif olan ve aktif olmayan iki biçim arasında gidip-gelir (**Şekil 8.19a**). En basit allosterik regülasyon tipinde, aktivatör ya da inhibitör etkili regülatör molekül genellikle alt birimlerin birleştiği yerde bulunan regülatör bölgeye (allosterik bölge) bağlanır. Regülatör bölgeye bir *aktivatör*ün bağlanması, fonksiyonel aktif bölgelere sahip biçimi kararlı hale getirirken, *inhibitör* enzimin aktif olmayan formunu kararlı kılar. Bir allosterik enzimin alt-birimleri arasındaki temas bölgeleri, bir alt birimdeki biçim değişikliğinin diğer birimlere geçirilmesine yol açacak şekilde, birbirlerine uyumludur. Alt-birimler arasındaki bu etkileşim aracılığı ile, regülatör bölgeye bağlanan tek bir aktivatör ya da inhibitör molekül bütün alt-birimlerin aktif bölgelerini etkileyecektir.

Regülatörlerin derişimlerindeki dalgalanmalar hücresel enzim aktivitelerinde karmaşık cevaplara neden olabilir. Örneğin, ATP'nin hidroliz ürünleri (ADP ve Ⓟi) anahtar niteliğindeki enzimler üzerine etki ederek, anabolik ve katabolik yollar arasındaki trafik akışının dengelenmesinde rol oynarlar. ATP çeşitli katabolik enzimlere allosterik olarak bağlanır ve onların substrat için afinitelerini düşürürek, aktivitelerini azaltır. Buna karşılık, ADP aynı enzimler için aktivatör olarak işlev görür. Katabolizmanın işlevi ATP üretmek olduğuna

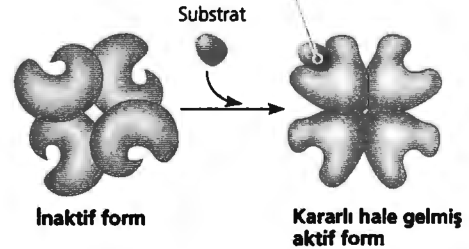
▼ Şekil 8.19 Enzim aktivitesinin allosterik olarak düzenlenmesi.

(a) Allosterik aktivatör ve inhibitörler



Düşük konsantrasyonlardaki aktivatör ve inhibitörler enzimden ayrılır. Enzim yeniden biçim değiştirir.

(b) Kooperativite: başka bir allosterik aktivasyon tipi



Solda görülen inaktif form, aktif form substrat tarafından kararlı hale getirilmediği zaman aktif form ile yer değiştirir.

göre, bu durum mantıklıdır. Eğer ATP üretimi ATP tüketiminden az olursa, ADP birikir ve katabolizmayı hızlandıran enzimleri aktive ederek, daha fazla ATP üretilmesini sağlar. Eğer ATP sağlanması ihtiyaçtan fazla ise, bu durumda da ATP molekülleri birikir ve aynı enzimlere bağlanarak onları inhibe eder; böylece katabolizma yavaşlar. (Bir sonraki bölümde hücre solunumunu öğrenirken, bu tip regülasyona ait özel örnekler göreceksiniz.) ATP, ADP ve bunlara benzer diğer

moleküller anabolik yollardaki anahtar enzimleri de etkiler. Allosterik enzimler bu şekilde her iki metabolik yoldaki önemli tepkimelerin hızlarını kontrol eder.

Bir başka allosterik aktivasyon tipinde, bir *substrat* molekülü çoklu alt birime sahip enzimin aktif merkezlerinden birine bağlanır ve enzimin tüm alt birimlerinde biçim değişikliğini tetikler. Böylece, diğer aktif bölgelerin katalitik aktiviteleri artar (**Şekil 8.19b**). **Kooperativite (işbirliği)** olarak adlandırılan bu mekanizma enzimlerin substrata verdiği cevabı artırır: Şöyle ki, bir substrat molekülü, enzimi ek substrat molekülleri üzerine daha hızlı etki etmek üzere hazırlar. Kooperativite "allosterik" regülasyon olarak değerlendirilir; çünkü, substratın bir aktif bölgeye bağlanması diğer aktif bölgedeki katalizi etkiler.

Omurgalılardaki oksijen taşıyıcı protein olan hemoglobin bir enzim olmadığı halde, bu proteindeki klasik kooperatif bağlanma çalışmaları kooperativite prensibini açıklamıştır. Hemoglobin dört alt birimden oluşur ve her alt birim bir oksijen-bağlama bölgesi içerir (bakınız Şekil 5.20). Bir oksijen molekülünün bağlanma bölgelerinden birine bağlanması, diğer bağlanma bölgelerinin oksijene karşı afinitesini artırır. Dolayısıyla, akciğerler ya da solungaçlar gibi oksijen düzeyinin yüksek olduğu yerlerde hemoglobinin oksijene karşı afinitesi, daha fazla bağlanma bölgesi dolu olduğu için artar. Buna karşılık, oksijen tüketen dokularda her oksijen molekülünün serbest bırakılması, diğer bağlanma bölgelerinin oksijen afinitesini azaltır ve en çok gerekli olan yerlerde oksijenin serbest kalmasını sağlar. Kooperativite, çoklu alt birim içeren enzimlerde buna benzer biçimde iş görür.

Allosterik Regülatörlerin Tanımlanması

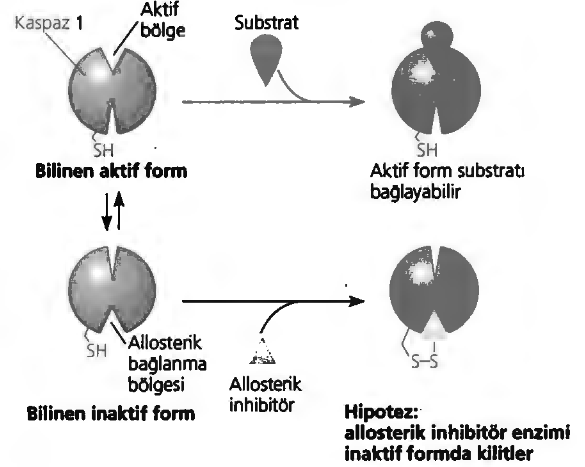
Allosterik regülasyon muhtemelen çok yaygın olmakla birlikte, bilinen çok sayıdaki metabolik enzimin oldukça az bir kısmının bu şekilde regüle edildiği gösterilmiştir. Allosterik regülatör molekülleri karakterize etmek zordur. Bunun nedeni kısmen enzime düşük afinite ile bağlanma eğiliminde olmaları ve bu nedenle izolasyonlarının zor olmasıdır. Bununla birlikte, yakın zamanda ilaç firmaları allosterik regülatörlerle ilgilenmeye başlamışlardır. Bu moleküller belirli enzimler için aktif bölgeye bağlanan inhibitörlerden daha yüksek özgüllük sergilediklerinden ötürü, enzim regülasyonu için cazip adaylar haline gelmiştir. (Bir aktif bölge bir başka benzer enzimin aktif bölgesine benzer olabildiği halde, regülatör bölgeler enzimler arasında oldukça farklılık gösterir.)

Şekil 8.20 San Francisco'daki California Üniversitesi araştırıcıları ile Sunesis Pharmaceuticals adlı firma arasındaki işbirliği ile yürütülen bir araştırmayı açıklamaktadır. Bu araştırma yangı ve hücre ölümünde aktif rol oynayan ve protein-parçalayıcı enzimler olan *kaspazların* allosterik inhibitörlerini bulmak amacıyla tasarlanmıştır. (Bölüm 11'de kaspazlar ve hücre ölümü hakkında daha fazla bilgi edineceksiniz.) Bu enzimlerin özgüllükle regüle edilmesiyle, damar ve nörodejeneratif hastalıklarda sıklıkla görülen uygun olmayan yangı cevaplarına daha iyi müdahale edebileceğiz.

▼ **Şekil 8.20** SORGULAMA

Kaspaz enzimlerinin allosterik inhibitörleri var mıdır?

DENEY Kaspazların allosterik inhibitörlerini tanımlamak için, Justin Scheer ve arkadaşları kaspaz 1'deki muhtemel allosterik bağlanma bölgesine bağlanma ve enzim aktivitesini inhibe etme yetenekleri açısından yaklaşık 8000 bileşiği taradılar. Her bileşik, bir allosterik inhibitörden beklenen düşük-afiniteli etkileşimleri kararlı kılmak üzere, bölge yakınındaki bir sistein ile disülfit bağı kuracak şekilde tasarlandı. Kaspazların aktif ve inaktif formlarda bulunabildikleri bilindiğinden, araştırıcılar bu bağın enzimi inaktif forma kilitleyeceğini varsaydılar.



Bu modeli test etmek için, kaspaz 1'in inhibitörlerden birine bağlı yapısını saptamak ve bunu aktif ve inaktif yapılarla karşılaştırmak üzere X-ışını kırınım analizi kullanıldı.

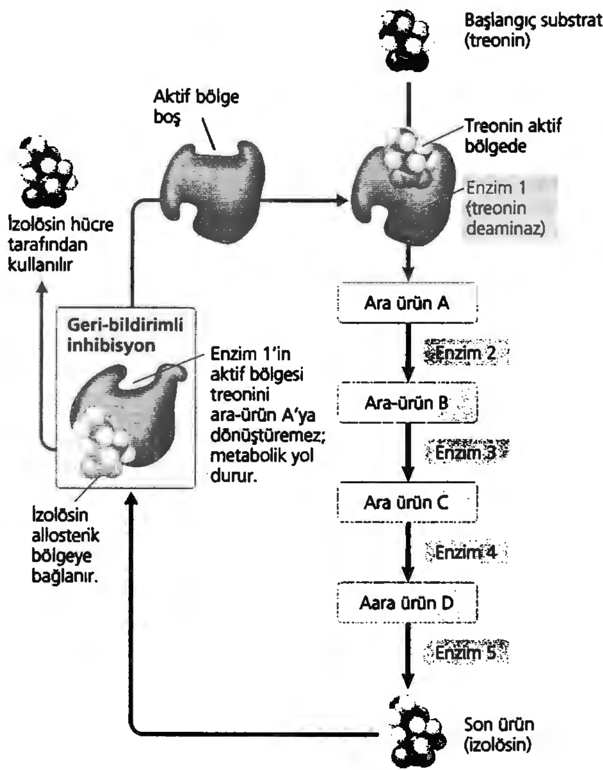
BULGULAR Kaspaz 1'in tahmini allosterik bölgesine bağlananarak, enzimatik aktiviteyi bloke edebilen on dört bileşik tanımlandı. İnhibitörlerden birine bağlı haldeki enzimin biçimi inaktif kaspaz 1'e aktif olandan daha çok benziyordu.



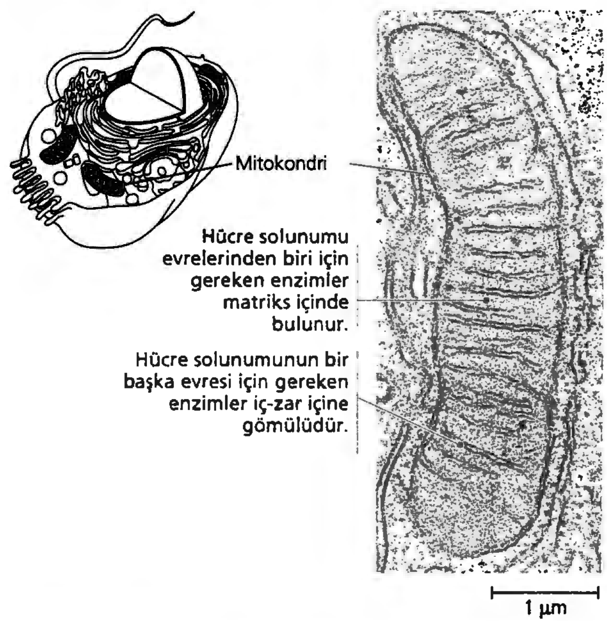
SONUÇ Belirli bir inhibitör bileşik gerçek bir allosterik inhibitörden beklendiği şekilde, enzimi inaktif formda kilitledi. Dolayısıyla bu veri, kaspaz 1'de enzimatik aktiviteyi kontrol etmek için kullanılabilecek bir allosterik inhibisyon bölgesi bulunduğunu destekledi.

KAYNAK J. M. Scheer et al., A common allosteric site and mechanism in caspases, *Proceedings of the National Academy of Sciences 103:7595-7600 (2006).*

EĞER ÖYLE İSE? Kontrol amacıyla, araştırıcılar inhibitörlerden biri ile kaspaz arasındaki disülfit bağını kırdılar. Deney çözeltisinin başka bir inhibitör içermediğini varsayarak, kaspaz 1 aktivitesinin nasıl etkileneceğini beklersiniz?



▲ **Şekil 8.21 İzolösin sentezinin geribildirimli inhibisyonu.**



▲ **Şekil 8.22 Organeller ve metabolizmadaki yapısal düzen.** Buradaki mitokondri gibi (TEM) organeller özgül işlevler yapan enzimleri taşır. Mitokondri hücre solunumun gerçekleştiği organeldir.

Geribildirimli İnhibisyon

ATP-üreten bir katabolik yoldaki enzimlerden biri ATP tarafından allosterik olarak inhibe edildiğinde, daha önce tartıştığımız gibi, bu sonuç yaygın bir metabolik kontrol olan geri-bildirimli inhibisyondur. **Geribildirimli inhibisyon** bir metabolik yolun bu yoldaki ilk enzimlerden biri üzerine inhibitör olarak etki eden son-ürün tarafından durdurulmasıdır. **Şekil 8.21** bu kontrol mekanizmasının anabolik bir yol üzerinde nasıl işlediğini göstermektedir. Bazı hücreler treonin amino asidinden bir başka amino asit olan izolösin sentezlemek için bu beş-basmaklı yolu kullanır. İzolösin biriktiğinde, ilk basamaktaki enzimi allosterik olarak inhibe ederek, metabolik yolu yavaşlatır. Geribildirimli inhibisyon, hücrenin gerekenden fazla izolösün sentezleyerek, kimyasal kaynaklarını israf etmesini önler.

Enzimlerin Hücre İçindeki Özgül Yerleşimleri

Hücre, binlerce farklı enzim ve substratın gelişigüzel doluştuğu bir kimyasal bileşik torbası değildir. Hücre kompartımanlara ayrılmış olup, hücresel yapılar metabolik yollara bir düzen getirilmesine yardımcı olurlar. Bazı durumlarda aynı metabolik yoldaki birkaç basamağa ait enzim çoklu enzim kompleksi halinde bir araya gelir. Bu birliktelik tepkime dizilerini kontrol eder. Önceki enzimin ürünü bir sonraki enzimin substratı haline gelir ve bu durum son ürünün salınmasına kadar devam eder. Bazı enzimler ve enzim kompleksleri hücrenin belirli kısımlarına yerleşerek, belirli zarların yapısal bileşenleri olarak davranırlar. Diğerleri zarla-çevrili ökaryotik organeller içinde çözünmüş haldedir ve her organelin kendine özgü bir kimyasal ortamı vardır. Örneğin, ökaryotik hücrelerdeki solunum enzimleri mitokondriler içinde özgül kısımlara yerleşmişlerdir (**Şekil 8.22**).

Bu bölümde, canlılara özgü birbirleriyle keşişen kimyasal yolların, binlerce farklı çeşitteki hücresel molekülün sergilediği bir koreografi olduğunu öğrendiniz. Bir sonraki bölümde, organik molekülleri yıkarak, canlılık süreçleri için gerekli enerjiyi açığa çıkaran temel katabolik yol olan hücre solunumunu öğreneksinlz.

KAVRAM KONTROLÜ 8.5

1. Bir aktivatör ve bir inhibitör, allosterik olarak regüle edilen bir enzim üzerinde nasıl farklı etkiler gösterir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Belirli bir enzimi inhibe eden bir ilaç tasarlamak isteyen bir farmakolog olduğunuzu düşünün. Bilimsel kaynakları okuduğunuzda, bu enzimin aktif bölgesinin diğer bir kaç enzimin aktif bölgesine benzediğini buldunuz. İnhibitör ilacınızı geliştirmek için nasıl bir yaklaşımınız olurdu?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

8 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 8.1

Bir organizmanın metabolizması madde ve enerjiyi termodinamik yasalarına uyarak dönüştürür (ss. 142-145)

- **Metabolizma** bir organizmada cereyan eden kimyasal tepkimeler bütünüdür. **Enzimler** birbirleriyle kesişen metabolik yollardaki tepkimeleri katalizlerler. **Katabolik yollar** molekülleri yıkarak, enerji salar, **anabolik yollar** ise enerji kullanarak molekülleri sentezler.
- **Enerji** değişikliğe neden olma kapasitesidir; bazı enerji formları maddeyi hareket ettirerek iş yapar. **Kinetik enerji** hareket ile ilişkilidir ve atom-ya da moleküllerin gelişigüzel hareketi ile ilişkili olan **termal enerji (ısı)** içerir. **Potansiyel enerji** maddenin konumu ya da yapısı ile ilişkilidir ve bir molekülün yapısından ötürü sahip olduğu kimyasal enerjiyi kapsar.
- **Termodinamiğin birinci yasası** enerjinin sakınımı ile ilişkili olup, enerjinin yeniden yaratılamayacağı ya da yok edilemeyeceğini söyler. **Termodinamiğin ikinci yasası** dışarıdan enerji girdisi gerektirmeden **kendiliğinden cereyan eden süreçlerin** evrenin **entropisini** (düzensizliğini) artıracağını söyler.

? *Çok yüksek düzene sahip hücre yapısının termodinamiğin ikinci yasası ile nasıl çelişmediğini açıklayınız.*

KAVRAM 8.2

Bir tepkimenin serbest-enerji değişikliği bu tepkimenin kendiliğinden cereyan edip etmeyeceği hakkında bilgi verir (ss. 146-149)

- Canlı bir sistemin **serbest enerjisi** hücresel koşullar altında iş yapabilen enerjidir. Bir biyolojik süreç sırasındaki serbest enerji değişikliği (ΔG) entalpi değişikliği (ΔH) ve entropi değişikliği (ΔS) ile doğrudan ilişkilidir: $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$. Organizmalar serbest enerji harcayarak yaşar. Kendiliğinden cereyan eden bir değişiklik sırasında, serbest enerji azalır, sistemin kararlılığı artar. Maksimum kararlılıkta sistem dengededir ve iş yapamaz.
- **Ekzergonik** (kendiliğinden cereyan eden) bir kimyasal tepkimede ürünler reaktantlardan daha az serbest enerji içerir ($-\Delta G$). **Endergonik** (kendiliğinden cereyan etmeyen) tepkimeler enerji girdisi gereksinir ($+\Delta G$). Başlangıç materyallerinin eklenmesi ve son ürünlerin uzaklaştırılması metabolizmanın dengeye ulaşmasını önler.

? *Kendiliğinden cereyan eden bir kimyasal tepkimenin serbest enerjisindeki değişiklik için formüldeki her bileşenin anlamını açıklayınız.*

KAVRAM 8.3

ATP ekzergonik tepkimelerle endergonik tepkimeleri eşleştirerek hücresel işler için güç sağlar (ss. 149-151)

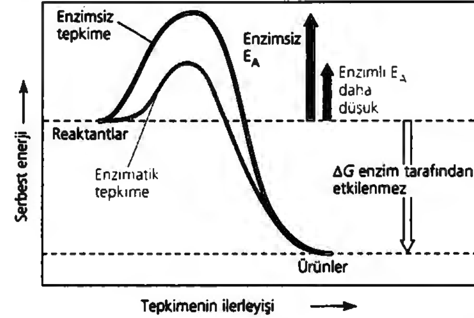
- **ATP** hücrenin enerji devresidir. ATP'nin en uçtaki fosfatını kaybetmesi, ADP ile fosfat oluşturur ve serbest enerji açığa çıkar.
- ATP hidrolizinin ekzergonik süreci **enerji eşleşmesi** aracılığı ile, özgül reaktantlara fosfat grubu aktarımı ve daha reaktif **fosforile olmuş intermediyerler** oluşturarak, endergonik tepkimeleri yürütür. ATP hidrolizi (bazen protein fosforilasyonu ile) aynı zamanda taşıyıcı ve motor proteinlerin biçim ve bağlanma afinitelerinde değişikliğe neden olur.
- Katabolik yollar ADP + P_i'den ATP'nin rejenere edilmesini sağlar.

? *ATP döngüsünü tanımlayınız: Hücrede ATP nasıl kullanılır ve nasıl rejenere edilir?*

KAVRAM 8.4

Enzimler enerji engellerini alçaltarak metabolik tepkimeleri hızlandırırlar (ss. 152-157)

- Bir kimyasal tepkimede reaktantlardaki bağların kırılması için gereken enerjiye **aktivasyon enerjisi**, E_A adı verilir.
- Enzimler E_A engelini alçaltır:



- Her enzim tipi, özgüllükle substrat(lar)a bağlanan kendine özgü bir **aktif bölge**ye sahiptir. Enzimin etkilediği reaktant molekül(ler)e **substrat(lar)** denir. Enzim substrat(lar)ına bağlandığında, biçiminde ufak bir değişiklik ortaya çıkar (**indüklenmiş uyum**).
- Aktif bölge, substratları doğrulukla konumlandırarak, onların bağları üzerine baskı uygulayarak, tepkimeyi mümkün kılacak bir mikroçevre yaratarak ve hatta substrat ile kovalent olarak bağlanarak E_A engelini alçaltır.
- Her enzim optimal sıcaklık ve pH'ya sahiptir. İnhibitörler enzimin işlevini azaltırlar. **Kompetitif inhibitör** aktif bölgeye, **kompetitif olmayan inhibitör** ise enzim üzerindeki başka bir bölgeye bağlanır.
- Değişikliğe uğramış enzimleri kodlayan genlere sahip mutant organizmalar üzerinde etkili olan doğal seleksiyon, organizmalarda bulunan geniş enzim çeşitliliğinden sorumlu temel evrimsel güçtür.

? *Aktivasyon enerji engelleri ve enzimler canlılardaki yapısal ve metabolik düzenin sürdürülmesine nasıl yardımcı olur?*

KAVRAM 8.5

Enzim aktivitesinin düzenlenmesi metabolizmanın kontrolüne yardımcı olur (ss. 158-160)

- Birçok enzim **allosterik regülasyon**a tabidir: Aktivatör ya da inhibitör özellik taşıyan regülatör moleküller özgül allosterik bölgelere bağlanarak, enzimin biçimini ve işlevini değiştirir. Geribildirimli inhibisyonda metabolik yolun son ürünü bu yoldaki ilk basamaklardan birisini allosterik olarak inhibe eder. **İşbirliği**, bir substratın bağlanması sonucunda diğer aktif bölgelerdeki bağlanma ya da aktivitenin stimule edilmesi demektir. **Geribildirimli inhibisyon**da, bir metabolik yoldaki son ürün bu yoldaki ilk enzimlerden birini allosterik olarak inhibe eder.
- Bazı enzimler kompleksler halinde gruplaşarak, bazıları zarlara katılarak, bazıları da organeller içine yerleşerek metabolik süreçlerin etkinliğini artırırlar.

? *Allosterik regülasyon ve geribildirimli inhibisyon hücre metabolizmasında ne gibi roller oynar?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki cümleyi doğru olarak tamamlayan terimleri bulunuz. Katabolizma ..... iken, anabolizma .... tır.
   a. ekzergonik; kendiliğinden
   b. ekzergonik; endergonik
   c. serbest enerji; entropi
   d. iş; enerji
   e. entropi; düzen

2. Hücrelerin çoğu ısıyı iş yapmak için kullanamaz; çünkü,
   a. ısı bir enerji çeşidi değildir.
   b. hücreler fazla ısı taşımazlar ve oldukça serindirler.
   c. hücrenin her yerindeki sıcaklık genellikle aynıdır.
   d. ısı hiç bir zaman iş yapmak için kullanılamaz.
   e. iş yapılırken ısının sabit kalması gerekir.

3. Aşağıdaki metabolik süreçlerden hangisi diğer süreçlerden net enerji girdisi olmaksızın cereyan edebilir?
   a. $ADP + P_i \rightarrow ATP + H_2O$
   b. $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$
   c. $6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$
   d. amino asitler → protein
   e. glukoz + fruktoz → sükroz

4. Eğer bir enzim çözeltisi substrat ile doyurulursa, ürünlerin daha hızlı üretimini sağlamanın yolu,
   a. daha fazla enzim eklemektir.
   b. çözeltiyi 90°C'ye kadar ısıtmaktır.
   c. daha fazla substrat eklemektir.
   d. allosterik inhibitör eklemektir.
   e. kompetitif-olmayan inhibitör eklemektir.

5. Bazı bakteriler sıcak su kaynaklarında metabolik olarak aktiftirler; çünkü,
   a. iç sıcaklıklarını daha düşük tutabilirler.
   b. yüksek sıcaklıklar katalizi gereksiz kılar.
   c. bunların enzimleri yüksek optimal sıcaklıklara sahiptir.
   d. bunların enzimleri sıcaklığa karşı tamamen duyarsızdır.
   e. temel katalizörler olarak protein ya da RNA olmayan molekülleri kullanırlar.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Eğer bir enzim kendi substratı ile ürününün dengede olduğu bir çözeltiye eklenirse, ne olur?
   a. Daha fazla ürün oluşur.
   b. Daha fazla substrat oluşur.
   c. Tepkime endergonik iken ekzergonik olur.
   d. Sistemin serbest enerjisi değişir.
   e. Hiçbir şey olmaz; tepkime dengede kalır.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

7. **ÇİZİNİZ** Bir seri ok kullanarak, aşağıdaki cümlelerde tanımlanan dallanmış metabolik tepkimeyi çizin ve daha sonra en sondaki soruyu cevaplayın. İnhibisyonu göstermek için kırmızı ok ve eksi işareti kullanın.
   L, M ya da N oluşturabilir.
   M, O oluşturabilir.
   O, P ya da R oluşturabilir.
   P, Q oluşturabilir.
   R, S oluşturabilir.
   O, L'nin M oluşturma tepkimesini inhibe eder.
   Q, O'nun P oluşturma tepkimesini inhibe eder.
   S, O'nun R oluşturma tepkimesini inhibe eder.

   Q ve S'nin her ikisi de hücrede yüksek derişimlerde bulunuyorsa, hangi tepkime galip gelir?
   a. L → N
   b. M → O
   c. L → N
   d. O → P
   e. R → S

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Son zamanlarda ortaya atılan evrim karşıtı "akıllı tasarım" tartışması biyokimyasal yolların evrimleşmek için çok kompleks olduğunu ileri sürmektedir; çünkü, bir yoldaki bütün intermediyer basamaklar son ürün oluşturmak için var olmak zorundadır. Bu görüşün eleştirisini yapınız. Savınızı deesteklemek için aynı ya da benzer ürünler oluşturan metabolik yollardaki çeşitliliği nasıl kullanırsınız?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   ÇİZİNİZ Bir araştırıcı hücre kültüründe üremekte olan karaciğer hücrelerinde bulunan önemli bir enzimin aktivitesini ölçecek bir yöntem geliştiriyor. Bu yöntemde kültür ortamına enzimatik tepkimenin substratı eklendikten sonra, tepkime ürünlerinin ortaya çıkışı ölçülmektedir. Elde edilen sonuçlar y eksenine ürün miktarı, x eksenine ise zaman yazılarak, grafiklenmektedir. Bir araştırıcı grafik üzerinde dört bölüm ayırt etmektedir. Kısa bir süre için ürün gözlenmemektedir (bölüm A). Daha sonra (bölüm B) tepkime oldukça hızlıdır (doğrunun eğimi diktir). Bir süre sonra (bölüm C), tepkime aşamalı olarak yavaşlamaktadır. En sonra grafik tekrar yatay görünüm almaktadır (bölüm D). Bu grafiği çiziniz ve her aşamadaki moleküler olayları açıklayacak bir model öneriniz.

10. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
    Organofosfatlar (fosfat grupları içeren organik bileşikler) ürün verimini artırmak için yaygın olarak kullanılan insektisitlerdir. Bu bileşikler tipik olarak sinir sinyalinin iletimi ile ilişkili olup, transmitter molekülleri yıkan enzimleri inhibe ederler. Bu bileşikler zararlı böceklerin yanı sıra insanlar ve diğer omurgalıları da etkiler. Dolayısıyla, organofosfatlı pestisitlerin kullanılması sağlık açısından bazı riskler taşır. Diğer taraftan, bu moleküller hava ve güneş ışığı ile karşılaştığında hızla parçalanırlar. Bir tüketici olarak bol ve ucuz besin sağlamaya karşılık ne düzeyde risk almayı kabul edersiniz?

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Enerji Transferi Canlılar enerji gereksinir. Bir hayvan hücresindeki temel biyoenerjetik ilkelerini açıklayan kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız. Enerjinin akışı ve transformasyonu fotosentez yapan bir hücrede hangi açılardan farklıdır? Tartışmanıza ATP'nin rolünü ve enzimleri dahil ediniz.

Önerilen cevaplar için EK A'ya bakınız.

Hücre Solunumu ve Fermentasyon



▲ Şekil 9.1 **Bu yapraklar resimdeki şempanzenin yaşamsal işlerine nasıl güç sağlar?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

9.1 Katabolik yollar organik yakıtları oksitleyerek enerji verir

9.2 Glikoliz glukozu piruvata oksitleyerek kimyasal enerji verir

9.3 Piruvat okside edildikten sonra, sitrik asit döngüsü organik moleküllerin enerji veren oksidasyonunu tamamlar

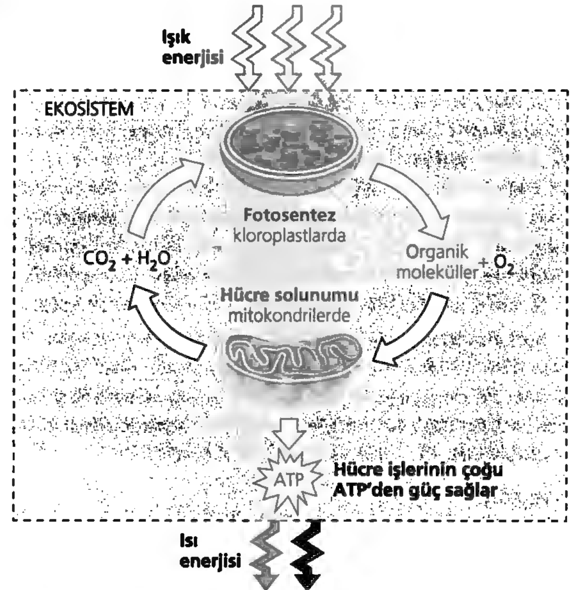
9.4 Oksidatif fosforilasyon sırasında, kemiozmos elektron taşınmasını ATP sentezi ile eşleştirir

9.5 Fermentasyon ve anaerobik solunum hücrelerin oksijen kullanmaksızın ATP üretmesini sağlar

9.6 Glikoliz ve sitrik asit döngüsü çok sayıda başka metabolik yol ile bağlantılıdır

Yaşamak İş Yapmaktır

Canlı hücreler birçok işi -örneğin polimerleri oluşturmak, bileşikleri zarlarından pompalamak, hareket etmek ve üremek- yapabilmek için, dış kaynaklardan enerji elde etmek zorundadırlar. **Şekil 9.1**'deki şempanze, hücreleri için gerekli olan enerjiyi bitkileri yiyerek elde eder; bazı hayvanlar bitkileri yiyen diğer organizmalarla beslenirler. Besinlerin organik moleküllerinde depolanan enerji güneşten gelir. Enerji ekosisteme güneş ışığı olarak girer ve ekosistemden ısı olarak çıkar; buna karşılık canlılık için zorunlu olan kimyasal elementler çevrime uğrar (**Şekil 9.2**). Fotosentez ile oluşturulan oksijen ve organik moleküller, ökaryotların (bitkiler ve algler dahil) mitokondrilerinde hücre solunumu için yakıt olarak kullanılır. Solunum, bu yakıtı yıkar ve ATP üretir. Bu tip solunumun atık ürünleri olan karbon dioksit ve su, fotosentezin hammadeleridir. Bu bölümde, hücrelerin organik moleküllerde depolanmış kimyasal enerjiyi nasıl açığa çıkardığını ve bu enerjiyi hücresel işlerin çoğunu yürüten ATP molekülünü üretmek için nasıl kullandıklarını öğreneceksiniz. Solunum hakkındaki bazı temel ilkelerin sunumundan sonra, solunumdaki üç anahtar yol olan glikoliz, sitrik asit döngüsü ve oksidatif fosforilasyon üzerine odaklanacağız. Aynı zamanda, glikoliz ile eşleşmiş daha basit bir yol olan, derin evrimsel köklere sahip fermentasyonu da gözden geçireceğiz.



▲ Şekil 9.2 **Ekosistemlerdeki enerji akışı ve kimyasalların çevrimi.** Enerji ekosisteme güneş ışığı olarak girer, ısı olarak ekosistemi terkeder. Canlılık için zorunlu olan kimyasal elementler ise çevrime uğrar.



BioFlix 3-D Animasyonları için **www.masteringbiology.com** Karbon Döngüsü Çalışma Alanını ziyaret ediniz.

KAVRAM **9.1**

Katabolik yollar organik yakıtları oksitleyerek enerji verir

Bölüm 8'de öğrendiğiniz gibi, karmaşık organik molekülleri yıkarak, depolanmış enerjiyi açığa çıkaran metabolik yollara katabolik yollar adı verilir. Bu yollarda elektron aktarımı çok önemli rol oynar. Bu bölümde, hücre solunumunun merkezinde yer alan bu süreçleri öğreneceksiniz.

Katabolik Yollar ve ATP Üretimi

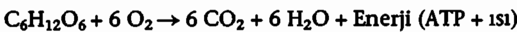
Organik bileşikler, atomları arasındaki bağlarda bulunan elektronların düzenlenişinin sonucu olarak potansiyel enerji taşırlar. Ekzergonik tepkimelere katılan bileşikler yakıt olarak iş görebilirler. Bir hücre, enzimlerinin yardımıyla, potansiyel enerji açısından zengin organik molekülleri sistematik olarak daha az enerjili basit atık ürünlere yıkar. Kimyasal depodan alınan enerjinin bir kısmı iş yapmak için kullanılırken, geri kalanı ısı olarak yayılır.

Fermentasyon, şekerlerin ya da diğer organik yakıtların oksijen kullanmaksızın kısmen yıkıldığı katabolik bir süreçtir. Bununla birlikte, en yaygın ve etkin katabolik yol, organik yakıtın yanı sıra oksijenin bir reaktant olarak kullanıldığı **aerobik solunum**dur (*aerobik* sözcüğü Yunanca'daki *aer* = hava ve *bios* = canlı sözcüklerinden türetilmiştir). Ökaryotik ve prokaryotik organizmalardaki hücrelerin çoğu aerobik solunum yapabilir. Bazı prokaryotlar, oksijen olmaksızın enerji sağlayan benzer bir süreçte reaktant olarak oksijenden farklı bileşikler kullanırlar; bu süreç *anaerobik solunum* olarak adlandırılır (*an*- öneki "olmaksızın" anlamını taşır). Teknik olarak **hücre solunumu** terimi hem aerobik hem de anaerobik süreçleri kapsar. Bununla birlikte bu terim, bir hayvanın nefes alırken oksijen kullanması anlamındaki organizmal solunum ile ilişkisinden ötürü, başlangıçta aerobik solunumun eşanlamlısı olarak kullanılmıştır. Dolayısıyla, bu bölümde aerobik süreç terimi, hücre solunumu yerine kullanılmıştır.

Mekanizmaları çok farklı olmakla birlikte, aerobik solunum ilkesel olarak bir otomobil motorunda yakıt (hidrokarbonlar) ile oksijenin karışmasından sonra benzinin yanmasına benzer. Besinler solunumun yakıtı, karbon dioksit ve su ise atıklarıdır. Bu süreç aşağıdaki gibi özetlenebilir:



Karbohidratlar, yağlar ve proteinler yakıt olarak işlenip, tüketilebildikleri halde, hücre solunumu basamaklarını glukoz şekerin ($C_6H_{12}O_6$) yıkımını izleyerek öğrenmek gelenek olmuştur:



Hücreler çoğunlukla yakıt olarak glukozu kullanırlar; besinlerde bulunan diğer organik moleküller, bölüm sonunda tartışılacaktır.

Glukozun yıkımı, yıkılan her glukoz molü başına -686 kcal (-2,870 kJ)'lük serbest enerji değişikliği ile gerçekleşen ekzergonik bir süreçtir (ΔG = -686 kcal/mol). Hatırlayacağınız gibi, negatif ΔG kimyasal sürecin ürünlerinin reaktantlardan daha az enerji depoladığını ve reaksiyonun enerji girdisi olmaksızın, kendiliğinden gerçekleştiğini gösterir.

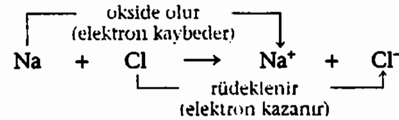
Katabolik yollar kamçı hareketini, çözünenlerin zarlardan pompalanmasını, monomerlerin polimerize edilmesini ve diğer hücre işlerini doğrudan gerçekleştirmezler. Katabolizma ile iş, kimyasal bir mil görevi yapan ATP aracılığı ile birbirlerine bağlanır (Bölüm 8). Hücre, iş yapmayı sürdürebilmek için, ADP ve Ⓟi'dan yeniden ATP oluşturmak zorundadır (bakınız Şekil 8.11). Hücre solunumunun bunu nasıl başardığını anlamak için oksidasyon ve redüksiyon olarak bilinen kimyasal süreci incelememiz gerekir.

Redoks Tepkimeleri: Oksidasyon ve Redüksiyon

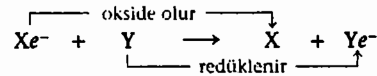
Glukoz ve diğer yakıtları parçalayan katabolik yollar nasıl enerji verir? Bu sorunun yanıtı kimyasal tepkimeler sırasındaki elektron aktarımlarındadır. Elektronların yer değiştirmesi organik moleküllerde depolanmış enerjiyi açığa çıkarır ve bu enerji ATP sentezinde kullanılır.

Redoksun Prensibi

Birçok kimyasal tepkimede bir reaktanttan diğerine bir ya da daha fazla elektron (e^-) aktarımı yer alır. Bu elektron aktarımları oksidasyon-redüksiyon ya da kısaca **redoks tepkimeleri** olarak adlandırılır. Bir redoks tepkimesinde bir bileşiğin elektron kaybetmesine **oksidasyon**, bir başka bileşiğe elektronların eklenmesine ise **redüksiyon** denir. (Elektron eklenmesi *redüksiyon* olarak adlandırılır; çünkü bir atoma eklenen elektronlar bu atomun pozitif yükünün miktarını *azaltır*.) Biyolojik olmayan basit bir örnek olarak sodyum (Na) ve klor (Cl) elementlerinin sofra tuzu oluşturma tepkimesini inceleyelim:

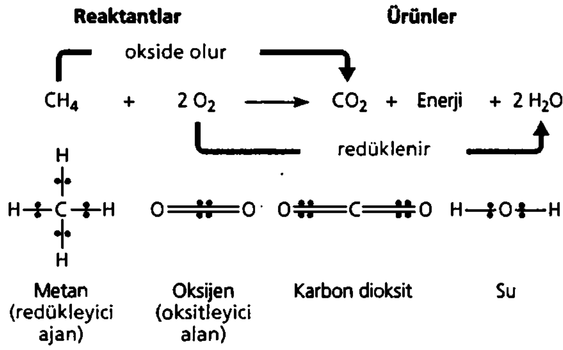


Redoks tepkimesini şu şekilde basitleştirebiliriz:



Genelleştirilmiş tepkimedeki elektron vericisi olan Xe^- bileşiği **redükleyici ajan** olarak adlandırılır ve verilen elektronları kabul eden Y bileşiğini redükler. Elektronları kabul eden Y bileşiği ise **oksitleyici ajan**dır ve Xe^-'den elektronları uzaklaştırarak onu oksitler. Elektron aktarımı hem bir verici hem de bir alıcı gerektirdiğinden, oksidasyon ile redüksiyon daima birlikte gerçekleşir.

Redoks tepkimelerinin hepsi bir bileşikten diğerine elektron aktarımı içermez; bazı redoks tepkimeleri kovalent bağ-



▲ **Şekil 9.3 Enerji-veren redoks tepkimelerine bir örnek olarak metanın yanması.** Bu tepkime çevreye enerji salar; çünkü elektronlar eşit olmayan biçimde paylaşıldıkları ve oksijen gibi elektronegatif atomlar etrafında daha uzun zaman geçirdikleri için potansiyel enerji kaybederler.

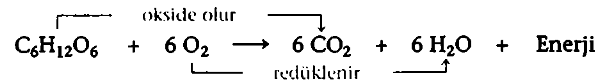
lardaki elektron paylaşımının derecesini değiştirir. **Şekil 9.3**'te gösterilen metan ile oksijen arasındaki tepkime buna ait bir örnektir. Bölüm 2'de açıklandığı gibi, metandaki kovalent elektronlar bağ atomları arasında hemen hemen eşit şekilde paylaşılır; çünkü bağa katılan karbon ve hidrojen atomları valans elektronlarına karşı aynı afiniteye sahiptir, yani her ikisi de eşit oranda elektronegetiftir. Ancak metan oksijen ile karbon dioksit oluşturmak üzere tepkimeye girdiğinde, karbon atomu ile onun yeni partneri olan çok elektronegatif oksijen atomu arasında daha az eşit bir elektron paylaşımı gerçekleşir. Karbon atomu paylaşılan elektronları kısmen "kaybetmiş" ve dolayısıyla, metan oksitlenmiştir.

Şimdi reaktant olan O_2'nin akıbetini inceleyelim. Oksijen molekülünün (O_2) iki atomu elektronlarını eşit olarak paylaşır. Ancak oksijen metandaki hidrojen ile su oluşturacak şekilde tepkimeye girdiğinde, kovalent bağlardaki elektronlar oksijenin yakınında daha fazla zaman geçirirler (bakınız Şekil 9.3). Sonuç olarak, her oksijen atomu kısmen elektron "kazanmış" ve oksijen molekülü redüklenmiş olur. Oksijen çok elektronegatif olduğu için, en güçlü oksitleyici ajanlardan biridir.

Büyük bir topu yokuş yukarı itmek için enerjiye ihtiyaç olmasına benzer şekilde, bir atomdan bir elektronu uzaklaştırmak için de enerji eklemek gerekir. Bir atom ne kadar elektronegatif ise (elektronları ne kadar güçlü çekiyorsa), elektronu ondan uzaklaştırmak için o kadar fazla enerji gerekir. Bir elektron daha az elektronegatif olan bir atomdan, daha çok elektronegatif olan atoma doğru kaydığında, topun yokuş aşağı yuvarlanmasına benzer şekilde, potansiyel enerji kaybeder. Metanın yanmasında (oksidasyonunda) olduğu gibi, bir redoks tepkimesi elektronları oksijene daha fazla yaklaştırır ve dolayısıyla iş yapmada kullanılabilen kimyasal enerji açığa çıkarır.

Organik Yakıt Moleküllerinin Hücre Solunumu Sırasında Oksidasyonu

Metanın oksijenle oksidasyonu, doğalgazlı bir ocakta gerçekleşen yanma tepkimesidir. Bir otomobil motorunda benzinin yanması da bir redoks tepkimesidir; açığa çıkan enerji pistonları iter. Ancak biyologların en çok ilgilendiği enerji-veren redoks süreci solunum yani besindeki glukoz ve diğer besin moleküllerinin oksidasyonudur. Hücre solunumunun özet denklemini yeniden incelerken, bu kez onun bir redoks süreci olduğunu düşünün:



Metan ya da benzinin yanmasında olduğu gibi, yakıt (glukoz) oksitlenir, oksijen indirgenir. Elektronlar potansiyel enerji kaybeder ve enerji açığa çıkar.

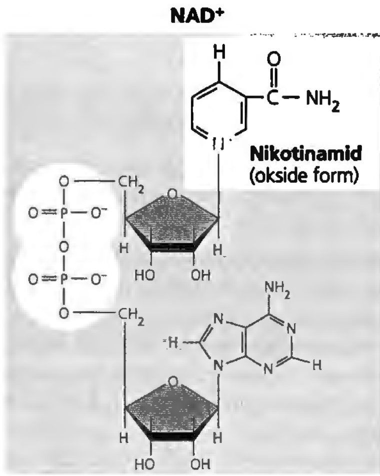
Genellikle, çok sayıda hidrojen içeren organik moleküller mükemmel yakıtlardır; çünkü bunların bağları, oksijene aktarıldıklarında enerji gradiyentinin aşağısına doğru "düşerken" enerji açığa çıkaran, "yokuşun tepesindeki" elektron kaynağı niteliğindedir. Solunumu özetleyen denklem hidrojenin glukozdan oksijene aktarıldığını göstermektedir. Ancak denklemde açıkça görülmeyen önemli nokta, hidrojenin (elektronu ile birlikte) oksijene aktarılmasıyla elektronun enerji statüsünün değişmesidir. Solunum sırasındaki glukoz oksidasyonu, elektronları daha düşük enerjili duruma aktarır ve ATP sentezi için yeterli enerji açığa çıkarır.

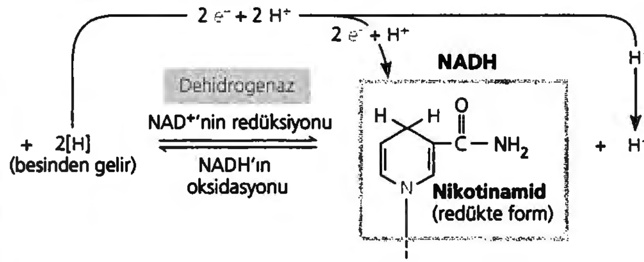
Enerji-veren temel besinler olan karbohidratlar ve yağlar, hidrojen ile birarada olan elektronların yedek deposudur. Elektronların daha düşük bir enerji düzeyine geçişini engelleyen tek şey aktivasyon enerjisi engelidir (bakınız Şekil 8.12). Bu engelin olmaması durumunda, glukoz gibi bir besin bileşiği derhal O_2 ile birleşirdi. Glukozu ateşleyerek, aktivasyon enerjisi sağladığımızda, her glukoz molü (yaklaşık 180 g) 686 kcal (2,870 kJ) ısı açığa çıkararak yanar. Hiç kuşkusuz, vücut sıcaklığı yanmayı başlatabilecek kadar yüksek değildir. Ancak, bir miktar glukoz yediğinizde, hücrelerinizdeki enzimler aktivasyon enerjisi engelini düşürecek ve şekerin adım adım okside edilmesine izin verecektir.

NAD$^+$ ve Elektron Taşıma Zinciri Aracılığı ile Adım Adım Enerji Eldesi

Eğer bir yakıttaki enerji bir anda açığa çıkarılırsa, bu enerji iş yapmak için etkinlikle kullanılamaz. Örneğin, benzin deposunun infilâk etmesi, arabayı çok uzağa götüremez. Hücre solunumu da glukozu tek bir basamakta oksitlemez. Bunun yerine glukoz ve diğer organik yakıtlar her biri bir enzim tarafından katalizlenen basamaklarda yıkılırlar. Bazı anahtar basamaklarda glukozdan elektronlar koparılır. Oksidasyon tepkimelerinde genellikle her elektron bir proton ile birlikte -bir hidrojen atomu halinde- yolculuk eder. Ancak bu hidrojen atomları doğrudan doğruya oksijene aktarılmazlar. Bu hidrojenler genellikle ilk olarak **NAD$^+$** (niasin vitamininin türevi olan nikotinamid adenin dinükleotid) adı verilen bir koenzime aktarılırlar. NAD$^+$ elektron taşıyıcısı olmaya çok uygundur; çünkü kolayca okside (NAD$^+$) ve redükte (NADH) hale dönüşebilir. Bir elektron akseptörü olan NAD$^+$, solunum sırasında oksitleyici ajan olarak işlev yapar.

NAD$^+$, glukoz ve diğer organik moleküllerden gelen elektronları nasıl yakalar? Dehidrogenazlar adı verilen enzimler, substrattan (bu örnekte glukozdan) bir çift hidrojen atomu





◄ **Şekil 9.4 Elektron mekiği olarak NAD⁺.** NAD⁺'nin açık adı nikotinamid adenin dinükleotid olup, bu isim onun yapısını açıklar. Bu molekül, fosfat gruplarından birbirine bağlanmış iki nükleotid içerir (sarı renkte gösterilmiştir). (Nikotinamid, DNA ya da RNA'da yer almayan, azotlu bir bazdır; bkz. Şekil 5.26.) Besindeki organik bir molekülden 2 elektron ve bir protonun (H⁺) enzimatik olarak NAD⁺ye aktarımı onu NADH'ye redükler; ikinci proton (H⁺) serbest bırakılır. Besinlerden uzaklaştırılan elektronların çoğu önce NAD⁺ ye aktarılırlar.

(2 elektron ve 2 proton) uzaklaştırarak onu okside ederler. Enzim iki elektronu bir proton ile birlikte kendi koenzimine, yani NAD⁺'ye verir (**Şekil 9.4**). Diğer proton, hidrojen iyonu (H^+) halinde çevredeki çözeltiye bırakılır.

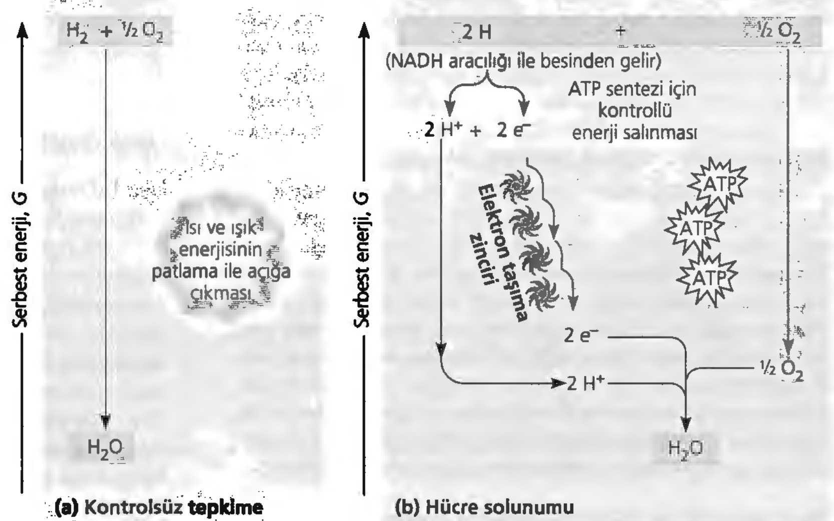


$$H{-}\overset{|}{\underset{|}{C}}{-}OH + NAD^+ \xrightarrow{\text{Dehidrogenaz}} \overset{|}{\underset{|}{C}}{=}O + NADH + H^+$$

Okside formdaki NAD⁺ pozitif yük taşıdığı halde, redükte formu olan NADH elektriksel olarak nötrdür. İki adet negatif yüklü elektrona karşılık sadece bir tane pozitif yüklü proton kazanan NAD⁺ NADH'a redüklendiğinde, yükü nötralize olur. NADH'ın adı tepkimede kazanılan hidrojeni göstermektedir. NAD⁺ elektronları kabul ettiği için, bir elektron alıcısıdır (oksitleyici ajanın eşanlamlısı). NAD⁺ hücre solunumundaki en değişmez elektron alıcısı olup, glukoz yıkımı sırasında birçok redoks basamağında görev alır.

Elektronlar glukozdan NAD⁺'ye aktarıldıklarında, sahip oldukları potansiyel enerjinin çok azını kaybederler. Solunum sırasında oluşturulan her NADH molekülü, elektronların NADH'dan oksijene "düşüşü" tamamlandığında ATP yapmak üzere yakalanabilecek, depolanmış enerjiyi temsil eder.

Glukozdan uzaklaştırılan ve NADH'da potansiyel enerji olarak depolanan elektronlar sonunda oksijene nasıl ulaşırlar? Bu soru hücre solunumunun redoks kimyasını, çok daha basit bir tepkime olan hidrojen ile oksijenin su oluşturmak üzere birleştiği tepkime ile karşılaştırmamıza yardımcı olur (**Şekil 9.5a**). H_2 ile O_2 karıştırılıp, aktivasyon enerjisi için bir kıvılcım sağlanırsa, bu gazlar patlama ile birleşir. Aslına bakılırsa, uzay mekiği fırlatıldıktan sonra yörüngeye doğru itilmesi için makinelerine güç sağlayan olay, sıvı H_2'nin O_2 ile yakılmasıdır. Bu patlama elektronların elektronegatif oksijen atomlarının daha yakınına "düşmeleriyle" açığa çıkan enerjiyi temsil eder. Hücre solunumu da hidrojen ve oksijeni su oluşturmak üzere biraraya getirir; ancak bu olaylar arasında iki önemli fark vardır. Birincisi, hücre solunumunda oksijen ile tepkimeye giren hidrojen H_2'den değil, organik moleküllerden kaynaklanır. İkincisi ise, so-



▲ **Şekil 9.5 Elektron taşıma zincirine genel bakış. (a)** Hidrojen ile oksijenin tekbasamaklı ekzergonik su oluşturma tepkimesi ısı ve ışık formunda çok miktarda enerji açığa çıkarır: Bu tepkime patlama şeklinde cereyan eder. **(b)** Hücre solunumunda aynı tepkime aşamalı olarak cereyan eder: Bir elektron taşıma zinciri, bu tepkimedeki elektronların "düşüşünü" bir dizi küçük basamağa böler ve açığa çıkan enerjinin bir kısmını ATP yapımında kullanılmak üzere depolar. (Enerjinin geri kalanı ısı olarak açığa çıkarılır.)

lunum elektronların oksijene düşüşünü enerji-veren çeşitli basamaklara bölen bir **elektron taşıma zinciri** kullanır (**Şekil 9.5b**). **Elektron taşıma zinciri**, ökaryotik hücrelerin mitokondri iç zarına, aerobik solunum yapan prokaryotların ise plazma zarına yerleşmiş, çoğu protein olan çok sayıda molekülden oluşur. Glukozdan uzaklaştırılan elektronlar NADH tarafından, zincirin yüksek-enerjili ucu olan "tepe" noktasına yüklenirler. Düşük-enerjili "alt" uçta ise, bu elektronlar ve hidrojen çekirdekleri (H^+) oksijen tarafından yakalanır ve su oluşur.

NADH'dan oksijene elektron aktarımı, –53 kcal/mol (–222 kJ/mol)'lük serbest enerji değişimine sahip, ekzergonik bir tepkimedir. Bu enerji tek bir patlama basamağında açığa çıkarılarak boşa harcanmak yerine, elektronlar nihai elektron alıcısı olan ve elektronlara karşı çok büyük afinite gösteren oksijene ulaşana kadar, her basamakta küçük miktarda enerji kaybedecek şekilde, zincir boyunca bir molekülden diğerine akarlar. Zincirde bir altta bulunan taşıyıcı kendisinden bir önceki komşusundan daha elektronegatif olduğundan ötürü, okside etme kapasitesindedir. Zincirin en altında ise oksijen vardır. Dolayısıyla, NAD^+ tarafından glukozdan uzaklaştırılan elektronlar, elektron taşıma zincirindeki enerji gradiyentinin aşağısına doğru düşerek, elektronegatif oksijen atomu içindeki çok daha kararlı olan yerlerine ulaşırlar. Diğer bir deyişle, yerçekiminin objeleri aşağı doğru çekmesi gibi, oksijen de elektronları enerji verecek şekilde, zincirin altına doğru çeker.

Özetleyecek olursak, hücre solunumu sırasında elektronların çoğu glukoz → NADH → elektron taşıma zinciri → oksijen rotasını izleyerek, "yokuş aşağı" hareket eder. Bu bölümün bundan sonraki kısmında ekzergonik elektron düşüşü ile açığa çıkan enerjinin ATP üretmek üzere hücre tarafından nasıl kullanıldığını öğreneceksiniz. Şimdi hücre solunumunun temel redoks mekanizmasını tamamladığımıza göre, artık organik yakıtlardan enerji elde etme sürecinin tamamını incelemeye geçebiliriz.

Hücre Solunumunun Aşamaları: Ön Sunu

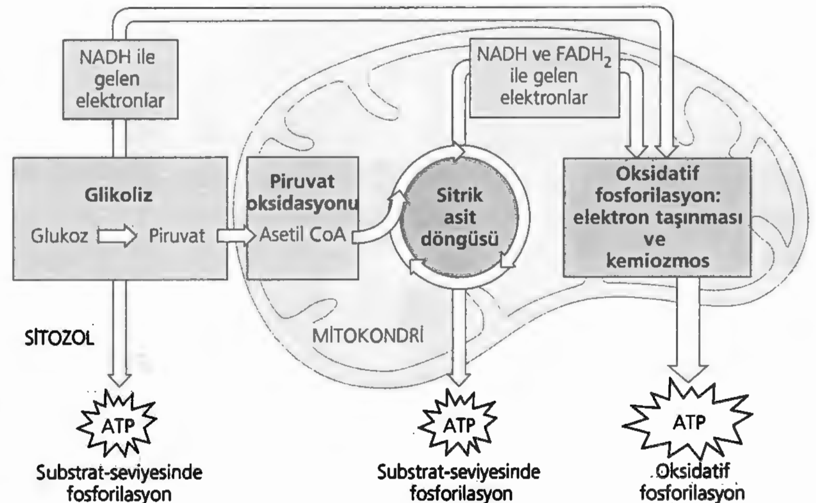
Hücre solunumu ile glukozdan enerji eldesi üç metabolik aşamanın birlikte gerçekleştirdiği bir işlevdir:

1. Glikoliz (bölüm içindeki renk kodu yeşil)
2. Piruvat oksidasyonu ve sitrik asit döngüsü (renk kodu somon rengi)
3. Oksidatif fosforilasyon: elektron taşıma ve kemiozmos (renk kodu menekşe)

Biyokimyacılar *hücre solunumu* terimini genellikle 2. ve 3. aşamalar için kullanırlar. Ancak biz buna glikolizi de dahil ettik; çünkü solunum yapan hücrelerin çoğu, sitrik asit döngüsü için başlangıç materyali oluşturmak üzere glikolizi kullanır ve glukozdan enerji özütler.

Şekil 9.6'da şematize edildiği gibi, glikoliz ve piruvat oksidasyonu ile bunları izleyen sitrik asit döngüsü glukoz ve diğer organik yakıtların yıkıldığı katabolik yollardır. Sitozolde gerçekleşen **glikoliz** glukozu iki molekül piruvata yıkarak bu süreci başlatır. Ökaryotlarda piruvat mitokondriye girer ve **sitrik asit döngüsü**ne giren asetil CoA adı verilen bileşiğe dönüşür. Burada glukozun karbon diokside yıkımı tamamlanır. (Prokaryotlarda bu bu süreç sitozolde gerçekleşir.) Dolayısıyla, solunumla üretilen karbon dioksit, okside edilmiş organik molekül parçalarını temsil eder.

Glikoliz ve sitrik asit döngüsünün bazı basamakları redoks tepkimeleridir ve bu tepkimelerde dehidrogenazlar substratlardan gelen elektronları NADH oluşturacak şekilde NAD^+'ye aktarırlar. Solunumun üçüncü aşamasında elektron taşıma zinciri ilk iki aşamanın yıkım ürünlerinden (çoğunlukla NADH aracılığı ile) gelen elektronları kabul eder ve bunları bir molekülden diğerine aktarır. Zincirin sonunda bu elektronlar moleküler oksijen ve hidrojen iyonları (H^+)



▶ **Şekil 9.6 Hücre solunumuna genel bakış.** Glikoliz sırasında her glukoz molekülü iki molekül piruvata yıkılır. Burada görüldüğü gibi, ökaryotik hücrelerde piruvat mitokondriye girer ve burada asetil CoA'ya okside edilir. Asetil CoA ise sitrik asit döngüsünde CO_2'ye kadar daha ileri oksidasyona uğrar. NADH ve buna benzer bir koenzim olan $FADH_2$ glukozdan uzaklaştırılan elektronları mitokondri iç zarında yer alan elektron taşıma zincirlerine aktarılırlar. (Prokaryotlardaki elektron taşıma zincirleri plazma zarına yerleşmiştir.) Oksidatif fosforilasyon sırasında, elektron taşıma zincirleri kimyasal enerjiyi ATP sentezi için kullanılabilecek bir forma dönüştürürler. Bu süreç kemiozmos olarak adlandırılır.



BioFlix 3-D Animasyonları için **www.masteringbiology.com** Hücre Solunumu Çalışma Alanını ziyaret ediniz.

ile birleşerek su oluştururlar (bakınız Şekil 9.5b). Zincirin her basamağında açığa çıkarılan enerji mitokondrinin (ya da prokaryotik hücrenin) ADP'den ATP yapabileceği bir forma dönüştürülür. Bu şekildeki ATP sentezi **oksidatif fosforilasyon** olarak adlandırılır; çünkü bu sentez elektron taşıma zincirinin redoks tepkimlerinden güç sağlar.

Ökaryotik hücrelerde mitokondri iç zarı, elektron taşınması ve kemiozmosun yer aldığı kısımdır. Bu iki süreç oksidatif fosforilasyonu oluşturur. (Prokaryotlarda bu süreçler plazma zarında gerçekleşir.) Oksidatif fosforilasyon, solunumla üretilen ATP'nin hemen hemen %90'ından sorumludur. ATP'nin küçük bir kısmı glikoliz ve sitrik asit döngüsünün birkaç tepkimesinde **substrat seviyesinde fosforilasyon** adı verilen bir mekanizma ile sentezlenir (**Şekil 9.7**). Bu şekildeki ATP sentezi bir fosfat grubunun bir substrattan enzimatik olarak ADP'ye aktarılması ile gerçekleşir. Oksidatif fosforilasyonda ise, inorganik fosfat ADP'ye eklenir. Burada sözü edilen "substrat molekülü" glukoz katabolizması sırasında oluşturulan bir intermediyeri ifade eder.

Solunum ile karbon dioksit ve suya yıkılan her glukoz molekülü için hücre her biri 7.3 kcal/mol enerjiye sahip yaklaşık 32 adet ATP molekülü yapar. Solunum, tek bir glukoz molekülündeki enerji bankasından (686 kcal/mol) hücre işlerinde harcanması çok daha pratik olan ATP miktarındaki küçük değişiklikleri karşılamak üzere nakit çeker.

Bu ön sunu, size glikoliz, sitrik asit döngüsü ve oksidatif fosforilasyonun hücre solunumu sürecine nasıl dahil olduğunu tanıttı. Şimdi artık solunumun bu üç aşamasının her birine daha yakından bakmaya hazırız.

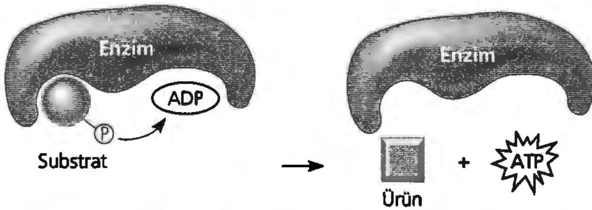
KAVRAM KONTROLÜ 9.1



1. Aerobik ve anaerobik solunumu karşılaştırarak farklarını belirtiniz.
2. EĞER ÖYLE İSE? Aşağıdaki redoks tepkimesi gerçekleşseydi, hangi bileşik okside olacak, hangisi redüklenecekti?

$$C_4H_6O_5 + NAD^+ \longrightarrow C_4H_4O_5 + NADH + H^+$$

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 9.7 Substrat-seviyesinde fosforilasyon.** ATP'lerin bir kısmı bir fosfat grubunun organik bir substrattan ADP'ye enzimatik olarak doğrudan aktarılmasıyla, sentezlenir. (Glikolizdeki örnekler için, Şekil 9.9'daki 7. ve 10. basamaklar.)

BAĞLANTI KUR *Sayfa 149'daki Şekil 8.8'i gözden geçiriniz. Yukarıda gösterilen tepkimede reaktantlar mı yoksa ürünler mi daha yüksek potansiyel enerjiye sahiptir? Açıklayınız.*

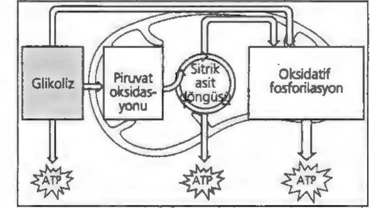
KAVRAM 9.2

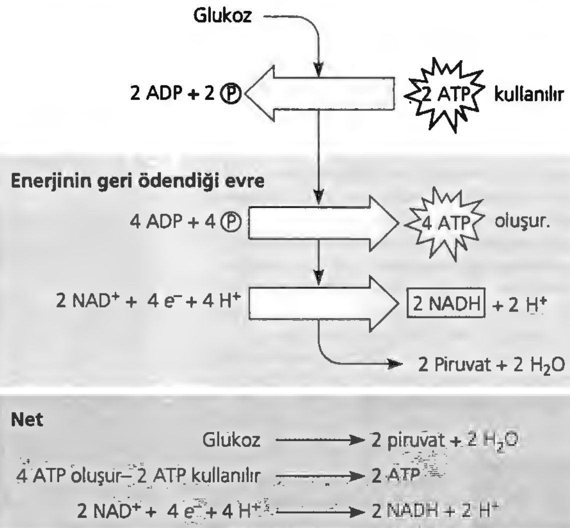
Glikoliz glukozu piruvata oksitleyerek kimyasal enerji verir

Glikoliz sözcüğü "şeker parçalanması" anlamına gelir ve bu metabolik yolda gerçekleşen olay tam olarak budur. Altı-karbonlu bir şeker olan glukoz, üç-karbonlu iki şekere yıkılır. Bu küçük şekerler daha sonra okside edilir ve geriye kalan atomlar iki molekül piruvat oluşturmak üzere, yeniden düzenlenirler. (Piruvat üç karbonlu bir asit olan piruvik asidin iyonlaşmış formudur.)

Şekil 9.8'de özetlendiği gibi, glikoliz iki evreye ayrılabilir: enerji harcanan evre ve geri ödeme yapılan evre. Enerji harcanan evrede hücre ATP harcar. Bu harcama, enerjinin geri ödendiği evrede, substrat-seviyesinde fosforilasyon ile üretilen ATP ve glukozun oksidayonundan açığa çıkan elektronların NAD^+'yı NADH'ya redüklemesiyle üretilen ATP aracılığı ile yeniden kazanılır. Glikolizin net enerji verimi, glukoz molekülü başına 2 ATP ve 2 NADH'dır. **Şekil 9.9**'da glikolizin on basamağı görülmektedir.

Başlangıçta glukozda bulunan bütün karbonlar iki molekül piruvattaki karbonlardan sorumludur ve glikoliz sırasında hiçbir karbon CO_2 olarak açığa çıkmaz. Glikoliz O_2 bulunsa da, bulunmasa da cereyan eder. Ancak, eğer oksijen *varsa*, piruvat ve NADH'da depolanmış kimyasal enerji, piruvat oksidasyonu, sitrik asit döngüsü ve oksidatif fosforilasyon ile açığa çıkarılır.





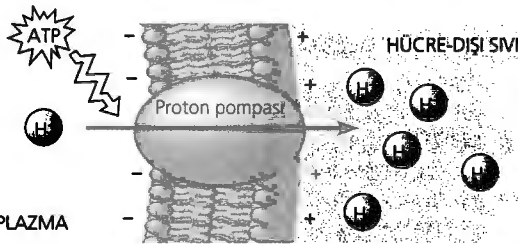
▲ **Şekil 9.8 Glikolizdeki enerji girdisi ve çıktısı.**

reketi üzerine etkisi). Bir iyon üzerine etki eden bu güçler **elektrokimyasal gradiyent** olarak adlandırılır.

İyonlar söz konusu olduğunda, pasif taşıma kavramını netleştirmemiz gerekir: Bir iyon *konsantrasyon* gradiyentinin aşağısına doğru basitçe difüze olmaz, kendi *elektrokimyasal* gradiyentinin aşağısına doğru difüze olur. Örneğin istirahat halindeki bir sinir hücresi içindeki Na^+ konsantrasyonu hücre dışına göre çok daha düşüktür. Sodyum iyonları elektrokimyasal gradiyentin aşağısına doğru "düşer". Bu düşüş Na^+'un konsantrasyon gradiyenti ve zarın negatif yüzünün (iç taraf) bu katyonlara karşı gösterdiği çekim tarafından yürütülür. Bu örnekte, elektriksel ve kimyasal etmenlerin ikisi de elektrokimyasal gradiyent üzerine aynı yönde etki etmekle birlikte, durum her zaman böyle değildir. Zar potansiyelinden kaynaklanan elektriksel güçlerin, bir iyonun konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru basit difüzyonla geçmesine karşı geldiği durumlarda, aktif transport zorunlu hale gelir. Bölüm 48'de sinir impulslarının iletiminde elektrokimyasal gradiyentlerin ve zar potansiyellerinin önemini öğreneceksiniz.

İyonları aktif olarak aktaran bazı zar proteinleri, zar potansiyeline katkıda bulunur. Buna ait bir örnek sodyum-potasyum pompasıdır. Şekil 7.18'deki pompanın bir Na^+ iyonuna karşılık bir K^+ aktarmadığına, hücre içine pompalanan her iki potasyum iyonuna karşılık, üç tane sodyum iyonunu hücreden dışarı pompaladığına dikkat ediniz. Pompanın her döngüsünde sitoplazmadan hücre dışı sıvıya net olarak bir tane pozitif yük aktarılır. Bu süreç, voltaj halinde enerji depolar. Zarın iki yüzeyi arasında voltaj oluşturan taşıyıcı protein, **elektrojenik pompa** olarak adlandırılır. Hayvan hücrelerindeki temel elektrojenik pompanın sodyum-potasyum pompası olduğu görülmektedir. Bitkiler, bakteriler ve funguslardaki en önemli elektrojenik pompa ise protonları (hidrojen iyonları, H^+) aktif olarak hücre dışına pompalayan **proton pompasıdır**. H^+iyonlarının pompalanması, sitoplazmadan hücre dışı çözeltiye pozitif yük aktarır (**Şekil 7.20**).

Elektrojenik pompalar zarın iki yüzü arasında voltaj oluşturarak, hücresel iş için kullanılabilen enerjiyi depolarlar. Hücredeki proton gradiyentlerinin önemli kullanımlarından biri, Bölüm 9'da göreceğiniz hücre solunumu sırasındaki ATP sentezidir. Diğer bir zar trafiği ise kotransport adını alır.

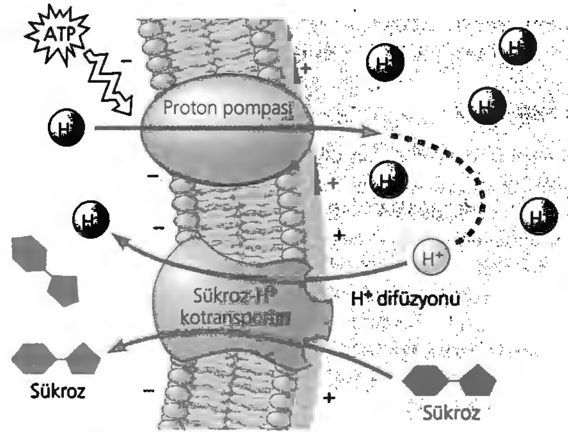


▲ **Şekil 7.20 Proton pompası.** Proton pompaları zarın iki tarafı arasında voltaj (yük ayrımı) yaratarak enerji depolayan elektrojenik pompalardır. Bir proton pompası hidrojen iyonları halinde pozitif yük aktarır. Voltaj ve H^+ konsantrasyon gradiyenti, diğer süreçleri (örneğin besinlerin alınmasını) sürdüren ikili enerji kaynağını temsil eder. Proton pompalarının çoğu ATP'den güç sağlar.

Kotransport: Zar Proteininin Aracılık Ettiği Birlikte Taşınma

ATP'den güç sağlayan ve özgül bir çözüneni taşıyan tek bir pompa, **birlikte taşıma (kotransport)** olarak adlandırılan bir mekanizma ile başka bazı çözünenleri de dolaylı olarak aktif şekilde taşıyabilir. Zardan pompalanmış bir madde, difüzyon ile geri dönerken, yokuş yukarı pompalanan suyun, aşağı doğru aktığında iş yapışına benzer şekilde, iş yapabilir. Pompadan farklı bir başka taşıyıcı protein (kotransportır), bu bileşiğin "yokuş aşağı" difüzyonunu, ikinci bir bileşiğin kendi konsantrasyon (ya da elektrokimyasal) gradiyentinin zıt yönünde, "yokuş yukarı" taşınmasıyla eşleştirebilir. Örneğin bir bitki hücresi, proton pompaları tarafından oluşturulan H^+ gradiyentini kullanarak amino asitleri, şekerleri ve diğer besinleri aktif taşıma ile hücre içine alabilir. Bir taşıyıcı protein, H^+ iyonlarının geri dönüşünü sükrozun hücre içine taşınmasıyla eşleştirir (**Şekil 7.21**). Bu proteinin sükrozu konsantrasyon gradiyentinin zıt yönünde aktarabilmesi, sükroz molekülünün bir hidrojen iyonu ile birlikte aktarılmasıyla mümkün olabilir. Hidrojen iyonu, taşıyıcı proteini proton pompası tarafından oluşturulan elektrokimyasal gradiyentin aşağısına doğru difüze olmak için bir yol olarak kullanır. Bitkiler sükroz-H^+ kotransportunu, fotosentez ile oluşturulan sükrozu yaprak damarlarındaki hücrelerin içine yüklemek için kullanırlar. Daha sonra bitkinin vasküler dokusu, bu şekeri fotosentetik olmayan organlara (örneğin kökler) dağıtır.

Hayvan hücrelerindeki kotransport proteinleri hakkında bildiklerimiz, gelişen ülkelerde önemli bir sorun olan ishal için daha etkili tedaviler bulmamıza yardımcı olmuştur. Kalın bağırsaktaki atıklar içinde bulunan sodyum normalde geri emilir ve vücuttaki sabit düzeyi korunur; ancak ishal



▲ **Şekil 7.21 Kotransport: konsantrasyon gradiyenti tarafından sürdürülen aktif taşıma.** Buradaki bitki hücresinde bulunan sükroz-H^+ kotransportırı gibi bir taşıyıcı protein, sükroz alımını gerçekleştirmek için H^+'nın elektrokimyasal gradiyentin aşağısına hücre içine doğru difüzyonunu kullanma yeteneğine sahiptir. H^+ gradiyenti, H^+'yı hücre dışında konsantre ederek aktif taşıma için (bu durumda sükroz alımı) potansiyel enerji depolayan ve ATP'den enerji sağlayan proton pompası tarafından korunur. (Hücre duvarı gösterilmemiştir.)

durumunda atıklar hızla vücuttan atıldığı için, geri emilim mümkün olmaz ve sodyum düzeyi hızla düşer. Hayati tehlike oluşturan bu duruma karşı hastalara yüksek derişimde tuz (NaCl) ve glukoz içeren içecek verilir. Çözünenler ince bağırsak hücrelerinin yüzeyindeki sodyum-glukoz transportırları tarafından alınır ve hücreler aracılığı ile kana verilir. Bu basit uygulama dünya çapındaki bebek ölümlerini azaltmıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 7.4

1. Sodyum-potasyum pompaları sinir hücrelerinin plazma zarlarının iki yüzeyi arasında voltaj oluşumuna yardımcı olur. Bu pompalar ATP tüketimi mi yoksa üretimi mi yapar? Açıklayınız.
2. Şekil 7.18'deki sodyum-potasyum pompasının neden bir kotransportır olarak değerlendirilmediğini açıklayınız.
3. BAĞLANTI KUR Kavram 6.4'deki (ss. 106-107) lizozom özelliklerini gözden geçiriniz. Lizozomun iç ortamını göz önünde bulundurarak, lizozom zarında hangi transport proteinini görmeyi beklersiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 7.5

Büyük cisimler plazma zarından ekzositoz ve endositoz ile taşınırlar

Su ve küçük çözünenler ya plazma zarının lipid çift tabakası içinden difüze olarak ya da pompalanarak veya taşıyıcı proteinler tarafından zardan taşınarak, hücreye girer ve hücreden çıkarlar. Proteinler ve polisakkaritler gibi büyük moleküller ve daha büyük partiküller ise genellikle veziküllerin içinde paketlenmeyi içeren bir mekanizma ile zardan geçerler. Aktif taşıma gibi bu süreçler de enerji gereksinir.

Ekzositoz

Bölüm 6'da açıklandığı gibi, belirli biyolojik moleküller veziküllerin plazma zarı ile kaynaşmasıyla hücreden salgılanırlar. Bu işlem **ekzositoz** olarak adlandırılır. Golgi aygıtından tomurcuklanan taşıyıcı vezikül hücre iskeletinin lifleri boyunca hareket ederek, plazma zarına ulaşır. Vezikül zarı ile plazma zarı birbirlerine dokunduğu zaman özgül proteinler her iki zarın lipid moleküllerini yeniden düzenler ve iki zar kaynaşır. Daha sonra vezikülün içeriği hücre dışına dökülür ve vezikül zarı plazma zarının bir parçası haline gelir (bakınız Şekil 7.12, basamak 4).

Salgı hücrelerinin çoğu, ürünlerini hücre dışına çıkarmak için ekzositozu kullanır. Örneğin, pankreas içindeki insülin yapan hücreler bunu ekzositoz ile hücrelerarası sıvıya salgılar. Buna ait bir başka örnek nöronların (sinir hücreleri) diğer nöronları ya da kas hücrelerini uyaran kimyasal habercileri salgılamak için ekzositozu kullanmasıdır. Bitki hücreleri duvar oluştururken, Golgi veziküllerindeki proteinler ve karbohidratlar ekzositoz ile hücrenin dışına taşınır.

Endositoz

Endositoz sırasında hücre, biyolojik molekülleri ve partikül halindeki maddeleri plazma zarından yeni veziküller oluşturarak hücre içine alır. Bu süreçte görev alan proteinler farklı olmakla birlikte, endositozda yer alan olayların ekzositozdakilerin tersine gerçekleşmesi söz konusudur. Plazma zarının küçük bir alanı, bir cep oluşturacak şekilde içeriye doğru çöker. Bu cep derinleştikçe zardan kopar ve hücre dışında bulunan materyali içeren bir vezikül oluşur. Üç tip endositoz vardır: fagositoz ("hücrenin yemesi"), pinositoz ("hücrenin içmesi") ve reseptör-aracılı endositoz. Bu endositoz tiplerini anlamak için **Şekil 7.22**'yi dikkatle inceleyiniz.

İnsan hücreleri zar sentezinde ve diğer steroidlerin sentezinde kullanacakları kolesterolü hücre içine almak için reseptör-aracılı endositozu kullanırlar. Kolesterol kanda, lipidlerle proteinin oluşturduğu kompleks olan düşük dansiteli lipoproteinler (LDLler) halinde taşınır. LDLler plazma zarı üzerindeki LDL reseptörlerine bağlanır ve daha sonra endositoz ile hücre içine girerler. (Dolayısıyla, LDLler **ligandlar** gibi davranırlar. (Ligand terimi bir molekül üzerindeki reseptör bölgeye özgüllükle bağlanan moleküller için kullanılır.) İnsanlarda görülen ve kalıtsal bir hastalık olan ailesel hiperkolesterolemia kandaki kolesterol düzeyinin çok yüksek olmasına neden olur. Bu hastalarda LDL reseptör proteinleri hatalı ya da eksik olduğu için, LDL partikülleri hücre içine giremez. Sonuçta kanda kolesterol birikir ve erken yaşta atherosklerozа (kan damarlarının iç çeperinde yağ birikmesi) neden olur. Bu birikintiler duvarın içeri doğru çıkıntı yapmasına neden olduğu için damarlar daralır ve kan akışı engellenir.

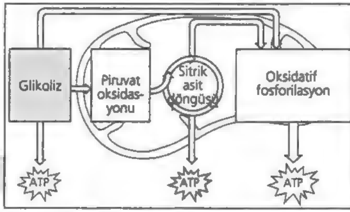
Veziküller sadece çeşitli maddelerin hücre ile onun çevresi arasında taşınmasını sağlamazlar; aynı zamanda plazma zarının yenilenmesi ya da yeniden şekillenmesi için bir mekanizma da sağlarlar. Birçok ökaryotik hücrede endositoz ve ekzositoz sürekli olarak cereyan eder; ancak, büyümeyen bir hücrenin plazma zarı uzun süre oldukça değişmeden kalır. Şurası açık ki, bir süreçle gerçekleştirilen zar ilâvesi, bir başka süreçle kaybedilen zarın yerini doldurmaktadır

Zarları incelerken enerji ve hücresel iş kavramlarını, sürekli olarak vurguladık. Örneğin, aktif taşımanın ATP'den güç sağladığını gördük. Bundan sonraki üç bölümde hücrelerin yaşamsal işleri yapmak için kimyasal enerjiyi nasıl kazandıklarını öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 7.5

1. Hücre büyüdükçe, plazma zarı genişler. Bu durum endositoz ya da ekzositozu içerir mi? Açıklayınız.
2. ÇİZİNİZ Şekil 7.12'ye tekrar bakın ve ekzositozun aracılık ettiği bir süreçle kazanılmış bir plazma zarı parçasını daire içine alın.
3. BAĞLANTI KUR Kavram 6.7'de (ss. 119-120) hayvan hücrelerinin hücre-dışı matriks (HDM) yaptıklarını öğrendiniz. Bir HDM glikoproteininin sentezi ve depolanmasının hangi hücresel yolla gerçekleştiğini açıklayınız.

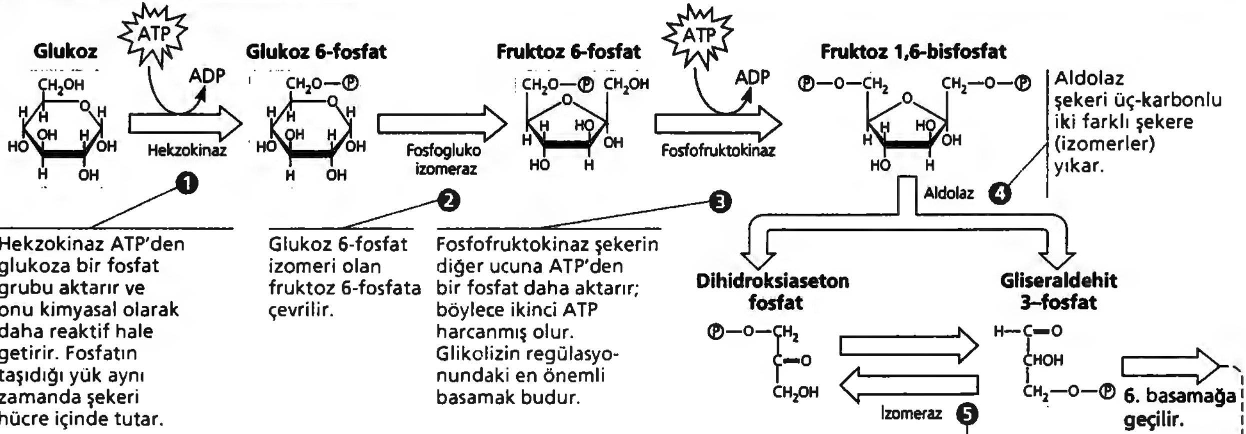
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.



▼ **Şekil 9.9 Glikolize yakından bakış.** Soldaki oryantasyon şeması, glikoliz ile diğer tüm solunum süreçleri arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Glikolizin ATP ve NADH kaynağı olduğuna dikkat ediniz.

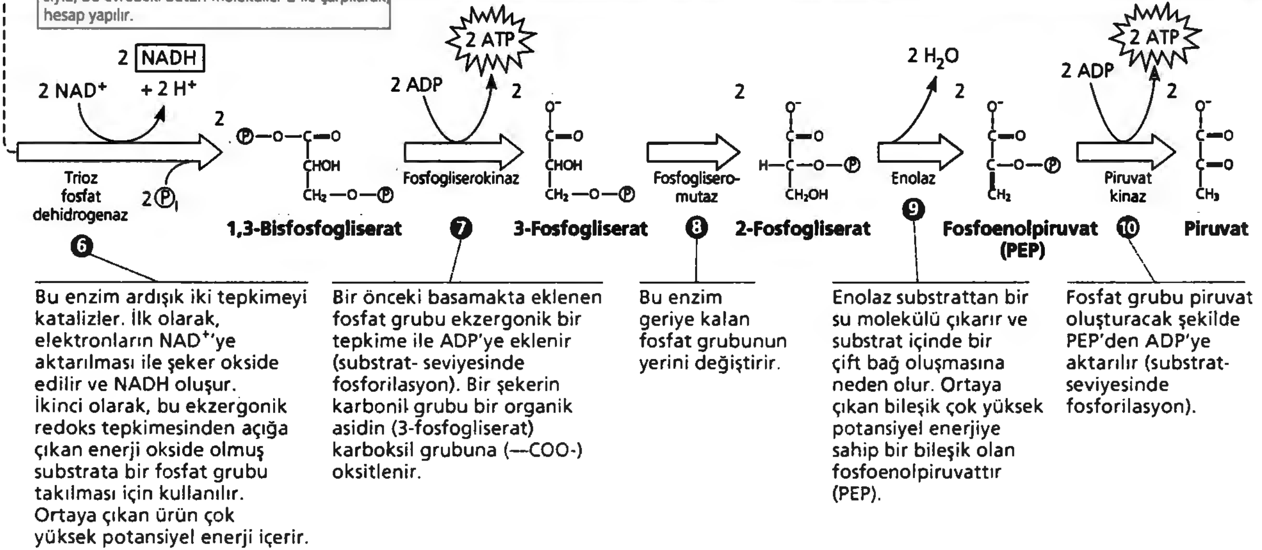
EĞER ÖYLE İSE? ❹. *Basamakta üretilen dihidroksiaseton fosfatı oluşur oluşmaz uzaklaştırırsanız ne olur?*

Glikoliz: Enerji harcama evresi



İzomeraz iki izomer arasındaki geri-dönüşümlü çevrimi katalizler. Bu tepkime asla dengeye ulaşmaz: Gliseraldehit 3-fosfat oluşur oluşmaz bir sonraki (6. basamak) tepkimenin substratı olarak kullanılır.

Glikoliz: Enerjinin geri ödendiği evre



KAVRAM KONTROLÜ 9.2

1. Glikolizdeki redoks tepkimesi (Şekil 9.9'daki 6. basamak) sırasında hangi molekül oksitleyici ajan, hangisi redükleyici ajan olarak etki etmektedir?
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 9.9'daki 3. basamak glikolizin temel regülasyon noktasıdır. Fosfofruktokinaz enzimi ATP ve diğer ilgili moleküller tarafından allosterik olarak düzenlenir (bakınız Kavram 8.5, s.158). Glikolizin net sonucunu dikkate alarak, ATP'nin bu enzimin aktivitesini inhibe etmesini mi yoksa uyarmasını mı beklersiniz? (*İpucu*: ATP'yi enzimin substratı olarak değil, allosterik regülatör olarak değerlendiriniz.)

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

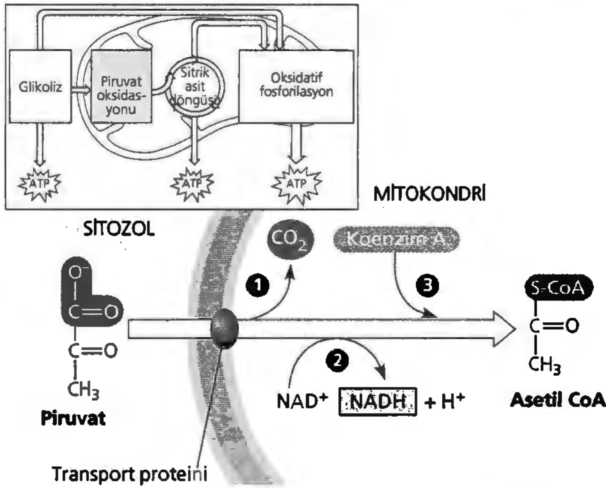
KAVRAM **9.3**

Piruvat okside edildikten sonra, sitrik asit döngüsü organik moleküllerin enerji veren oksidasyonunu tamamlar

Glikoliz hücrelerin glukozdan açığa çıkarabileceği kimyasal enerjinin dörtte birinden azını açığa çıkarır; enerjinin büyük kısmı iki adet piruvat molekülünde depolanmış halde kalır. Eğer moleküler oksijen varsa, piruvat, ökaryotik hücrelerde glukoz oksidasyonunun tamamlandığı yer olan mitokondriye girer. (Prokaryotik hücrelerde bu süreç sitozolde gerçekleşir.)

Piruvatın Asetil-CoA'ya Oksidasyonu

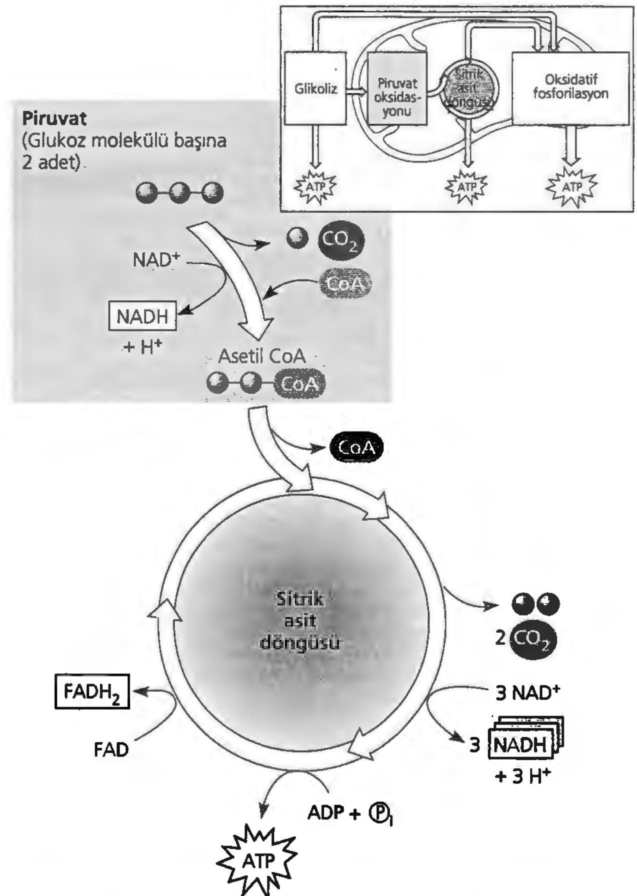
Aktif taşıma ile mitokondriye giren piruvat ilk önce asetil koenzim A (**asetil CoA**) adlı bileşiğe dönüştürülür (**Şekil 9.10**). Glikoliz ile sitrik asit döngüsü arasındaki bağlantıyı kuran bu basamak, üç adet tepkimeyi katalizleyen bir çoklu-enzim kompleksi tarafından katalizlenir: ❶ Tamamen okside halde olan ve bu nedenle az miktarda kimyasal enerji içeren piruvatın karboksil grubu ($-COO^-$) uzaklaştırılır ve CO_2 açığa çıkar. (Solunum sırasında CO_2 açığa çıkarılan ilk basamak budur) ❷ Geriye kalan iki-karbonlu kısım okside edilerek asetat (CH_3COO^-, asetik asidin iyonize formu) oluşturur. Koparılan elektronlar bir enzim aracılığı ile NAD^+'ye aktarılarak, NADH formunda enerji depolanır. ❸ Son olarak, B vitamininden türemiş ve kükürt içeren bir bileşik olan koenzim A (CoA) kükürt atomu aracılığı ile asetata bağlanır ve yüksek potansiyel enerjiye sahip asetil CoA oluşur. Diğer bir deyişle, düşük-enerjili ürünler oluşturacak asetil CoA tepkimesi yüksek derecede ekzergoniktir. Bu moleküldeki asetil grubu, daha fazla okside edilmek üzere sitrik asit döngüsüne girer.



▲ **Şekil 9.10 Piruvatın asetil CoA'ya oksidasyonu: Sitrik asit döngüsünden önceki basamak.** Piruvat elektrik yükü taşıyan bir molekül olduğu için, ökaryotik hücrelerde aktif taşıma aracılığı ile mitokondriye girmek zorundadır ve bir taşıyıcı proteinin yardımını gereksinir. Daha sonra çeşitli enzimlerden oluşan bir kompleks (piruvat dehidrogenaz kompleksi) metin içinde numaralarla gösterilmiş olan üç basamağı katalizler. Asetil CoA'nın asetil grubu sitrik asit döngüsüne girer. CO_2 hücre dışına difüze olur. Koenzim A bir moleküle bağlı olduğunda, S-CoA kısaltması ile gösterilir. S harfi kükürt atomunu belirtir.

Sitrik Asit Döngüsü

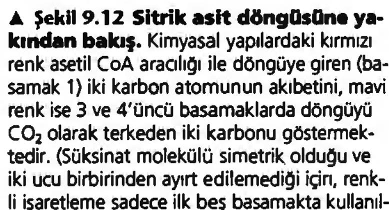
Trikarboksilik asit döngüsü olarak da adlandırılan sitrik asit döngüsü, 1930'larda bu metabolik yolun ortaya çıkarılmasından büyük ölçüde sorumlu olan Alman-İngiliz bilim adamı Hans Krebs'in adına izafeten Krebs döngüsü olarak da adlandırılır. Bu döngü piruvattan türemiş olan organik yakıtı oksitleyen bir fırın gibi işlev görür. **Şekil 9.11**, (piruvatın asetil CoA'ya dönüşümü sırasında açığa çıkan CO_2 molekülü de dahil olmak üzere) piruvatın üç molekül CO_2'ye yıkımındaki girdileri ve çıktıları özetlemektedir. Döngünün her turunda, substrat-seviyesinde fosforilasyon ile 1 ATP üreti-



▲ **Şekil 9.11 Piruvat oksidasyonuna ve sitrik asit döngüsüne genel bakış.** Her piruvat molekülü için girdiler ve çıktılar gösterilmiştir. Her glukoz molekülü başına hesaplama yapmak için bu sayıları iki ile çarpmak gerekir; çünkü her glukoz molekülü glikoliz sırasında iki molekül piruvata yıkılır.

lir. Ancak kimyasal enerjinin büyük kısmı, redoks tepkimeleri sırasında NAD^+'ye ve buna benzeyen bir elektron taşıyıcı olan FAD (bir B vitamini olan riboflavinden türeyen flavin adenin dinükleotid) koenzimine transfer edilir. Redükte koenzimler olan NADH ve $FADH_2$ taşıdıkları yüksek enerjili elektronları elektron taşıma zincirine aktarırlar.

Şimdi sitrik asit döngüsünü daha ayrıntılı olarak inceleyelim. Döngü her biri özgül bir enzim tarafından katalizlenen sekiz basamak içerir. **Şekil 9.12**'de görebileceğiniz gibi, her turda nispeten redükte formdaki asetil grubunun iki karbon atomu (kırmızı) döngüye girer (1. basamak) ve tamamen okside olmuş iki farklı karbon atomu (mavi) CO_2 mo-



▲ **Şekil 9.12 Sitrik asit döngüsüne yakından bakış.** Kimyasal yapılardaki kırmızı renk asetil CoA aracılığı ile döngüye giren (basamak 1) iki karbon atomunun akıbetini, mavi renk ise 3 ve 4'üncü basamaklarda döngüyü CO_2 olarak terkeden iki karbonu göstermektedir. (Süksinat molekülü simetrik olduğu ve iki ucu birbirinden ayırt edilemediği için, renkli işaretleme sadece ilk beş basamakta kullanılmıştır.) Döngüye giren asetil CoA karbonlarının aynı turda döngüyü terk etmediklerine dikkat ediniz. Bu karbonlar bir sonraki turda bir başka asetil grubu eklendikten sonra, farklı konumlarda yer alacak şekilde, döngüde kalırlar. Bunun sonucu olarak, 8. basamakta üretilen okzaloasetat her seferinde farklı karbon atomlarından oluşur. Ökaryotik hücrelerde, 6. basamağı katalizleyen ve mitokondri iç zarında yerleşmiş olan bir enzim hariç, diğer sitrik asit döngüsü enzimleri mitokondri matriksinde yer alır. Karboksilik asitler, mitokondri içindeki pH'da iyonize formlarında bulunduklarından ötürü $-COO^-$ şeklinde gösterilmişlerdir. Örneğin sitrat, sitrik asidin iyonize formudur.

lekülü halinde döngüden çıkar (3. ve 4. basamaklar). Asetil CoA'nın asetil grubu, sitrat oluşturacak şekilde okzaloasetat ile birleşir (1. basamak). (Sitrat, döngüye adını veren sitrik asidin iyonize olmuş formudur.) Daha sonraki yedi basamakta sitrat tekrar okzaloasetata dönüştürülür. Okzaloasetat yeniden oluşturulduğu için bu süreç bir *döngü*dür.

Şimdi sitrik asit döngüsünde üretilen enerjice zengin moleküllerin hesabını yapalım. Döngüye giren her asetil grubu için, üç tane NAD^+ molekülü NADH'ya redüklenir (3., 4. ve 8. basamaklar). Altıncı basamakta elektronlar NAD^+'ye değil, 2 elektron ve 2 proton kabul ederek $FADH_2$ haline gelen FAD'ye aktarılır. Birçok hayvan dokusunda 5. basamak, Şekil 9.12'de görüldüğü gibi, substrat seviyesinde fosforilasyon aracılığı ile bir guanozin trifosfat (GTP) molekülü oluşturur. GTP molekülü yapısal ve işlevsel olarak ATP'ye benzer. Bu GTP, ya bir molekül ATP yapmak için kullanılır ya da doğrudan hücresel işlere güç sağlar. Bitki, bakteri ve bazı hayvan dokularının hücrelerinde 5. basamak substrat-seviyesinde fosforilasyon ile doğrudan bir ATP molekülü oluşturur. 5. basamağın çıktısı, sitrik asit döngüsünde doğrudan üretilen tek ATP'yi temsil eder.

Solunum ile üretilen ATP'nin çoğu, sitrik asit döngüsünde oluşturulan NADH ve $FADH_2$'nin besinden koparılan elektronları elektron taşıma zincirine aktarmaları sonucunda, oksidatif forforilasyondan sağlanır. NADH ve $FADH_2$, ADP'nin ATP'ye fosforilasyon sürecinde gerekli olan enerjiyi sağlar. Bu süreci, gelecek kısımda inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 9.3

1. Sitrik asit döngüsünün redoks tepkimelerinden sağlanan enerjinin büyük kısmını koruyan moleküllerin adları nedir? Bu enerji ATP yapmak için kullanılabilecek hangi forma dönüştürülür?
2. Nefesle dışarıya verdiğiniz CO_2 hücrelerinizde hangi süreçte üretilir?
3. EĞER ÖYLE İSE? Şekil 9.10'da ve Şekil 9.12'nin 4. basamağında görülen dönüşümlerin her biri büyük bir çoklu-enzim kompleksi tarafından katalizlenir. Bu iki durumda gerçekleşen tepkimeler aasında ne gibi benzerlikler vardır?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 9.4

Oksidatif fosforilasyon sırasında, kemiozmos elektron taşınmasını ATP sentezi ile eşleştirir

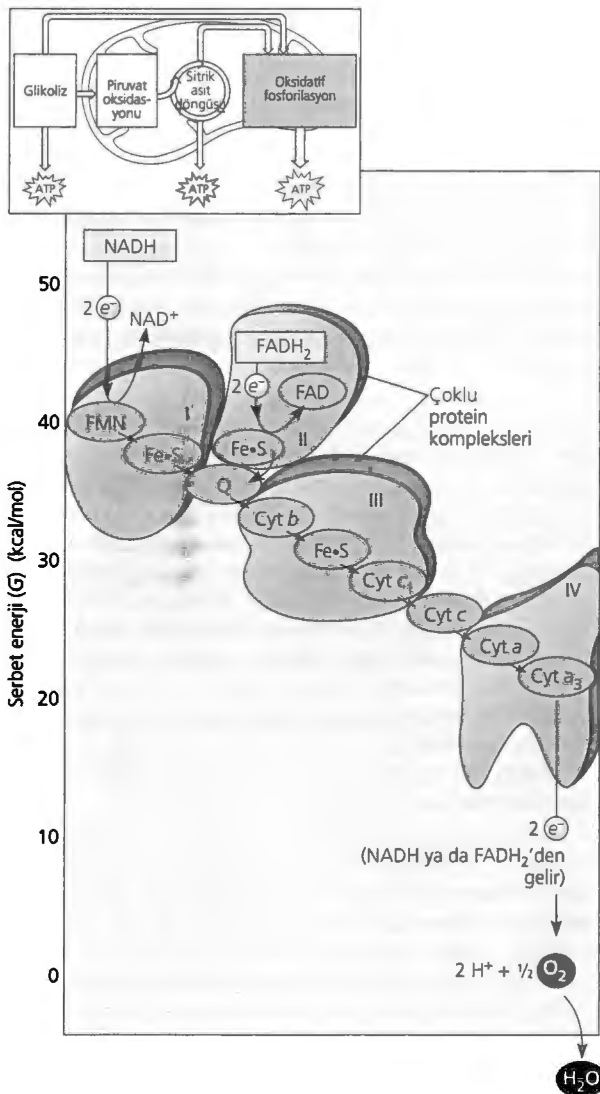
Bu bölümün asıl amacı, hücrelerin glukoz ve diğer besinlerdeki enerjiyi ATP yapmak için nasıl kullandıklarını öğrenmektir. Ancak, buraya kadar gözden geçirdiğimiz solunumun metabolik bileşenleri olan glikoliz ve sitrik asit döngüsü, her glukoz molekülü için substrat seviyesinde fosforilasyon aracılığı ile sadece 4 ATP molekülü oluşturur: glikolizden net olarak 2 ATP, sitrik asit döngüsünde 2 ATP. Bu noktada NADH (ve $FADH_2$) molekülleri, glukozdan özütlenen enerjinin büyük kısmından sorumludurlar. Bu elektronlar, glikoliz ve sitrik asit döngüsü ile oksidatif fosforilasyon arasında bağ kurulmasını mümkün kılar. Oksidatif fosforilasyon, elektron taşıma zinciri tarafından açığa çıkarılan enerjiyi ATP sentezine güç sağlamak için kullanır. Bu kısımda ilk önce elektron taşıma zincirinin nasıl çalıştığını, daha sonra da zincirin altına doğru gerçekleşen elektron akışının ATP sentezi ile nasıl eşleştiğini öğreneceksiniz.

Elektron Taşıma Yolu

Elektron taşıma zinciri ökaryotik hücrelerin mitokondri iç zarına gömülü moleküllerden oluşur. (Prokaryotlarda bu moleküller plazma zarına yerleşmiştir.) İç zarın kristalar oluşturacak şekilde kıvrımlar yapması, her mitokondrinin binlerce elektron taşıma zinciri içermesini mümkün kılacak alanı sağlar. (Bir kez daha yapının işleve uygun olduğunu görüyoruz.) Zincir bileşenlerinin çoğu I ile IV arasında numaralandırılan çoklu-protein kompleksleri halinde bulunan protein yapısındadır. Bu proteinlere sıkıca bağlı haldeki *prostetik gruplar*, belirli enzimlerin katalitik işlevleri için gerekli olan, protein yapısında olmayan bileşenlerdir.

Şekil 9.13 elektron taşıma zincirindeki elektron taşıyıcıların sırasını ve elektronların zincirden aşağı doğru hareketine bağlı olarak, serbest enerjideki düşüşü göstermektedir. Elektronların zincir boyunca taşınması sırasında bu prostetik gruplar elektron kazanıp kaydederek, redükte ya da okside formlarına dönüşürler. Zincirdeki her bileşen, elektronlara karşı daha düşük afiniteli (daha az elektronegatif) bir üstteki komşusundan gelen elektronları kabul ettiğinde redüklenir. Bu elektronları bir alttaki daha elektronegatif komşusuna aktardığında ise okside formuna geri döner.

Şimdi Şekil 9.13'deki elektron taşıma zincirine daha yakından bakalım. Öncelikle elektronların kompleks I içinden geçişini, elektron taşınması ile ilgili genel prensipler ışığında ayrıntılarıyla açıklayacağız. Glikoliz ve sitrik asit döngüsü sırasında NAD^+ ile glukozdan uzaklaştırılan elektronlar NADH'dan kompleks I içindeki elektron taşıma zincirinin ilk molekülüne aktarılır. Bu molekül bir flavoprotein olup, bu ad, proteinin prostetik grubu olan flavin mononükleotid (FMN)'den kaynaklanır. Bir sonraki redoks tepkimesinde, flavoprotein elektronları kendilerine sıkıca bağlı demir ve kükürt içeren protein ailesine ait bir demir-kükürt proteinine (kompleks I içindeki Fe.S) aktararak, okside hale geçer. Demir–kükürt proteini elektronları ubikinon (Şekil 9.13'deki Q) adlı bileşiğe aktarır. Küçük, hidrofobik bir molekül olan bu elektron taşıyıcısı, elektron taşıma zincirinin protein olmayan tek üyesidir. Ubikinon belirli bir kompleks içinde yer almaz ve zar içinde tek başına hareket eder. (Ubikinonun bir başka adı koenzim Q ya da CoQ'dur. Bu ismi besin desteği olarak satılan ürünlerin üzerinde görmüş olabilirsiniz.)



▲ **Şekil 9.13 Elektron taşınması sırasındaki serbest enerji değişimi.** NADH'dan oksijene doğru akan elektronların toplam enerji düşüşü (ΔG) 53 kcal/mol olup, bu düşüş elektron taşıma zinciri tarafından bir dizi küçük basamağa bölünür. (Elektron taşıma zincirinin tek tek oksijen atomlarını değil moleküler oksijeni, O_2, redüklediğini belirtmek için, oksijen atomu burada ½ O_2 şeklinde gösterilmiştir.)

Ubikinon ile oksijen arasındaki diğer elektron taşıyıcıların birçoğu **sitokromlar** adı verilen proteinlerdir. Bu proteinlerin hem grubu adı verilen prostetik grubu elektronları kabul eden bir demir atomuna sahiptir. (Bu grup kırmızı kan hücrelerindeki hemoglobin proteininin hem grubuna benzer. Ancak, hemoglobinin demiri elektronlar yerine oksijen taşır.) Elektron taşıma zinciri her biri farklı bir protein olan ve bir adet hem grubu içeren birkaç sitokrom içerir. Zincirdeki son sitokrom olan cyt a_3, elektronları *çok* elektronegatif olan oksijene aktarır. Her oksijen atomu elektronların yanı sıra çevredeki sulu ortamdan bir çift hidrojen iyonu alır ve su oluşturur.

Elektron taşıma zinciri için bir başka elektron kaynağı, sitrik asit döngüsünün diğer redükte ürünü olan $FADH_2$'dir. Şekil 9.13'de $FADH_2$'nin elektronları elektron taşıma zincirine NADH'dan daha düşük enerji seviyesine sahip kompleks II'den aktardığına dikkat ediniz. Hem NADH hem de $FADH_2$ oksijenin indirgenmesi için eşit sayıda elektron (2) verdiği halde, elektron vericisi NADH değil de $FADH_2$ olduğunda, sonuçta elektron taşıma zinciri ATP sentezi için üçte bir oranında daha az enerji sağlar. Bir sonraki kısımda bunun nedenini göreceğiz.

Elektron taşıma zinciri doğrudan ATP üretmez. Bu zincirin işlevi elektronların besinden oksijene düşmesini kolaylaştırmak ve serbest enerjideki büyük düşüşü bir seri küçük basamağa bölerek, kullanılabilir miktarda enerji açığa çıkmasını sağlamaktır. Mitokondri (ya da prokaryotik plazma zarı) elektron taşınması ile ATP sentezi için enerji açığa çıkarılmasını nasıl eşleştirir? Bu sorunun cevabı kemiozmos adı verilen bir mekanizmadır.

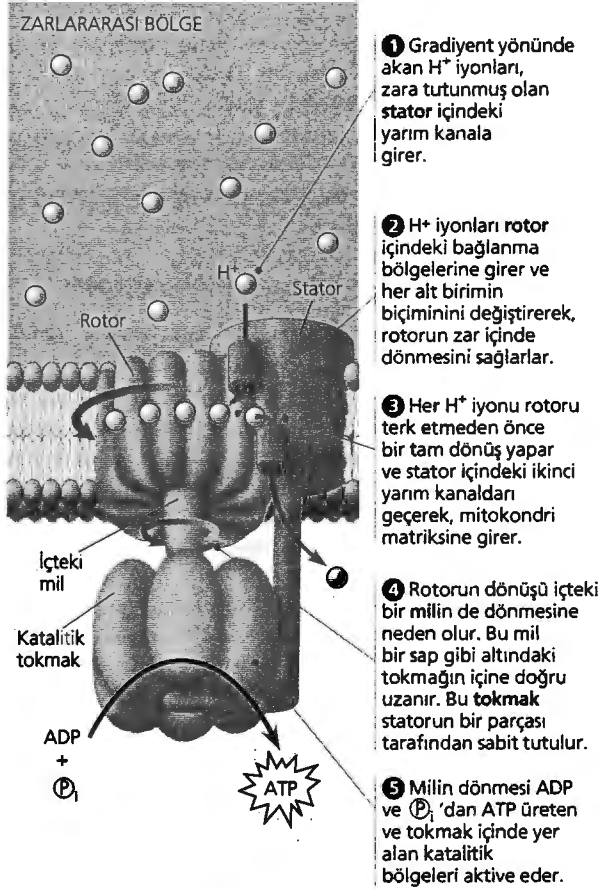
Kemiozmos: Enerji–Eşleşme Mekanizması

Mitokondri iç zarında ya da prokaryotik plazma zarında **ATP sentaz** adı verilen ve ADP ile inorganik fosfattan ATP yapan, protein kompleksinin çok sayıda kopyası bulunur. ATP sentaz zıt yönde iş gören bir iyon pompası gibi çalışır. Bölüm 7'den hatırlayacağınız gibi, iyon pompaları iyonları gradiyentlerin zıt yönünde aktarmak için enerji kaynağı olarak genellikle ATP kullanırlar. Şekil 7.20'de görülen proton pompası, aslında bir ATP sentazdır. Bölüm 8'de belirttiğimiz gibi, enzimler, reaktant ve ürünlerin lokal konsantrasyonlarından etkilenen tepkime Δ*G*'sine bağlı olarak, bir tepkimeyi her iki yönde de katalizlerler. ATP sentaz ise, hücre solunumu koşulları altında, protonları konsantrasyon gradiyentinin zıt yönünde pompalamak için ATP'yi hidrolize etmek yerine, mevcut iyon gradiyentinin enerjisini ATP sentezlemek için kullanır. ATP sentezi için güç, kaynağı mitokondri iç zarının zıt yüzeyleri üzerindeki H^+ konsantrasyonu farkıdır. (Bu gradiyenti pH farklılığı olarak da düşünebiliriz; çünkü pH, H^+ derişiminin ölçüsüdür.) Enerjinin zarın iki yüzü arasındaki H^+ gradiyenti olarak depo edildiği ve ATP sentezi gibi hücre işlerinin sürdürülmesi için kullanıldığı bu süreç **kemiozmos** olarak adlandırılır (Yunanca'da *osmos* itmek demektir). *Ozmos* sözcüğünü daha önce su aktarımını anlatırken kullanmıştık. Ancak burada H^+'ların zardan akışını anlatmak için kullanılmaktadır.

ATP sentazın yapısını inceleyen bilim adamları, bu büyük enzimin içinde gerçekleşen H^+ akışının ATP üretimine nasıl güç sağladığını öğrendiler. ATP sentaz, her biri çok sa-

yıda polipeptidden oluşan dört ana parçaya sahip bir kompleksdir. Protonlar parçalardan biri (rotor) üzerindeki bağlanma bölgelerinin içine doğru teker teker hareket ederek, rotorun ADP ve inorganik fosfattan ATP üretimini katalizlemesine yol açacak şekilde dönmesine neden olurlar (**Şekil 9.14**). Dolayısıyla, protonların akışı bir derenin su değirmenini döndürmesine benzer. ATP sentaz, dönme hareketi yapan en küçük doğal moleküler motordur.

Mitokondri iç zarı ya da prokaryotik plazma zarı, ATP sentaz protein kompleksinin ATP sentezlemesini yürüten H^+ gradiyentini nasıl oluşturur ve devam ettirir? **Şekil 9.15**'de mitokondriyel yerleşimi gösterilen elektron taşıma zincirinin temel görevi H^+ gradiyenti oluşturmaktır. Bu zincir, NADH ve $FADH_2$'den gelen ekzergonik elektron akışını, mitokondri matriksinden zarlar-arası bölgeye H^+ pompalamak için kullanan bir enerji dönüştürücüdür. H^+'un eğilimi, gradiyent yönünde difüze olarak, zardan geri dönmektir. Sadece ATP sentazların bulunduğu bölgeler, H^+'un zardan geçmesini mümkün kılan bölgelerdir. Daha önce de açıklandığı gibi, H^+ iyonunun ATP sentaz içinden geçişi ekzergonik elektron akışını ADP'nin oksidatif fosforilasyonunu sürdürmek için kullanır. Dolayısıyla, zarın iki yüzü arasındaki H^+ gradiyentinde depolanan enerji, elektron taşıma zincirinin redoks tepkimeleri ile ATP sentezini eşleştirir. Bu olay kemiozmosa bir örnektir.



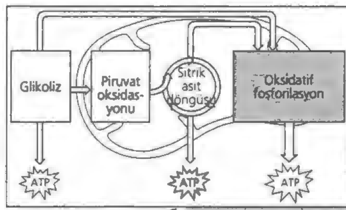
▲ **Şekil 9.14 ATP sentaz, moleküler değirmen.** ATP sentaz protein kompleksi, hidrojen iyonlarının akışından güç sağlayan bir değirmen gibi çalışır. Bu kompleks ökaryotların mitokondri ve kloroplast zarlarında, prokaryotların ise plazma zarında yer alır. ATP sentazın dört parçasının her biri çok sayıda polipeptid alt biriminden oluşur.

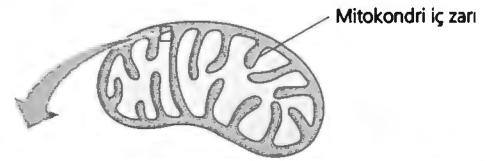
Bu noktada elektron taşıma zincirinin hidrojen iyonlarını nasıl pompaladığını merak ediyor olabilirsiniz. Araştırıcılar belirli elektron taşıma zinciri üyelerinin elektronların yanı sıra protonları da (H^+) alıp verebildiğini buldular. (Hücre içi ve çevresindeki sulu çözeltiler hazır H^+ kaynağıdır.) Zincirin belirli basamaklarındaki elektron aktarımı, H^+ iyonunun tutulup sonra da çevredeki çözeltiye serbest bırakılmasına neden olur. Ökaryotik hücrelerdeki elektron taşıyıcıları H^+ iyonlarının mitokondri matriksinden alınıp, zarlar-arası bölgede depolanmalarına olanak verecek şekilde düzenlenmiştir (bakınız Şekil 9.15). Bu yolla oluşturulan H^+ gradiyenti **proton-motiv güç** olarak adlandırılır. Bu terim gradiyentin iş yapabilme kapasitesinde olduğunu ifade eder. Bu güç H^+'ların ATP sentazlar içindeki özgül H^+ kanallarından geri dönüşlerini mümkün kılar.

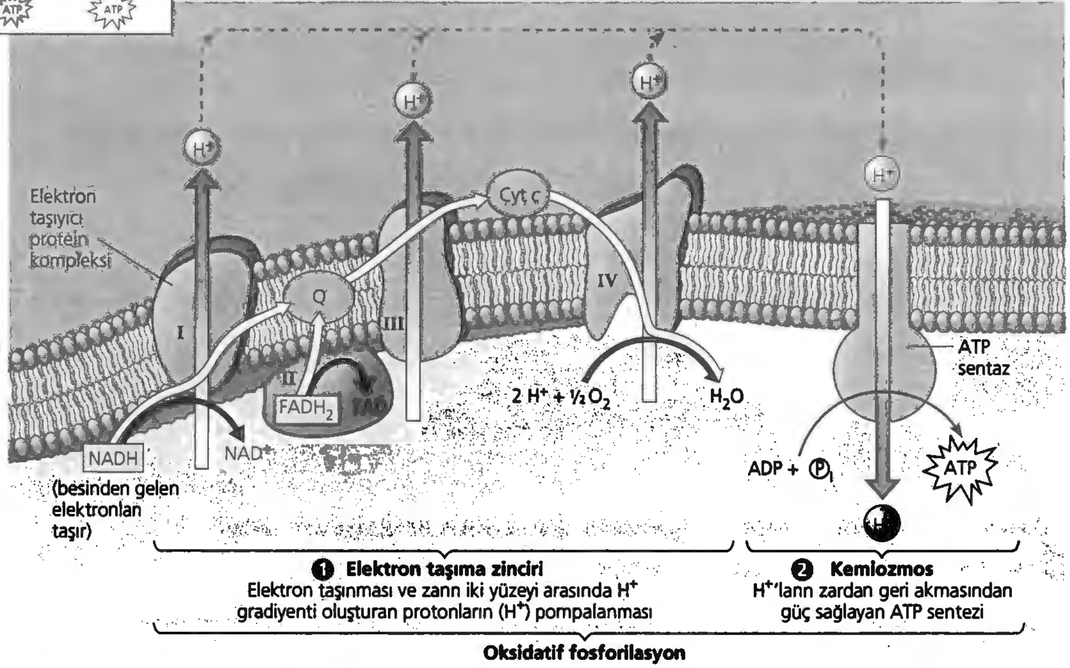
Genel terimlerle ifade edersek, *kemiozmos, bir zarın iki tarafında H^+ gradiyenti halinde depolanmış olan enerjiyi hücre işlerini sürdürmek için kullanan, enerji-eşleştirme mekanizmasıdır.* Mitokondride gradiyent oluşumu için gereken enerji ekzergonik redoks tepkimelerinden gelir, yapılan iş ise, ATP sentezidir. Ancak kemiozmos başka şekillerde, başka yerlerde de gerçekleşir. Kloroplastlar kemiozmosu fotosentez sırasında ATP oluşturmak için kullanırlar. Bu organellerde, kimyasal enerji yerine ışık, hem elektron taşıma zincirindeki elektron akışını, hem de bunun sonucu olan H^+ gradiyenti oluşumunu gerçekleştirir. Daha önce belirttiğimiz gibi, prokaryotlar H^+ gradiyentini plazma zarlarının iki yüzeyi arasında oluştururlar. Ortaya çıkan proton–motiv güç daha sonra, yalnız ATP üretmek için değil, besinlerin ve atık ürünlerin zardan pompalanması ve kamçının döndürülmesi için kullanılır. Prokaryot ve ökaryolardaki enerji dönüşümlerindeki öneminden ötürü, kemiozmos biyoenerjetik çalışmalarına bir bütünlük getirdi. Bu modeli ilk öneren Peter Mitchell 1978'de Nobel Ödülü kazandı.

Hücre Solunumu ile Üretilen ATP'nin Hesaplanması

Bundan önceki birkaç kısımda hücre solunumunun temel süreçlerini yakından inceledik. Şimdi artık onun kapsamlı







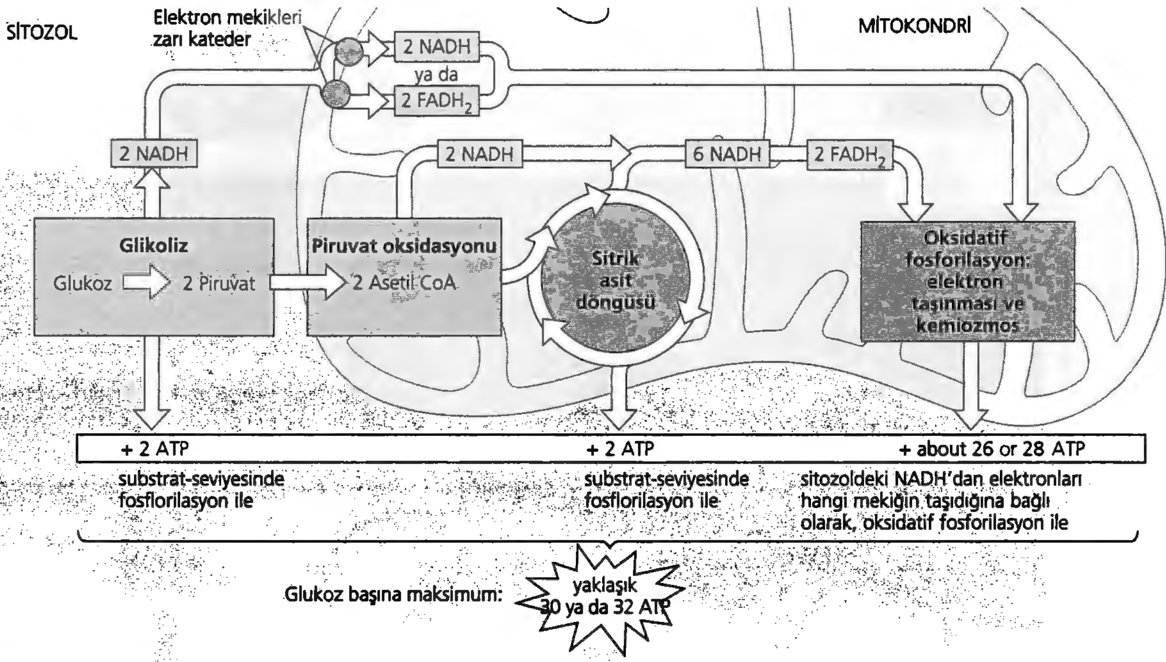
▲ **Şekil 9.15 15 Kemiozmos elektron taşıma zinciri ile ATP sentezini eşleştirir.** ❶ Glikoliz ve sitrik asit döngüsü sırasında besinden koparılan elektronlar, NADH ve $FADH_2$ üzerinden mitokondri iç zarında yer alan elektron taşıma zincirine aktarılırlar. Altın rengi ok elektronların aktarım yönünü göstermektedir. Bu elektronlar zincirin alt ucundaki oksijene ulaştıklarında, su oluşur. Şekil 9.13'de gösterildiği gibi, elektron taşıyıcıları dört kompleks içinde gruplanırlar. Hareketli taşıyıcılar olan ubikinon (Q) ve sitokrom c (Cyt c) hızla hareket ederek, elektronları büyük kompleksler arasında taşır. I, III ve IV no'lu kompleksler elektronları alıp daha sonra verdikçe, protonları mitokondri matriksinden zarlar-arası bölgeye pompalarlar. (Prokaryotlarda protonlar plazma zarının dışına pompalanır.) $FADH_2$'nin elektronları kompleks II aracılığı ile zincire verdiğine ve bu nedenle zarlar-arası bölgeye NADH ile gerçekleşenden daha az proton pompalandığına dikkat ediniz. Başlangıçta besinden elde edilen kimyasal enerji, proton-motiv güce yani iç zarın iki yüzü arasında H^+ gradiyenti haline dönüştürülür. ❷ Kemiozmos sırasında, protonlar iç zara yerleşmiş haldeki ATP sentaz aracılığı ile gradiyent yönünde geri akarlar. ATP sentaz, proton-motiv gücü ADP'yi fosforile etmek ve ATP oluşturmak için kullanır. Elektron taşınması ve kemiozmosun ikisi birlikte oksidatif fosforilasyonu oluşturur.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer kompleks IV işlevsel değilse, kemiozmos ATP üretebilir mi ve bu durumda sentez hızı nasıl değişir?*

işlevi olan ATP sentezi için glukozdan enerji eldesine geri dönebiliriz.

Hücre solunumu sırasında enerjinin büyük kısmının akış yönü; glukoz → NADH → elektron taşıma zinciri → proton-motiv güç → ATP şeklindedir. Hücre solunumunun bir molekül glukozu altı molekül karbon diokside okside etmesiyle elde edilen ATP miktarını hesaplamak için, bir muhasebe yapabiliriz. Bu metabolik işin üç ana bölümü glikoliz, sitrik asit döngüsü ve oksidatif fosforilasyonu gerçekleştiren elektron taşıma zinciridir. Bir sonraki sayfadaki **Şekil 9.16**, okside edilen her glukoz molekülü başına kaç ATP elde edildiğini ayrıntılı olarak göstermektedir. Glikoliz ve sitrik asit döngüsü sırasında substrat-seviyesinde fosforilasyon ile doğrudan elde edilen 4 ATP'ye ek olarak, oksidatif fosforilasyon ile çok sayıda ATP üretilmektedir. Glukozdan elektron taşıma zincirine bir çift elektron aktaran her NADH, maksimum 3 ATP oluşturmaya yetecek kadar elektron motiv güç sağlar.

Şekil 9.16'daki sayılar neden kesin değildir? Bir molekül glukozun yıkımı ile üretilen kesin ATP molekülü sayısını verememizin üç nedeni vardır. İlk olarak, fosforilasyon ile redoks tepkimelerinin birbirleriyle doğrudan doğruya eşleşmemesinden ötürü, NADH molekülleri sayısı ile ATP mole-



▲ **Şekil 9.16 Hücre solunumunun her aşamasında glukoz molekülü başına ATP verimi.**

? *"26 ya da 28" sayılarının nasıl hesaplandığını açıklayınız.*

külleri sayısının oranı tam sayı değildir. 1 NADH'nın mitokondri iç zarından 10 H^+ aktarımına neden olduğunu biliyoruz; ancak, 1 ATP üretmek için ATP sentaz aracılığı ile mitokondri matriksine geri dönmesi gereken kesin H^+ sayısı uzun süre tartışmalı bir konu olarak kaldı. Bununla birlikte, artık biyokimyacıların çoğu deneysel verilere dayanarak en doğru sayının 4 H^+ olduğu üzerinde fikir birliğine varmışlardır. Dolayısıyla, tek bir NADH molekülü 2.5 mol ATP sentezlemeye yetecek proton-motiv güç üretir. Sitrik asit döngüsü $FADH_2$ aracılığı ile de elektron taşıma zincirine elektron sağlar. Ancak bu elektron taşıyıcısı 1.5 ATP sentezine yetecek kadar H^+ taşınmasından sorumludur. Bu sayılar, mitokondri içinde oluşturulan ATP'nin sitozole aktarılması için harcanacak az miktardaki enerjiyi de hesaba katmaktadır.

İkinci olarak, ATP verimi, elektronları sitozolden mitokonri içine taşımada iş gören mekik sistemine bağlı olarak az da olsa değişir. Mitokondri iç zarı NADH'ya geçirgen olmadığı için, sitozoldeki NADH, oksidatif fosforilasyon makinesinden ayrılmış durumdadır. Glikoliz sırasında NADH'nin kazandığı 2 elektron birkaç çeşit elektron mekik sisteminden birisi tarafından mitokondriye taşınmak zorundadır. Belirli bir hücre tipinde hangi mekik sisteminin kullanıldığına bağlı olarak, elektronlar mitokondri matriksindeki NAD^+ ya da FAD'ye aktarılır (bakınız Şekil 9.16). Eğer elektronlar örneğin beyin hücrelerinde olduğu gibi, FAD'ye aktarılırsa, sitozolde üretilen her NADH için, sadece 1.5 ATP sentezlenir. Eğer elektronlar karaciğer hücrelerinde olduğu gibi mitokondriyel NAD^+'ye aktarılırsa, her NADH için ATP verimi yaklaşık 2.5'dur.

ATP verimini düşüren üçüncü değişken, solunumun redoks tepkimeleri tarafından üretilen proton-motiv gücün diğer işler için kullanılmasıdır. Örneğin, proton-motiv güç mitokondrinin sitozolden piruvat alışına güç sağlar. Ancak, eğer elektron taşıma zinciri tarafından üretilen proton-motiv gücün tümü ATP sentezlemek için kullanılırsa, bir glukoz molekülü, substrat seviyesinde fosforilasyon ile üretilen 4 (net) ATP'ye ek olarak oksidatif fosforilasyon ile üretilen maksimum 28 ATP ile birlikte toplam 32 ATP (ya da eğer daha az etkin bir mekik iş görüyorsa yaklaşık 30 ATP) elde edilir.

Şimdi artık solunumun etkinliği yani, glukozdaki kimyasal enerjinin yüzde kaçının ATP'ye aktarıldığını kabaca tahmin edebiliriz. Bir mol glukozun tamamen okside olmasıyla standart koşullar altında 686 kcal'lik enerji açığa çıktığını (ΔG = -686 kcal/mol) hatırlayınız. ADP'nin ATP oluşturmak üzere fosforilasyonu, ATP molü başına en az 7.3 kcal'lik enerji depolar. Dolayısıyla, her glukoz molekülü başına solunumun etkinliği 32 x 7.3 / 686 ya da yaklaşık 0.34'tür. O halde glukozdaki potansiyel enerjinin yaklaşık %34'ü ATP'ye aktarılmıştır. Gerçek oran muhtemelen daha yüksektir; çünkü hücre koşulları altındaki ΔG daha düşüktür. Hücre solunumu enerjinin dönüştürülmesinde son derece etkindir. Bir karşılaştırma yapmak gerekirse, en etkin otomobil, benzinde

depolanmış enerjinin sadece % 25'ini arabayı hareket ettirmek için dönüştürebilir.

Depolanmış enerjinin geri kalanı ısı olarak kaybedilir. Biz insanlar bu ısının bir kısmını oldukça yüksek olan vücut sıcaklığımızı (37°C) korumak için kullanırız. Geri kalan kısmı ise, terleme ve diğer soğutucu mekanizmalar aracılığı ile kaybedilir.

Belirli koşullar altında hücre solunumunun etkinliğini azaltmak yararlı olabilir. Buna ait mükemmel bir adaptasyon kış aylarında hibernasyon yapan memelilerde görülür. Hibernasyon, aktivitenin azalması ve metabolizmada yavaşlama ile kendini gösterir. Bu hayvanların vücut-içi sıcaklığı normalden daha düşük olsa da, yine de dışarıdaki hava sıcaklığından oldukça yüksek tutulmak zorundadır. Kahverengi yağ olarak adlandırılan bir tip doku, tamamen mitokondrilerle dolu hücrelerden oluşur. Mitokondri iç zarı, eşleşmeyi ayıran (uncoupling) protein olarak adlandırılan bir kanal proteini içerir. Bu protein, protonların konsantrasyon gradiyenti yönünde ATP üretmeksizin geri dönmesine izin verir. Hibernasyon yapan memelilerde bu proteinlerin aktivasyonu depo yakıtların (yağların) ATP üretmeksizin ısı üretmek üzere sürekli oksidasyonuna yol açar. Bu adaptasyon olmasaydı, ATP düzeyi hücre solunumunun düzenleyici mekanizmalar ile durdurulduğu bir noktaya kadar çıkardı. Bu mekanizmalar daha sonra tartışılacaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 9.4

1. O_2 yokluğunun Şekil 9.15'deki süreç üzerine nasıl bir etkisi olur?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer O_2 yokluğunda mitokondrideki zarlar-arası bölgenin pH'sını düşürürseniz ne olmasını beklersiniz? Cevabınızı açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Kavram 7.1'de (ss. 127-128), doğru işlev görebilmek için zarların sıvı olmaları gerektiğini öğrenmiştiniz. Elektron taşıma zincirinin işleyişi bu iddiayı nasıl destekler?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 9.5

Fermentasyon ve anaerobik solunum hücrelerin oksijen kullanmaksızın ATP üretmesini sağlar

Hücre solunumu ile üretilen ATP'nin çoğu oksidatif fosforilasyonun yaptığı bir iş olduğu için, aerobik solunumdan elde edilen ATP veriminin hücreye yeterli oksijen sağlanmasıyla mümkün olacağını tahmin edebiliriz. Elektronları elektron taşıma zincirinin altına doğru çeken elektronegatif oksijen olmaksızın, oksidatif fosforilasyon durur. Bununla birlikte, bazı hücrelerin oksijen *kullanmaksızın* organik yakıtı okside ederek, ATP üretmelerini mümkün kılan iki genel mekanizma vardır: anaerobik solunum ve fermentasyon. Bu ikisi arasındaki fark, anaerobik solunumda bir elektron taşıma zinciri kullanıldığı halde fermentasyonda kullanılmamasıdır. (Eleketron taşıma zinciri her iki hücre solunumunda da rol oynadığı için, solunum zinciri olarak da adlandırılır.)

Oksijensiz ortamlarda yaşayan bazı prokaryotik organizmalarda yer alan anaerobik solunumdan daha önce söz etmiştik. Bu organizmalar elektron taşıma zinciri içermekle birlikte, zincirin sonunda elektron alıcısı olarak oksijen kullanmazlar. Aşırı derecede elektronegatif olan oksijen bu işi mükemmel bir şekilde yapmakla birlikte, daha az elektronegatif olan başka bileşikler de son elektron alıcısı olarak iş görebilirler. Örneğin, "sülfat-redükleyen" bazı deniz bakterileri solunum zincirlerinin sonunda sülfat iyonunu (SO_4^{2-}) kullanırlar. Zincirin çalışması ATP üretmek için kullanılan bir proton-motiv güç yaratır, ancak yan-ürün olarak su yerine H_2S (hidrojen sülfür) üretilir. Bir bataklığın yanından geçerken burnunuza gelen çürük yumurta kokusu, orada sülfat-redükleyen bakteriler olduğunun işaretidir.

Fermentasyon, oksijen ya da bir başka elektron taşıma zinciri kullanmaksızın -bir başka deyişle hücre solunumu olmaksızın- kimyasal enerji elde etme yoludur. Oksijen olmaksızın besinler nasıl okside edilir? Hatırlayacağınız gibi, oksidasyon herhangi bir elektron alıcısına elektron verilmesidir, dolayısıyla bu olay için oksijen zorunlu değildir. Glikoliz glukozu iki molekül piruvata oksitler. Glikolizin oksitleyici ajanı NAD^+'dir. Bu süreçte oksijen ya da herhangi bir elektron taşıma zinciri iş görmez. Özet olarak, glikoliz ekzergonik olup, açığa çıkan enerjinin bir kısmı substrat-seviyesinde fosforilasyon ile net olarak 2 ATP üretmek için kullanılır. Eğer oksijen varsa, glukozdan uzaklaştırılan elektronları taşıyan NADH bu elektronları elektron taşıma zincirine verdiğinde, oksidatif fosforilasyon ile ek ATP'ler üretilir. Ancak oksijen olsa da olmasa da, yani koşullar aerobik de anaerobik de olsa glikoliz 2 ATP üretir.

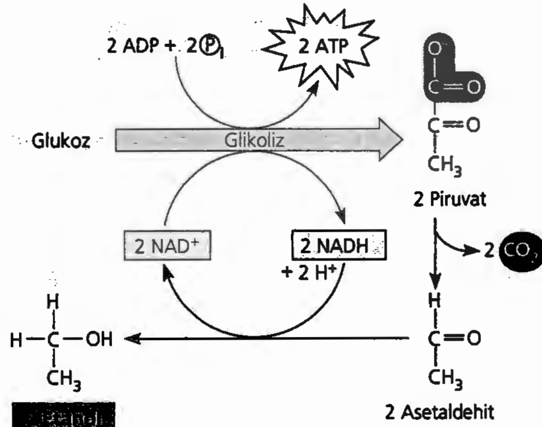
Organik besinlerin solunum ile oksidasyonuna bir alternatif olarak fermentasyon glikolizin uzantısı olup, glikolizdeki substrat-seviyesinde fosforilasyon ile sürekli ATP üretimine izin verir. Bunun olabilmesi için, glikolizin oksidasyon basamağındaki elektronları kabul edecek yeterli NAD^+'nin sağlanması gerekir. NADH'dan yeniden NAD^+ oluşturacak bir mekanizma olmaksızın, glikoliz NAD^+'nin tümünü NADH'a redükleyerek hücrenin NAD^+ havuzunu tüketir ve oksitleyici bir ajan olmadığı için kendi kendini durdurur. Aerobik koşullarda elektronların elektron taşıma zincirine aktarılmasıyla NADH'dan NAD^+ oluşturulması sürer. Bu işlemin anaerobik alternatifi, NADH'dan glikolizin son ürünü olan piruvata elektron aktarımıdır.

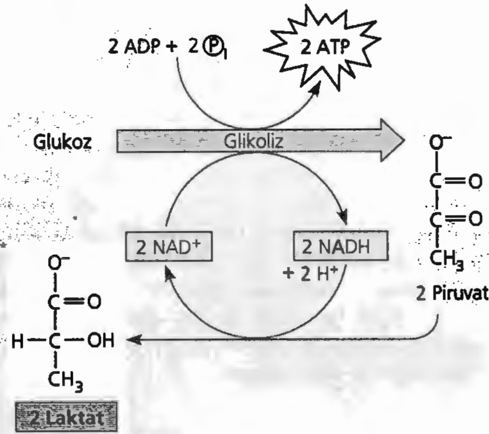
Fermentasyon Tipleri

Fermentasyon glikolizi ve elektronların NADH'dan piruvata ya da piruvat türevlerine aktarılmasıyla yeniden NAD^+ üreten tepkimeleri kapsar. Bu NAD^+, glikoliz ile şekerin okside edilmesi için tekrar kullanılır ve substrat-seviyesinde fosforilasyon aracılığı ile net olarak iki ATP üretir. Piruvattan oluşturulan son ürünler açısından birbirlerinden farklı olan bir-

çok fermentasyon tipi vardır. Yaygın olan iki tip, alkol fermentasyonu ve laktik asit fermentasyonudur.

Alkol fermentasyonunda (**Şekil 9.17a**) piruvat iki basamakta etanole (etil alkol) dönüştürülür. İlk basamakta, piruvattan karbon dioksit uzaklaştırılır ve iki karbonlu bir bileşik olan asetaldehit oluşur. İkinci basamakta ise, asetaldehit NADH ile etanole redüklenir. Böylece glikolizin devamı için gerekli olan NAD^+ yenilenmiş olur. Birçok bakteri anaerobik koşullarda alkolik fermentasyon yapar. Maya da (bir fungus) alkolik fermentasyon yapabilir. İnsanlar binlerce yıldır şarap ve ekmek yapımında mayaları kullanmaktadır. Alkolik fermentasyon sırasında ekmek mayasının oluşturduğu CO_2 baloncukları hamurun kabarmasını sağlar.





▲**Şekil 9.17 Fermentasyon.** Birçok hücre oksijen yokluğunda substrat-seviyesinde fosforilasyon ile ATP üretmek için fermentasyonu kullanır. Glikolizin son ürünü olan piruvat, NADH'ın NAD^+'ye oksidasyonu için elektron alıcısı olarak iş görür. Böylece NAD^+ yeniden glikolizde kullanılabilir. Fermentasyon sonucunda yaygın olarak oluşan son ürünler, **(a)** etanol ve **(b)** laktik asidin iyonik formu olan laktattır.

Laktik asit fermentasyonu (**Şekil 9.17b**) sırasında piruvat NADH tarafından doğrudan doğruya son ürün olan laktata redüklenir. Bu sırada CO_2 oluşturulmaz. (Laktat, laktik asidin iyonize formudur.) Bazı fungus ve bakteriler tarafından gerçekleştirilen laktik asit fermentasyonu süt endüstrisinde peynir ve yoğurt yapımı için kullanılır.

İnsan kas hücreleri oksijen eksikliğinde laktik asit fermentasyonu aracılığı ile ATP üretir. Yoğun kas aktivitesinin başlangıcında, ATP üretmek için şeker yıkım hızı kasın kandan oksijen sağlama hızını aşar. Bu koşullar altında hücreler aerobik solumundan fermentasyona geçerler. Önceleri son ürün olan laktatın kasta birikmesinin yorgunluk ve ağrıya neden olduğu düşünülüyordu. Ancak son çalışmalar, laktatın değil artan potasyum iyonlarının (K^+) buna neden olabileceğini düşündürmektedir; çünkü laktatın kasın performansını artırdığı ortaya çıkmıştır. Gerçek durum ne olursa olsun, laktatın fazlası aşamalı olarak kan aracılığı ile karaciğere taşınır ve karaciğer hücreleri tarafından tekrar piruvata çevrilir. Karaciğer hücrelerinde yeterli oksijen bulunduğundan, piruvat mitokondriye girer ve hücre solunumunu tamamlar.

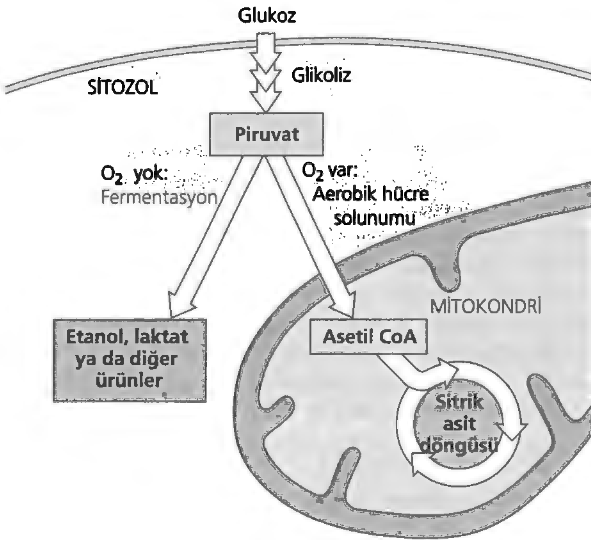
Fermentasyonun Anaerobik ve Aerobik Solunum ile Karşılaştırılması

Fermentasyon, anaerobik solunum ve aerobik solunum besinlerdeki kimyasal enerjiyi kullanarak ATP üreten üç alternatif hücresel yoldur. Bu üç yol da glukoz ve diğer organik yakıtları piruvata oksitlemek için glikolizi kullanır ve substrat-seviyesinde fosforilasyon ile net 2 ATP üretir. Üçü de glikoliz sırasında, besinden koparılan elektronları kabul eden oksitleyici ajan olarak NAD^+'yi kullanır.

Bu üç yol arasındaki temel fark NADH'nın NAD^+'ya oksitlenme mekanizmalarından kaynaklanır. Glikolizin devamı için NAD^+ gereklidir. Fermentasyonda son elektron alıcısı piruvat (laktik asit fermentasyonu) ya da asetaldehit (alkolik fermentasyon) gibi bir organik moleküldür. Buna karşılık hücre solunumunda NADH'ın taşıdığı elektronlar, elektron taşıma zincirine aktarılır ve bir seri redoks reaksiyonu ile basamak basamak son elektron alıcısına akarlar. Aerobik solunumda son elektron alıcısı oksijen iken anaerobik solunumda son elektron alıcısı bir başka elektronegatif moleküldür (bu molekül mutlaka oksijenden daha az elektronegatiftir). Elektronların NADH'dan elektron taşıma zincirine aktarılması ile glikoliz için gerekli olan NAD^+ yeniden oluşturulurken, NADH'dan oksijene basamak basamak elektron aktarılması oksidatif fosforilasyon ile ekstra ATP'ler sağlar. Daha da fazla ATP üretimi, sadece solunuma özgü olan mitokondriyel piruvat oksidasyonundan kaynaklanır. Bir elektron taşıma zinciri yoksa, piruvatta halen mevcut olan enerji birçok hücre tarafından kullanılamaz. Dolayısıyla, hücre solunumu her şeker molekülünden fermentasyona oranla çok daha fazla enerji elde eder. Gerçekten de her glukoz molekülü için

aerobik solunumla elde edilen ATP, fermentasyonla elde edilenin 16 katıdır –solunumla 32 ATP molekülü üretildiği halde, fermentasyondaki substrat–seviyesinde fosforilasyon ile 2 ATP molekülü üretilir.

Zorunlu anaeroblar adı verilen bazı organizmalar sadece fermentasyon ya da anaerobik solunum yaparlar. Gerçekten de bu organizmalar oksijen varlığında hayatta kalamaz ve bazı formlar eğer hücre içinde koruyucu sistemlere sahip değilse, oksijen bunlar için toksiktir. Omurgalıların beyin hücreleri gibi az sayıda hücre tipi piruvatı fermentasyon ile değil sadece aerobik olarak okside edebilirler. Mayaların ve birçok bakterinin dahil olduğu diğer organizmalar solunum ya da fermentasyondan herhangi birini kullanarak, hayatta kalmalarını sağlamaya yetecek kadar ATP yapabilirler. Bunlar **fakültatif anaeroblar** olarak adlandırılırlar. Bizim kas hücrelerimiz de hücre düzeyinde fakültatif anaeroblar gibi davranır. Bu gibi hücrelerde piruvat, iki alternatif katabolik rotaya doğru ilerleyen metabolik yollardaki kavşak noktasıdır (**Şekil 9.18**). Aerobik koşullar altında piruvat asetil CoA'ya çevrilebilir ve oksidasyon aerobik solunum aracılığı ile sitrik asit döngüsünde devam eder. Anaerobik koşullar altında ise, laktik asit fermentasyonu olur: Piruvat, sitrik asit döngüsüne giremez ve NAD^+'nin yenilenmesi için, elektron alıcısı olarak görev yapar. Bir fakültatif anaerob, solunumda üretilen miktarda ATP'yi fermentasyon ile üretebilmek için, şekeri çok daha hızlı kullanmak zorundadır.



▲ **Şekil 9.18 Katabolizmanın kritik kavşak noktası olarak piruvat.** Glikoliz, fermentasyon ve hücre solunumundaki ortak yoldur. Glikolizin son ürünü olan piruvat, glukoz oksidasyonunun katabolik yollarındaki kavşak noktasıdır. Hem fermentasyon hem de aerobik hücre solunumu yapabilen fakültatif bir anaerob ya da kas hücresinde, piruvat oksijenin bulunup bulunmamasına bağlı olarak, bu iki yoldan birine yönlendirilebilir.

Glikolizin Evrimsel Önemi

EVRİM Glikolizin hem fermentasyonda hem de solunumda rol oynaması, evrimsel bir temele dayanır. İlk prokaryotların, dünya atmosferinde oksijenin ortaya çıkışından çok daha önceki dönemde, ATP yapmak için glikolizi kullandıkları düşünülmektedir. Bilinen en eski bakteri fosilleri 3.5 milyar yıl öncesine ait oldukları halde, atmosferde yeterli miktarda oksijen birikmesi muhtemelen 2.7 milyar yıl öncesine kadar başlamamıştır. Bu O_2 siyanobakteriler tarafından fotosentezin yan ürünü olarak üretilmiştir. Dolayısıyla, ilk prokaryotların ATP üretimini glikoliz ile yapmış olmaları gerekir. Bugün yeryüzündeki organizmalarda en yaygın metabolik yol olarak bulunması, glikolizin canlılık tarihinin çok erken evresinde evrimleştiğini gösterir. Glikolizin sitozolde yerleşmiş olması da bu yolun çok eski bir tarihe sahip olduğu fikrini verir. Bu metabolik yol, prokaryotik hücrelerden yaklaşık 1 milyar yıl sonra evrimleşmiş olan ökaryotik hücrelerdeki zarla çevrili organellerden hiçbirini gereksinmez. Glikoliz, fermentasyonda ve organik moleküllerin solunum aracılığı ile yıkımındaki ilk aşama olarak işlev görmeyi sürdüren, ilk hücrelerden kalan metabolik bir mirastır.

KAVRAM KONTROLÜ 9.5

1. Glikoliz sırasında oluşturulan NADH'ı düşünün. Fermentasyon sırasında NADH'ın elektronları için son alıcı nedir? Aerobik solunum sırasında bunun elektronları için son alıcı nedir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Glukozu besin olarak kullanan bir maya aerobik ortamdan anaerobik ortama alınıyor. ATP'nin aynı hızla oluşturulması için, mayanın glukoz tüketim hızı ne gibi bir değişikliğe uğrar?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

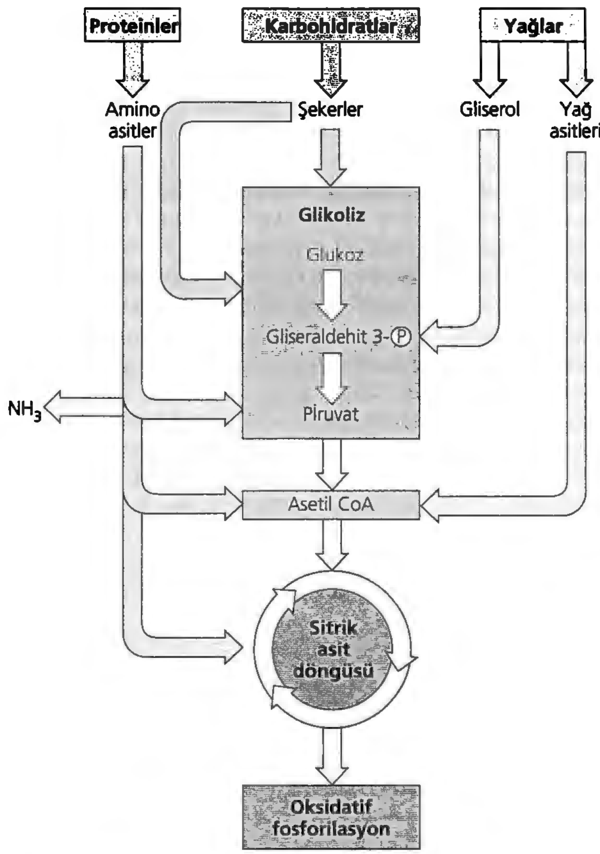
KAVRAM **9.6**

Glikoliz ve sitrik asit döngüsü çok sayıda başka metabolik yol ile bağlantılıdır

Buraya kadar glukozun oksidatif yıkımını, hücrenin genel metabolik ekonomisinden bağımsız olarak ele aldık. Bu kısımda, glikoliz ve sitrik asit döngüsünün hücrenin katabolik ve anabolik (biyosentetik) yollarının kesiştiği ana kavşak olduğunu öğreneceksiniz.

Katabolizmanın Çeşitliliği

Bu bölümde glukozu hücre solunumunun yakıtı olarak kullandık. Ancak insanların ve diğer hayvanların diyetinde serbest glukoz molekülleri yaygın olarak bulunmaz. Aldığımız kalorilerin çoğunu, yağlar, proteinler, sükroz ve diğer disakkaritler ve bir polisakkarit olan nişasta şeklinde sağlarız. Bu



▲ **Şekil 9.19 Besindeki çeşitli moleküllerin katabolizması.** Karbohidratlar, yağlar ve proteinler hücre solunumu için yakıt olarak kullanılabilir. Bu moleküllerin monomerleri çeşitli noktalardan glikolize ya da sitrik asit döngüsüne girerler. Glikoliz ve sitrik asit döngüsü, her çeşit besin molekülünden gelen elektronların oksijene doğru ekzergonik düşüş yolunda içinden geçtikleri katabolik huniler gibi iş görürler.

besin moleküllerinin tümü hücre solunumu tarafından ATP üretiminde kullanılabilir (**Şekil 9.19**).

Katabolizma için glikolize giren karbohidratlar çok çeşitlidir. Sindirim kanalında nişasta glukoza hidrolize edilir. Bu glukoz daha sonra hücrelerin içinde glikoliz ve sitrik asit döngüsü ile yıkılabilir. Benzer şekilde, insanların ve birçok hayvanın karaciğer ve kas hücrelerinde depoladıkları polisakkarit olan glikojen de öğün aralarında solunumda kullanılmak üzere, glukoza hidrolize edilebilir. Sukroz ve diğer disakkaritlerin sindirimi, glukoz ve diğer monosakkaritler halinde solunuma yakıt sağlar.

Proteinler de yakıt olarak kullanılabilir. Ancak bunlar önce amino asitlerine parçalanmak zorundadırlar. Bu amino asitlerin birçoğu organizma tarafından yeni proteinlerin yapımında kullanılır. Amino asitlerin fazlası, enzimler tarafından glikoliz ve sitrik asit döngüsü intermediyerlerine dönüştürülür. Glikoliz ya da sitrik asit döngüsüne girmeden önce, amino asitlerin amino grupları *deaminasyon* adı verilen süreç ile uzaklaştırılmak zorundadır. Bu azotlu atık hayvan tarafından amonyak (NH_3), üre ya da diğer atık ürünler halinde vücuttan uzaklaştırılır.

Besinlerle alınan ya da vücuttaki depo hücrelerinden sağlanan yağlarda depolanmış enerji de katabolizma ile açığa çıkarılabilir. Yağların sindirimi sonucunda ortaya çıkan gliserol, glikoliz intermediyerlerinden birisi olan gliseraldehit 3-fosfata çevrilir. Yağdaki enerjinin çoğu yağ asitlerinde depolanır. **Beta oksidasyon** adı verilen bir metabolik dizi yağ asitlerini iki-karbonlu parçalara yıkar. Bu parçalar asetil CoA şeklinde sitrik asit döngüsüne girerler. Beta oksidasyon sırasında NADH ve $FADH_2$ de üretilir ve bunlar da ATP üretimine yol açacak şekilde elektron taşıma zincirine girer. Yağlar, kimyasal yapıları ve yüksek enerji seviyesindeki elektronları (karbon ve hidrojen arasında eşit olarak paylaşılan) nedeniyle karbohidratlardan çok daha mükemmel yakıtlardır. Solunumla okside edilen bir gram yağ, bir gram karbohidratın ürettiği ATP'nin iki katından fazlasını tüketir. Ne yazık ki, kilo vermeye çalışan bir kişinin vücutta birikmiş yağı yakmak için çok çalışması gerekir; çünkü bir gram yağda çok fazla kalori stoklanmıştır.

Biyosentez (Anabolik Yollar)

Hücre enerjiye gereksinim duyduğu gibi, maddeyi de gereksinir. Besinlerdeki organik moleküllerin hepsi ATP üretiminde yakıt olarak okside edilemez. Besinler kalorilere ek olarak, hücrelerin kendi moleküllerini yapabilmeleri için gereksindikleri karbon iskeletlerini de sağlamak zorundadır. Sindirimden sağlanan bazı organik monomerler doğrudan doğruya kullanılabilirler. Örneğin daha önce belirtildiği gibi, besinlerdeki proteinlerin hidrolizi ile ortaya çıkan amino asitler organizmanın kendi proteinlerine katılabilirler. Bununla birlikte sıklıkla gerçekleşen durum, vücudun gereksinim duyduğu özgül moleküllerin besinde bu şekilde bulunmamasıdır. Glikoliz ve sitrik asit döngüsünün ara-ürünleri olarak oluşturulan bileşikler, hücrenin ihtiyacı olan molekülleri sentezlemede kullanabileceği öncüller halinde, anabolik yollara yönlendirilirler. Örneğin, insanlar proteinlerdeki 20 amino asidin yaklaşık olarak yarısını sitrik asit döngüsünden uzaklaştırılan bileşikleri değiştirerek oluşturabilirler. Geri kalan "esasiyel amino asitler" diyetle alınmak zorundadır. Benzer şekilde, piruvattan glukoz, asetil CoA'dan ise yağ asitleri sentezlenebilir. Hiç kuşkusuz bu anabolik yani biyosentetik yollar ATP üretmez. Bunun yerine ATP tüketirler.

Bunlara ek olarak, glikoliz ve sitrik asit döngüsü, hücrelerimizin bazı molekülleri ihtiyaç duyulan başka moleküllere çevirmelerine olanak veren metabolik dönüşümler olarak işlev görür. Örneğin, glikoliz sırasında oluşturulan bir ara-ürün olan dihidroksiaseton fosfat (bakınız Şekil 9.9, 5. basamak) yağların temel öncüllerinden birine dönüştürülür. Eğer gerekenden fazla beslenirsek, besinimiz yağ içermese bile, yağ depolarız. Metabolizma olağanüstü çeşitliliğe ve adapte olma yeteneğine sahiptir.

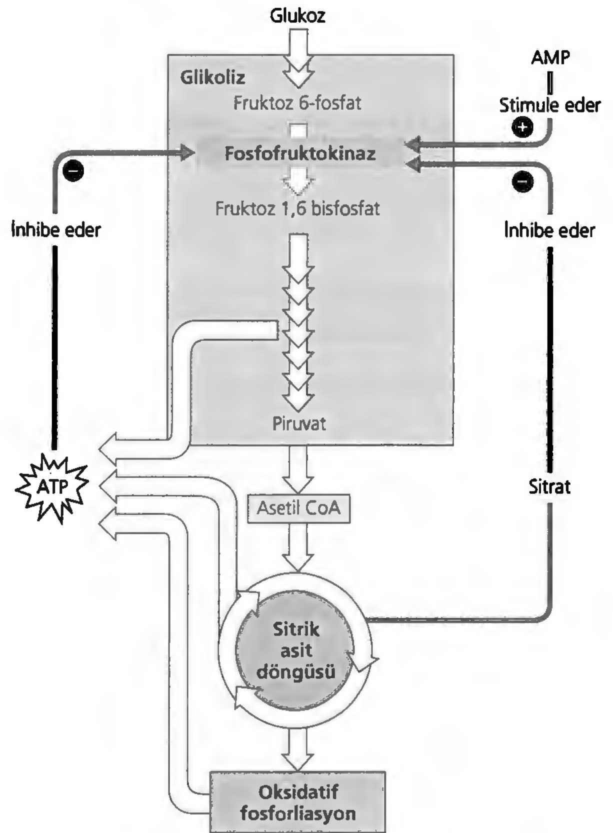
Hücre Solunumunun Geri-bildirimli Mekanizmalar ile Kontrolü

Temel arz ve talep ilkeleri metabolik ekonomiyi düzenler. Hücre belirli bir bileşiği gereksinim duyduğu miktardan fazla yapmaz ve enerjiyi ziyan etmez. Örneğin belirli bir amino asit açısından doygunluk söz konusu ise, bu amino asidi sitrik asit döngüsü ara-ürününden sentezleyen anabolik yol durdurulur. Bu kontrol için en yaygın mekanizma geri-bildirimli inhibisyondur: Anabolik yolun son ürünü, ilk basamaklardan birini katalizleyen enzimi inhibe eder (bakınız Şekil 8.21). Bu kontrol anahtar niteliğindeki metabolik ara-ürünlerin acil olarak gereksinim duyulan ürünlere dönüştürülmesini sağlayarak, gereksiz dönüşümleri engeller.

Hücre katabolizması da denetim altında tutulur. Eğer hücre yoğun bir çalışma içinde ise ve ATP derişimi düşmeye başlarsa, solunum hızlanır. Talebi karşılayacak kadar çok ATP varsa solunum yavaşlar ve değerli organik moleküller başka işlevlere yönlendirilirler. Buradaki kontrol da yine katabolik yoldaki stratejik noktalarda bulunan enzimlerin aktivitelerinin denetlenmesiyle sağlanır. **Şekil 9.20**'de görüldüğü gibi, önemli kontrol noktalarından biri glikolizin 3. basamağını katalizleyen fosfofruktokinaz enzimidir. Bu nokta substratı geridönüşümsüz olarak glikolitik yola yönlendiren ilk basamaktır. Bu basamağın hızının kontrol edilmesiyle, tüm katabolik süreç hızlandırılabilir ya da yavaşlatılabilir. Dolayısıyla, fosfofruktokinaz solunumun hız denetleyicisi olarak düşünülebilir.

Fosfofruktokinaz özgül inhibitör ve aktivatörler için reseptör bölgelere sahip, allosterik bir enzimdir. ATP tarafından inhibe edilir, AMP (adenozin monofosfat) tarafından hızlandırılır. Hücre AMP'yi ADP'den üretir. ATP biriktikçe, enzimin inhibisyonu glikolizi yavaşlatır. Hücresel işler ATP'yi üretiminden daha hızlı tüketiyor ve ADP (ve AMP) ortaya çıkarıyorlarsa, bu enzim tekrar aktif hale gelir. Fosfofruktokinaz sitrik asit döngüsünün ilk ürünü olan sitrata da duyarlıdır. Eğer mitokondride sitrat birikirse, bunun bir kısmı sitozole geçer ve fosfofruktokinazı inhibe eder. Bu mekanizma glikoliz ile sitrik asit döngüsünün hızlarını eşzamanlı hale getirir. Sitratın birikmesiyle, glikoliz yavaşlar ve sitrik asit döngüsüne giren asetil gruplarının miktarı azalır. Eğer ATP'ye olan talebin artışı ya da anabolik yolların sitrik asit döngüsü ara-ürünlerini kullanışı nedeniyle sitrat tüketimi artarsa, glikoliz hızlanır ve ihtiyacı karşılar. Glikoliz ve sitrik asit döngüsünün kritik noktalarındaki diğer enzimlerin kontrol edilmesiyle, metabolik denge daha da güçlendirilir. Hücre metabolizması tutumlu, tedbirli ve cevap verme yeteneğindedir.

Hücre solunumunu ve metabolik yollar organizmalar açısından hayati bir rol oynarlar. Hücre solunumunu ekosistemlerdeki enerji akışı ve kimyasal döngünün geniş kapsamı içine yerleştirebilmek için, Şekil 9.2'i yeniden inceleyiniz. Bizi canlı tutan enerji hücre solunumu tarafından *üretilmez, açığa çıkarılır*. Bizler, fotosentez sırasında besinde depolanmış olan enerjiyi açığa çıkarırız. Bundan sonraki bölümde fotoentezin ışığı nasıl yakaladığını ve onu nasıl kimyasal enerjiye dönüştürdüğünü öğreneceksiniz.



▲ **Şekil 9.20 Hücre solunumunun kontrolü.** Solunum metabolik yolunun belirli noktalarında yer alan allosterik enzimler, glikoliz ve sitrik asit döngüsünün hız denetimlerine yardımcı olan inhibitör ve aktivatörlere cevap verirler. Glikolizin ilk basamaklarından birini katalizleyen fosfofruktokinaz (bakınız Şekil 9.9) bu tip bir enzimdir. Bu enzim AMP (ADP'den türer) tarafından stimule edilirken, ATP ve sitrat tarafından inhibe edilir. Geribildirimli bu düzenleme, solunum hızını hücrenin değişen katabolik ve anabolik gereksinimlerine göre ayarlar.

KAVRAM KONTROLÜ 9.6

1. **BAĞLANTI KUR** Yağ (bakınız Şekil 5.10, s. 75) ve karbohidratın (bakınız Şekil 5.3, s.70) yapılarını karşılaştırınız. Hangi yapısal özellikler yağları çok daha iyi yakıt haline getirir?
2. Vücudunuz hangi durumlarda yağ molekülleri sentezler?
3. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 72'deki Şekil 5.6b'de verilen mikrografta glikojen ile mitokondrinin yerleşimlerini inceleyiniz. Glikojen ile mitokondri anasında nasıl bir bağlantı vardır?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Oksijen ve ATP'nin tümünü kullanmış olan bir kas hücresine ne olur? (Şekil 9.18 ve Şekil 9.20'yi tekrar gözden geçiriniz.)
5. **EĞER ÖYLE İSE?** Yoğun kas aktivitesi sırasında bir kas hücresi yağları konsantre kimyasal enerji kaynağı olarak kullanabilir mi? Açıklayınız. (Şekil 9.18 ve Şekil 9.19'u yeniden gözden geçiriniz.)

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

9 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 9.1

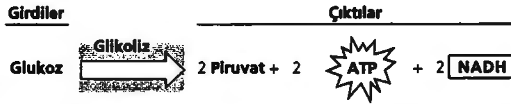
Katabolik yollar organik yakıtları oksitleyerek enerji verir (ss. 164-168)

- Hücreler ATP formunda kimyasal enerji elde etmek için, glukozu ve diğer organik yakıtları yıkar. **Fermentasyon** sırasında glukoz, oksijen olmaksızın kısmen yıkılır. **Hücre solunumu** sırasında glukoz yıkımı tamamlanır; **aerobik solunum**da oksijen reaktant olarak kullanılır. Besin moleküllerinde depolanmış enerji **redoks tepkimeleri** aracılığı ile açığa çıkarılır. Bu tepkimeler sırasında bir bileşiğin elektronları tamamen ya da kısmen bir başka bileşiğe aktarılır. **Oksidasyon** bir bileşiğin elektron kaybetmesi, **redüksiyon** ise elektronların bir başka bileşiğe eklenmesidir.
- Aerobik solunum sırasında glukoz ($C_6H_{12}O_6$) CO_2'e oksitlenirken, oksijen H_2O'ya redüklenir. Elektronlar glukoz ya da diğer organik bileşiklerden oksijene aktarılırken, potansiyel enerji kaybederler. Elektronlar genellikle ilk önce **NAD^+**'ye aktarılır ve onu NADH'ya redüklerler. NADH bu elektronları **elektron taşıma zincirine** aktarır. Elektron taşıma zinciri ise bu elektronları enerji-veren basamaklar aracılığı ile O_2'e ulaştırır. Enerji ATP yapmak için kullanılır.
- Aerobik solunum üç evrede gerçekleşir: (1) **glikoliz**, (2) piruvat oksidasyonu ve **sitrik asit döngüsü** ve (3) **oksidatif fosforilasyon** (elektron taşınması ve kemiozmos).

? *Hücre solunumunda ATP üreten iki süreç olan oksidatif fosforilasyon ve substrat-seviyesinde fosforilasyon arasındaki farkı belirtiniz.*

KAVRAM 9.2

Glikoliz glukozu piruvata oksitleyerek kimyasal enerji verir (ss. 168-169)

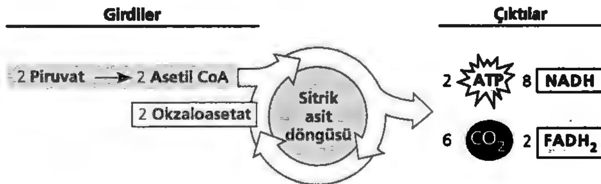


? *Glikolizdeki ATP ve NADH oluşumu için enerji kaynağı nedir?*

KAVRAM 9.3

Piruvat okside edildikten sonra, sitrik asit döngüsü organik moleküllerin enerji veren oksidasyonunu tamamlar (pp. 170-172)

- Ökaryotik hücrelerde piruvat mitokondriye girer ve **asetil CoA**'ya oksitlenir. Asetil CoA ise sitrik asit döngüsünde daha ileri oksidasyona uğrar.

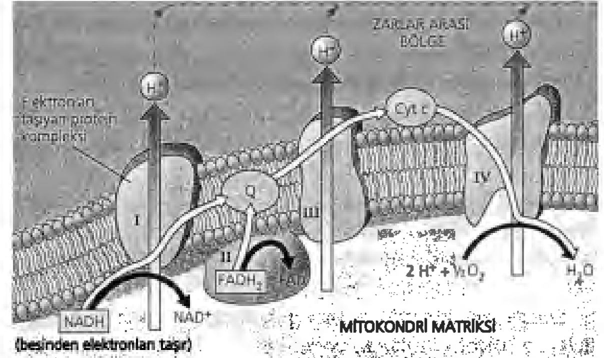


? *Hücre solunumu sırasında glukozun tamamen okside olduğunu gösteren moleküler ürünler nelerdir?*

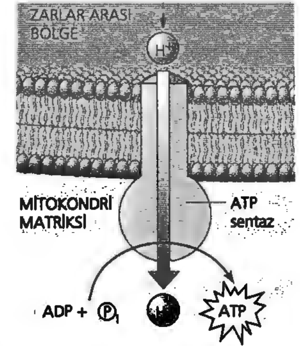
KAVRAM 9.4

Oksidatif fosforilasyon sırasında, kemiozmos elektron taşınmasını ATP sentezi ile eşleştirir (172-177)

- NADH ve $FADH_2$ elektronları elektron taşıma zincirine aktarır. Elektronlar enerji açığa çıkaran birkaç basamakta enerji kaybederek, zincirin sonuna doğru hareket ederler. Zincirin sonunda elektronlar oksijene ulaşır ve onu H_2O'ya redükler.



- Elektron taşıma zincirinin belirli basamaklarında, elektron aktarımı, H^+'ların mitokondri matriksinden zarlar-arası bölgeye (ökaryotlarda) aktarımına neden olur ve enerji **proton-motiv güç** (H^+ gradiyenti) halinde depolanır. H^+'lar **ATP sentaz** içinden matrikse geri difüze olurken, bunların geçişi ADP'nin ATP'ye fosforilasyonunu gerçekleştirir. Bu süreç **kemiozmos** olarak adlandırılır.



- Glukoz molekülünde depolanmış enerjinin yaklaşık olarak %34'ü hücre solunumu sırasında ATP'ye transfer edilir ve en fazla 32 ATP üretilir.

? *ATP sentazın ATP üretme mekanizmasını ayrıntılı olarak açıklayınız. ATP sentazın bulunduğu üç bölgeyi listeleyiniz.*

KAVRAM 9.5

Fermentasyon ve anaerobik solunum hücrelerin oksijen kullanmaksızın ATP üretmesini sağlar (ss. 177-179)

- Oksijen olsa da olmasa da glikoliz substrat-seviyesinde fosforilasyon ile net olarak 2 ATP üretir. Anaerobik koşullar altında, ya anaerobik solunum ya da fermentasyon yer alır. Anaerobik solunumda, son elektron alıcısı osijen olmayan bir elektron taşıma zinciri vardır. Fermentasyonda, daha fazla glukozun oksidasyonu için NAD^+'nin rejenerasyonu gerekir. Bu nedenle NADH'daki elektronlar piruvata ya da bunun bir türevine aktarılır. Yaygın olarak bulunan iki tip fermentasyon **alkol fermentasyonu** ve **laktik asit fermentasyonu**dur.
- Hem fermentasyon, hem de anaerobik ya da aerobik solunum glukozu okside etmek için glikolizi kullanır; ancak, bir elektron taşıma zinciri kullanılsa da (solunum) kullanılmasa da (fermentasyon) bunlar son elektron alıcısı açısından farklıdır. Solunu-

mun ATP verimi daha fazladır; son elektron alıcısı O_2 olan aerobik solunum fermentasyondan 16 misli fazla ATP üretir.

- Glikoliz hemen hemen bütün organizmalarda bulunur ve atmosferde henüz O_2 ortaya çıkmamışken, ilk prokaryotlarda evrimleştiği düşünülmektedir.

? *Fermentasyon mu yoksa anaerobik solunum mu daha fazla ATP üretir? Açıklayınız.*

KAVRAM 9.6

Glikoliz ve sitrik asit döngüsü çok sayıda başka metabolik yol ile bağlantılıdır (ss. 179-181)

- Katabolik yollar çok çeşitli organik molekülden kaynaklanan elektronları hücre solunumuna doğru yönendirirler. Birçok karbohidrat çoğunlukla glukoza dönüştürülür ve daha sonra glikolize girebilir. Proteinlerden kaynaklanan amino asitler amino grupları uzaklaştırıldıktan sonra okside edilir. Yağların yağ asitleri **beta oksidasyon** ile iki-karbonlu parçalara yıkılır ve asetil CoA şeklinde sitrik asit döngüsüne girerler. Anabolik yollar, ya doğrudan besinle alınan küçük molekülleri kullanır ya da glikoliz veya sitrik asit döngüsü intermediyerlerini kullanarak diğer bileşikleri sentezler.
- Hücre solunumu, glikoliz ve sitrik asit döngüsünün kritik noktalarında yer alan allosterik enzimler tarafından kontrol edilir.

? *Hücre metabolizmasında glikoliz ve sitrik asit döngüsünün katabolik yolları anabolik yollarla nasıl kesişir? Açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

SEVİYE 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Oksidatif fosforilasyon sırasında ATP sentezini yürüten *hazır* enerji kaynağı aşağıdakilerden hangisidir?
 a. Glukoz ve diğer organik bileşiklerin oksidasyonu
 b. Elektronların elektron taşıma zincirinde akışı
 c. Oksijenin elektronlara olan ilgisi
 d. ATP sentaz taşıyan mitokondri iç zarının iki yüzü arasındaki H^+ derişimi farkı
 e. ADP'ye fosfat aktarımı

2. Glukoz molekülü için hem fermentasyon hem de hücre solunumunda bulunan ortak metabolik yol hangisidir?
 a. sitrik asit döngüsü
 b. elektron taşıma zinciri
 c. glikoliz
 d. piruvattan asetil CoA sentezi
 e. piruvatın laktata indirgenmesi

3. Mitokondrideki ekzergonik redoks tepkimeleri
 a. prokaryotik ATP sentezini yürüten enerji kaynağıdır.
 b. doğrudan doğruya substrat-seviyesinde fosforilasyon ile eşleşirler.
 c. proton gradiyentinin oluşturulması için enerji sağlarlar.
 d. karbon atomlarını karbon diokside indirgerler.
 e. fosforlanmış ara-ürünler aracılığı ile endergonik süreçlerle eşleşirler.

4. Aerobik oksidatif fosforilasyonda işlev gören elektron taşıma zincirinin son elektron alıcısı hangisidir?
 a. oksijen. b. su. c. NAD^+ d. piruvat. e. ADP

SEVİYE 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Aşağıdaki tepkimede redükleyici ajan hangisidir?
 Piruvat + NADH + $H^+ \rightarrow$ Laktat + NAD^+
 a. oksijen b. NADH c. NAD^+ d. laktat e. piruvat

6. Elektronlar mitokondrideki elektron taşıma zincirinde aktıklarında, aşağıdaki değişikliklerden hangisi gerçekleşir?
 a. Matriksin pH'sı yükselir.
 b. ATP sentaz aktif taşıma ile proton pompalar.
 c. Elektronlar serbest enerji kazanırlar.
 d. Sitokromlar ADP'yi fosforile ederek, ATP oluştururlar.
 e. NAD^+ oksitlenir.

7. Katabolizmadan kaynaklanan CO_2'in çoğu aşağıdakilerden hangisi sırasında açığa çıkar?
 a. glikoliz
 b. sitrik asit döngüsü
 c. laktat fermentasyonu
 d. elektron taşınması
 e. oksidatif fosforilasyon

SEVİYE 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

8. **ÇİZİNİZ** Buradaki grafik aktif solunum yapan bir hücrede mitokondri iç zarının iki tarafı arasında zaman içinde ortaya çıkan pH farkını göstermektedir. Ok ile belirtilen zamanda mitokondriyel ATP sentazın tüm işlevini özgül olarak tamamen inhibe eden bir metabolik zehir eklenmektedir. Grafikteki çizginin geri kalanı için ne beklediğinizi çizerek gösteriniz.



9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
 ATP sentaz enzimleri prokaryotik plazma zarı ile mitokondri ve kloroplastlarda bulunur. Bu durum bu organellerle prokaryotlar arasındaki evrimsel bağlantı hakkında ne gibi bir fikir verir? Farklı kaynaklardan elde edilmiş ATP sentazların amino asit dizileri hipotezinizi destekler mi, yoksa çürütür mü?

10. **BİLİMSEL SORGULAMA**
 1930'larda bazı fizyologlar hastaların kilo vermesine yardımcı olmak üzere, dinitrofenol (DNP) adlı bileşiğin küçük dozlarını öneriyorlardı. Bazı hastaların ölmesi üzerine, bu güvensiz yöntemden vazgeçildi. DNP mitokondri iç zarının çift tabakalı lipidini H^+lara geçirgen hale getirerek, kemiosmotik mekanizmayı ATP sentezinden ayırır. Bunun kilo kaybına ve ölüme nasıl neden olduğunu açıklayınız.

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
 Yeni Ortaya Çıkan Özellikler Oksidatif fosforilasyon -belirli sırayla organize olmuş elektron taşıma zincirinin redoks tepkimelerinden sağlanan enerjinin kullanılması ile ATP üretimi ve bunu takip eden kemiozmos- biyolojik hiyerarşinin her düzeyinde yeni özelliklerin nasıl ortaya çıktığına ait bir örnek oluşturur. Bu konuda kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

BioFlix ile Öğrenme Hücre Solunumu: Girdiler ve Çıktılar • Glikoliz • Asetil CoA Oluşumu ve Sitrik Asit Döngüsü • Oksidatif Fosforilasyon • Özet
Ödev Piruvatın İzlediği Metabolik Yollar
Aktiviteler Kimyasal Bir Geri Dönüşüm Sistemi Kurunuz • Hücre Solunumuna Genel Bakış • Redoks Tepkimeleri • Glikoliz • Sitrik Asit Döngüsü • Elektron Taşınması • Fermentasyon • Glukoz Metabolizması • Discovery Chanel Videosu: Space Plants
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

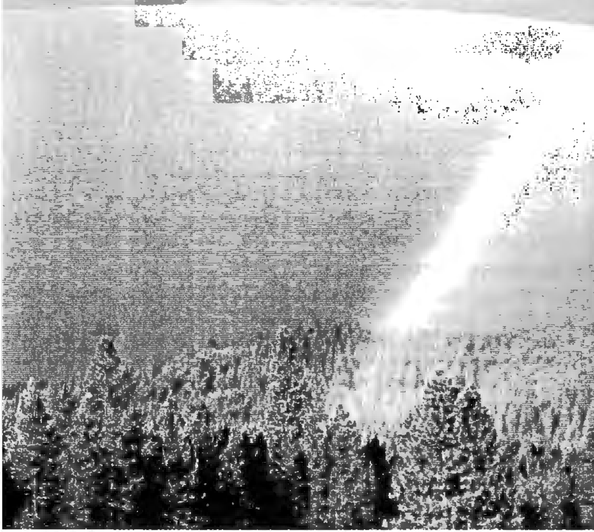
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

10

Fotosentez



▲ **Şekil 10.1 Burada bir gökkuşağındaki renklerin spektrumu olarak gözüken güneş ışığı fotosentez için nasıl enerji sağlayabilir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

10.1 Fotosentez ışık enerjisini besindeki kimyasal enerjiye dönüştürür

10.2 Işık reaksiyonları güneş enerjisini ATP ve NADPH formunda, kimyasal enerjiye dönüştürür

10.3 Calvin döngüsü ATP ve NADPH'deki kimyasal enerjiyi CO_2 i şekere dönüştürmede kullanır

10.4 Sıcak ve kurak iklimli bölgelerde alternatif karbon fiksasyonu mekanizmaları gelişmiştir

GENEL BAKIŞ

Biyosferi Besleyen Süreç

Dünyadaki yaşamın enerjisi güneşten gelir. Bitkilerin kloroplastları 150 milyon kilometre uzaktan, güneşten gelen ışık enerjisini yakalar ve onu şeker ve diğer organik moleküllerde depolanan kimyasal enerjiye dönüştürür. Bu dönüştürme süreci **fotosentez** olarak isimlendirilir. Fotosenteze, ekolojik önemine vurgu yaparak başlayalım.

Fotosentez, doğrudan ya da dolaylı, yaklaşık bütün canlıları besler. Bir organizma enerji ve karbon iskeleti olarak kullandığı organik bileşikleri başlıca iki yolla sağlar:ototrofik ya da heterotrofik beslenme. **Ototroflar** "kendine beslektirler" (*auto-*" kendi", *trophos* ise "beslenen" anlamına gelir); ototroflar diğer canlılardan kökenlenmiş herhangi bir şeyi tüketmeksizin yaşamlarını sürdürürler. Bu canlılar gereksinim duydukları organik molekülleri CO_2'den ve ortamdan elde ettikleri diğer inorganik hammaddelerden üretirler. Ototrof olmayan bütün organizmalar için temel organik bileşik kaynağıdırlar. Bu nedenle biyologlar ototrofları biyosferin *üreticileri* olarak tanımlar.

Bitkilerin yaklaşık hepsi ototroftur; besin maddesi olarak yalnızca topraktaki su ve mineraller ile havadaki karbondioksite gereksinim duyarlar. Özel olarak, bitkiler *foto*ototrofturlar. Yani bitkiler, organik maddeleri sentezlemek için enerji kaynağı olarak ışığı kullanan organizmalardır **(Şekil 10.1)**. Ayrıca algler, bazı diğer protista üyeleri ve bazı prokaryotlar da fotosentez yaparlar **(Şekil 10.2)**. Bu bölümde, pasajlar halinde diğer gruplara da değinmekle birlikte, esas olarak bitkiler üzerinde duracağız. Prokaryotlarda ve alglerde gerçekleşen ototrofik beslenme değişiklikleri Bölüm 27 ve 28'de tartışılacaktır.

Heterotroflar organik maddeyi ikinci büyük bir beslenme yöntemiyle elde ederler. Bu canlılar kendi besinlerini üretemediklerinden, diğer organizmalar tarafından üretilen bileşiklere bağımlıdırlar (*hetero-*"diğer" anlamına gelir). Heterotroflar biyosferin *tüketicileridir*. Bir hayvanın bitkileri ya da diğer hayvanları yemesi, "diğeriyle beslenmenin" en belirgin biçimidir. Bununla birlikte, heterotrofik beslenme daha gizli de gerçekleşebilir. Bazı heterotroflar, leşler, dışkılar ve dökülmüş yapraklar gibi organik kalıntıları parçalayarak ve bu tür maddelerle beslenerek cansız organizmaların kalıntılarını tüketirler. Çoğu mantar ve pek çok prokaryot gereksinim duyduğu besini bu yolla sağlar. İnsanlar dahil, bütün heterotroflar, doğrudan ya da dolaylı, besin ve fotosentezin bir yan ürünü olan oksijen için, tamamen fotoototroflara bağımlıdırlar.

Dünyanın fosil yakıt kaynağı yüz milyonlarca yıl önce ölmüş organizma kalıntılarından oluşur. Yani bir anlamda fosil yakıtlar, güneş enerjisinin çok uzun geçmişteki biri-



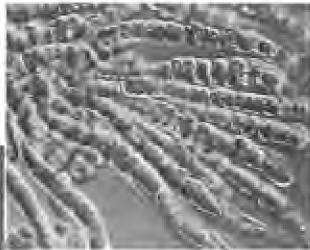
(a) Bitkiler



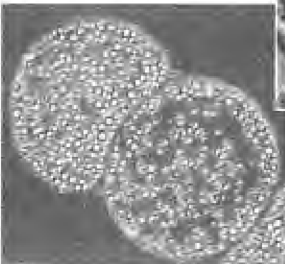
(b) Çok hücreli algler



(c) Tek hücreli protistalar 10 μm



(d) Siyanobakteriler 40 μm



(e) Mor kükürt bakterileri 1 μm

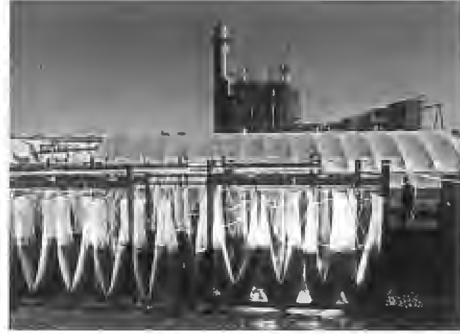
▲ **Şekil 10.2 Fotoototroflar.** Bu organizmalar karbon dioksit ve (çoğu durumda) sudan organik moleküllerin sentezinde ışık enerjisini kullanırlar. Böylelikle kendilerini ve diğer bütün canlıları beslerler. **(a)** Karalarda, bitkiler başlıca besin üreticileridir. Sucul ortamlarda, fotoototroflar tek hücrelileri ve **(b)** bu kahverengi alg gibi, çok hücreli algleri içerirler; **(c)** *Öglena* gibi algsi olmayan bazı tek hücreli Protista üyeleri; **(d)** siyanobakteri olarak isimlendirilen prokaryotlar; ve **(e)** kükürt (hücrelerin içindeki sarı kürecikler) üreten bu mor kükürt bakterileri gibi, diğer fotosentetik prokaryotlar (c-e, LMs).

▼ **Şekil 10.3**

ETKİ

Bitkiler ve Alglerden Alternatif Yakıtlar

Mısır, soya fasulyesi ve amanyoktan elde edilen biyolojik yakıtların fosil yakıtlara takviye yapması ya da hatta fosil yakıtların yerine geçirilmesi amaçlanmaktadır. "Biyoetanol" üretiminde, bitkiler tarafından üretilen nişasta basit olarak glukoza dönüştürülür ve daha sonra mikroorganizmalar tarafından etanole fermente edilir. Alternatif olarak, basit bir kimyasal işlemle, bitkisel yağlardan "biyodizel" üretilebilir. Bu ürünlerin her biri, araçlarda kullanılmak üzere, benzinle karıştırılabilir ya da tek başına kullanılabilir. Bazı tek hücreli alg türleri özellikle prolifik yağ üreticileridir. Bu algler aşağıda gösterilen tüp şeklindeki plastik torbalarda kolayca yetiştirilebilir.



NEDEN ÖNEMLİ İnsanlar fosil yakıtları, bu yakıtların yenilenme hızlarından daha fazla hızlı tüketmektedirler: Fosil yakıtlar yenilenemeyen enerji kaynaklarıdır. Enerji üretiminde fotosentez ürünlerini kullanarak güneş ışığının enerjisinden yararlanmak, maliyeti düşük teknikler geliştirilebilmesi halinde sürdürülebilir bir seçenektir. Genel olarak bu amaçla, alglerin kullanımı kültür bitkilerinin yetiştirilmesinden daha fazla benimsenmektedir. Çünkü kültür alanlarının bu amaçla kullanımı besin kaynaklarını azaltmakta ve fiyatlarını arttırmaktadır.

EK OKUMA A. L. Haag, Algae bloom again, *Nature* 447:520–521 (2007).

EĞER ÖYLE İSE? Fosil yakıtların yakılmasıyla açığa çıkan başlıca ürün CO_2'dir. Bu yanma atmosferdeki CO_2 artışının kaynağıdır. Bilim insanları, yukarıda görüldüğü gibi, bu alglerin fabrikaların ya da kalabalık caddelerin yakınına konulmasını önermektedirler. Bu tür bir düzenleme neden anlamlıdır?

kimleridir. Bu kaynaklar yenilenme hızlarından daha hızlı kullanılmaktadır. Bu nedenle araştırıcılar alternatif yakıtlar bulmak için fotosentez sürecinden yararlanma yöntemlerini araştırmaktadırlar. (**Şekil 10.3**).

Bu bölümde, fotosentezin nasıl iş gördüğünü öğreneceksiniz. Fotosentezin genel ilkelerini gördükten sonra, fotosentezin iki evresini tartışacağız: güneş enerjisinin yakalandığı ve kimyasal enerjiye dönüştürüldüğü ışık reaksiyonları ve kimyasal enerjinin, besindeki organik moleküllerin yapımında kullanıldığı Calvin döngüsü. Son olarak, fotosentezin evrimsel açıdan bazı özelliklerini inceleyeceğiz.

KAVRAM **10.1**

Fotosentez ışık enerjisini besindeki kimyasal enerjiye dönüştürür

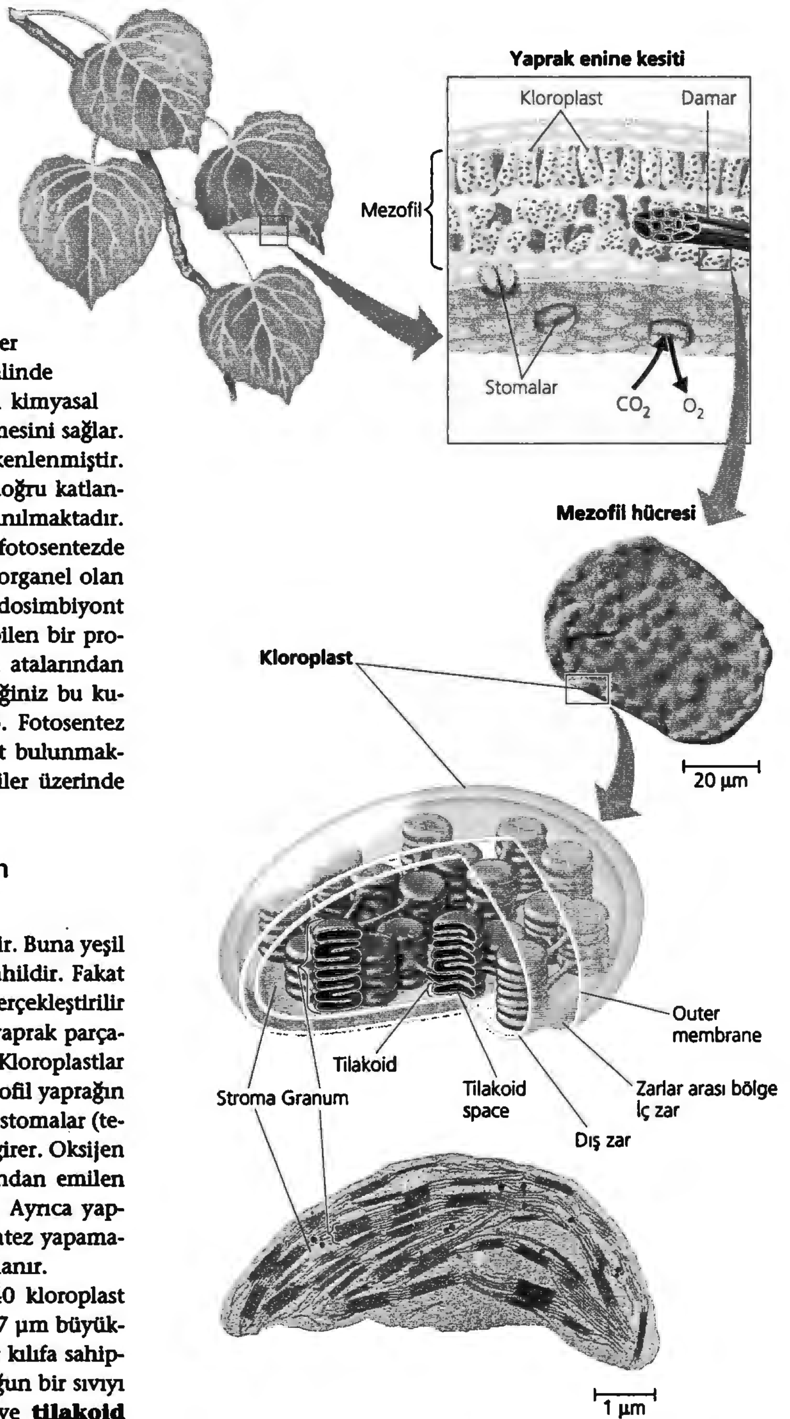
Bir organizmanın ışık enerjisini toplayıp, o enerjiyi organik bileşiklerin sentezinde kullanabilmesi, hücredeki yapısal düzenlenmenin bir sonucudur: Fotosentezde görev alan enzimler ve diğer moleküller bir biyolojik zarda grup halinde bir arada bulunur. Bu yerleşim düzeni, gerekli kimyasal reaksiyon serilerinin etkili bir şekilde gerçekleşmesini sağlar.

Fotosentez olasılıkla bir grup bakteriden kökenlenmiştir. Bu bakterilerin bu tür molekülleri içeren, içe doğru katlanmış plazma zarı bölgelerine sahip oldukları sanılmaktadır. Günümüzde yaşayan fotosentetik bakterilerde fotosentezde görev alan, içe katlanmış zarlar, ökaryotik bir organel olan kloroplastın iç zarları gibi iş görmektedir. Endosimbiyont kuramına göre, ilk kloroplast fotosentez yapabilen bir prokaryot idi. Bu prokaryot ökaryotik hücrelerin atalarından birinin içinde yaşamıştır (Bölüm 6'da öğrendiğiniz bu kuram Bölüm 25'te daha ayrıntılı anlatılacaktır). Fotosentez yapabilen çok çeşitli organizmalarda kloroplast bulunmakla birlikte (bakınız Şekil 10.2) biz burada bitkiler üzerinde odaklanacağız.

Kloroplastlar: Bitkilerde Fotosentezin yapıldığı organel

Bir bitkinin bütün yeşil kısımları kloroplast içerir. Buna yeşil renkli gövdeler ve olgunlaşmamış meyveler dahildir. Fakat pek çok bitkide fotosentez başlıca yapraklarda gerçekleştirilir (**Şekil 10.4**). Üst yüzey alanı 1 mm^2 olan bir yaprak parçasında yaklaşık yarım milyon kloroplast vardır. Kloroplastlar esas olarak **mezofil** hücrelerinde bulunur. Mezofil yaprağın iç kısmındaki dokudur. Karbon dioksit yaprağa stomalar (tekili stoma; Yunanca "ağız" anlamındadır) dan girer. Oksijen de yapraktan stomalardan çıkar. Kökler tarafından emilen su, damarlar aracılığıyla yapraklara gönderilir. Ayrıca yapraklar da damarları, köklere ve bitkinin fotosentez yapamayan diğer kısımlarına şekerleri göndermede kullanır.

Tipik bir mezofil hücresinde yaklaşık 30-40 kloroplast bulunur. Her bir organel yaklaşık 2-4 µm ila 4-7 µm büyüklüğündedir. Bir kloroplast iki zardan oluşan bir kılıfa sahiptir. Bu iki zar **stroma** olarak isimlendirilen yoğun bir sıvıyı kuşatır. Stroma içerisinde keselerden oluşan ve **tilakoid** olarak isimlendirilen bir üçüncü bir zar sistemi bulunur. Tilakoidler stromayı, keselerin iç kısmındaki *tilakoid boşluktan (lümen)* ayırır. Bazı bölgelerde, tilakoidler sütunlar halinde üst üste dizilmiştir. Bu üst üste gelmiş yığınlar grana (tekili *granum*) olarak isimlendirilir. Yapraklara rengini veren yeşil pigment **klorofil** kloroplastın tilakoid zarlarında bulunur.

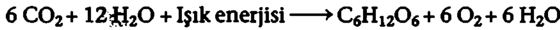


▲ **Şekil 10.4 Bir bitkide Fotosentezin gerçekleştiği bölgeye yakından bakış.** Bitkilerde fotosentez başlıca yapraklarda yapılır. Bu resim sizi bir yaprağa, daha sonra bir hücreye ve sonunda da bir kloroplasta götürecektir. Kloroplast fotosentezin gerçekleştiği organeldir (orta, LM; kaide, TEM).

(Bazı prokaryotların içte yer alan fotosentetik zarları da tilakoid zarlar olarak isimlendirilir; bakınız Şekil 27.7b.) Kloroplast tarafından soğurulan ışık enerjisi, organik moleküllerin sentezlenmesini sağlar. Bitkilerde fotosentezin gerçekleştiği organeli öğrenmiş bulunuyoruz. Şimdi, fotosentezi daha yakından inceleyebiliriz.

Fotosentezde Atomların İzlenmesi: *Bilimsel Sorgulama*

Bilim insanları, bitkilerin kendi besinlerini ürettiği sürecin parçalarını bir araya getirmek için asırlarca çabalamıştır. Her ne kadar basamakların bazıları hala aydınlatılamamış ise de, fotosentezin genel denklemi 1800'lerden beri bilinmektedir. Bitkilerin yeşil kısımları, ışık varlığında, karbondioksit ve sudan organik bileşikleri ve oksijeni üretir. Moleküler formüller kullanılarak, aşağıdaki kimyasal denklem ile, fotosentezin karmaşık kimyasal reaksiyonlar serilerini basitleştirebiliriz:



$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{Işık enerjisi} \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$$

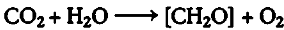
Yukarıdaki formülde, fotosentez ve solunum arasındaki ilişkiyi basitleştirmek için glukoz ($C_6H_{12}O_6$) kullanılmıştır. Fakat aslında, fotosentezin doğrudan ürünü, glukoz yapımında kullanılan üç karbonlu bir şekerdir. Su, denklemin her iki yanında da yer alır. Çünkü fotosentez sırasında 12 molekül su tüketilirken 6 molekül su yeniden üretilir. Yalnızca tüketilen net su moleküllerini göstererek eşitliği basitleştirebiliriz:



$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{Işık enerjisi} \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Denklem bu şekilde yazıldığında, fotosentez sırasında oluşan bütün kimyasal değişikliklerin hücresel solunumda oluşan kimyasal değişikliklerin tam tersi olduğu görülebilir. Bu metabolik süreçlerin her ikisi de bitki hücrelerinde gerçekleşir. Bununla birlikte, kısa bir süre sonra göreceğimiz gibi, kloroplastlar şekerleri, solunumun basamaklarını basitçe tersine çevirerek sentezlemezler.

Şimdi, fotosentez denkleminin olası en basit formunu yazmak için 6'ya bölelim:



$$CO_2 + H_2O \longrightarrow [CH_2O] + O_2$$

Burada, paragrafın içindeki CH_2O gerçek bir şeker olmayıp, bir karbonhidratın genel formülünü göstermektedir. Başka bir deyişle, bir şeker molekülündeki bir karbon atomunun sentezi bir kerede gösterilmiştir. Bu altı kez tekrarlanınca, kuramsal olarak bir glukoz molekülü üretilir. Şimdi, bu basitleştirilmiş formülü kullanarak, fotosentezde reaksiyona giren maddelerden ürüne, araştırıcıların C,H ve O elementlerini nasıl izlediklerini görelim.

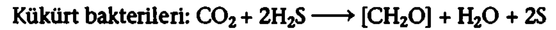
Suyun Ayrıştırılması

Fotosentezin mekanizmasına ilişkin ilk ipuçlarından biri, bitkilerden çıkan O_2'nin CO_2'den değil, H_2O'den kökenlendiğinin bulunmasından sağlanmıştır. Kloroplast, suyu hidrojen ve oksijene ayrıştırır. Bu buluştan önce, fotosentezin karbon dioksiti ayrıştırdığı ($CO_2 \rightarrow C + O_2$) ve daha sonra suyun karbona eklendiği ($C + H_2O \rightarrow [CH_2O]$) görüşü hakimdi. Bu hipotez, fotosentez sırasında serbest kalan O_2'nin CO_2'den geldiğini öngörmekteydi. Bu düşünce Stanford Üniversitesi'nden C. B. Van Niel tarafından 1930'larda sorgulanmıştır. Karbonhidratları CO_2 kullanarak üreten, fakat O_2 açığa çıkarmayan bakteriler üzerinde araştırmalar yapan Van Niel, en azından bu bakterilerde CO_2'nin karbon ve oksijene ayrıştırılmadığı sonucuna varmıştır. Bir grup bakteri fotosentezde suyun yerine hidrojen sülfit (H_2S) kullanmıştır. Bu sırada atık ürün olarak sarı kükürt küreciklerі oluşmuştur (bu kürecikler Şekil 10.2e'de görülmektedir). Aşağıda, bu kükürt bakterilerindeki fotosentezin kimyasal denklemi verilmiştir:



$$CO_2 + 2H_2S \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + 2S$$

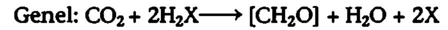
Van Niel bakterilerin H_2S'yi ayrıştırdıklarını ve şeker yapımında hidrojen atomlarını kullandıklarını bildirmiştir. Daha sonra, fotosentez yapan bütün organizmaların bir hidrojen kaynağına gereksinim duyduklarını, fakat kaynakların değişiklik gösterdiğini öne sürerek, düşüncesini genelleştirmiştir.



$$\text{Kükürt bakterileri: } CO_2 + 2H_2S \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + 2S$$



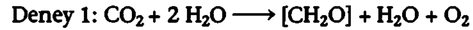
$$\text{Bitkiler: } CO_2 + 2H_2O \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$$



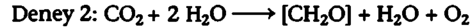
$$\text{Genel: } CO_2 + 2H_2X \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + 2X$$

Böylece, van Niel, bitkilerin, hidrojen atomlarındaki elektronların kaynağı olarak H_2O'yu ayrıştırdıklarını ve yan ürün olarak O_2'yi yaydıklarını bildirmiştir.

Yaklaşık 20 yıl sonra, bilim insanları van Niel'in hipotezini doğrulamışlardır. Bu amaçla, fotosentez sırasında oksijen atomlarının akıbetini izlemek için, bir iz sürücü olarak ağır bir izotop olan oksijen-18 (^{18}O) kullanmışlardır. Yapılan deneylerde, iz sürücünün kaynağı *yalnızca* su olduğunda (1. deney) bitkilerden açığa çıkan O_2'nin ^{18}O ile etiketlendiği bulunmuştur. ^{18}O, CO_2 olarak bitkiye verildiğinde, açığa çıkan O_2'de etiket gözlenememiştir (2. deney). Aşağıdaki özette, kırmızılar, etiketlenmiş oksijen atomlarını (^{18}O) temsil etmektedir:

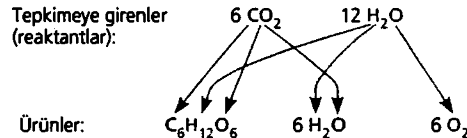


$$\text{Deney 1: } CO_2 + 2\ H_2O \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$$



$$\text{Deney 2: } CO_2 + 2\ H_2O \longrightarrow [CH_2O] + H_2O + O_2$$

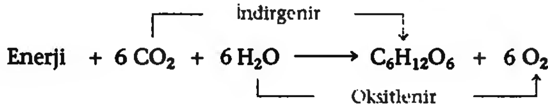
Fotosentez sırasında, hidrojen atomlarının sudan alınarak şekere katılması, atomların yer değiştirmesinin önemli bir sonucudur. Fotosentezin atık ürünü olan O_2 ise atmosfere verilmektedir. **Şekil 10.5**'de fotosenteze katılan bütün atomların akibeti gösterilmiştir.



▲ **Şekil 10.4 Fotosentezde atomların izlenmesi.** CO_2'den gelen atomlar mor, H_2O'dan gelen atomlar ise mavi olarak gösterilmiştir.

Bir Redoks Süreci Olarak Fotosentez

Fotosentez ile hücresel solunumu kısaca karşılaştıralım. Her iki süreçte redoks reaksiyonlarını kapsar. Hücresel solunum sırasında, şekerdeki enerji serbest bırakılır. Bu, hidrojen ile birleşmiş elektronlar taşıyıcılar tarafından oksijene taşınıp, bir yan ürün olarak su oluşunca gerçekleşir (bakınız s. 164). Elektronlar, elektronca negatif oksijene doğru, elektron taşınma zincirinde " aşağı yönde taşındıkça" potansiyel enerjilerini kaybederler. Mitokondri ATP'yi sentezlemek için bu sırada açığa çıkan enerjiyi kullanır (bakınız Şekil 9.15). Fotosentez elektron akış yönünü tersine çevirir. Su ayrıştırılır; açığa çıkan elektronlar sudan gelen hidrojen iyonları ile birlikte karbondioksite taşınarak onu şekere indirgerler.



$$\text{Enerji} + 6\,CO_2 + 6\,H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

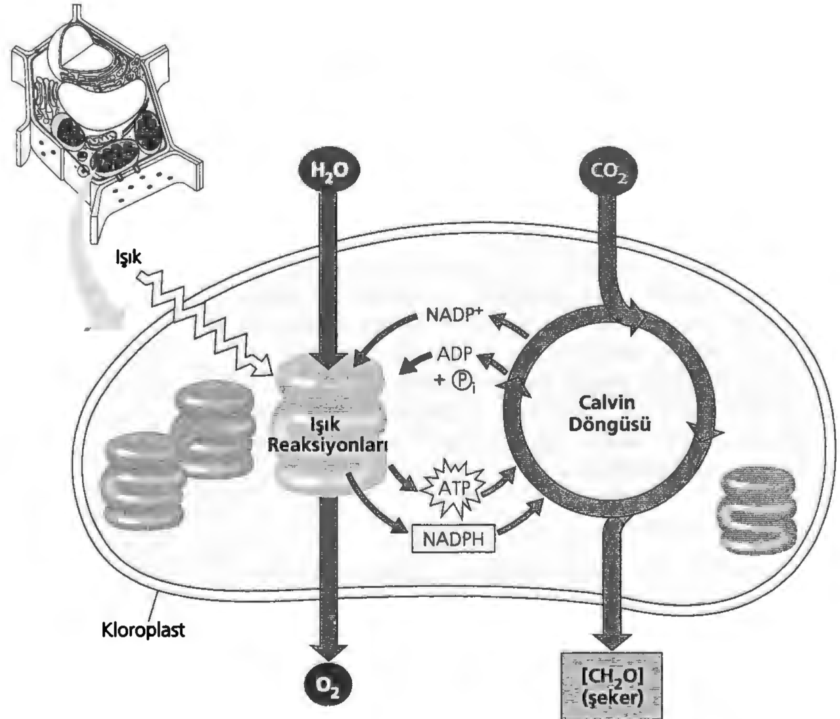
Sudan şekere taşınan elektronların potansiyel enerjisi arttığından, bu süreç enerji gerektirir- başka bir deyişle endergoniktir. Bu enerji artışını ışık sağlar.

Fotosentezde İki Evre: Bir *Ön İnceleme*

Fotosentezin denklemi çok karmaşık bir sürecin basit bit özetidir. Aslında, fotosentez tek bir süreç değil, her biri birden fazla basamağı olan iki süreçtir. Fotosentezin bu iki evresi **ışık reaksiyonları** (fotosentezin *ışıklı* evresi) ve **Calvin döngüsü** (*sentez* evresi) olarak bilinmektedir **(Şekil 10.6)**.

Fotosentezin ışık reaksiyonlarında güneş enerjisi kimyasal enerjiye dönüştürülür. Bu evrede ayrıştırılan su, bir elektron ve proton (hidrojen iyonları, H^+) kaynağı olarak iş görür. Bu sırada, bir yan ürün olarak O_2 açığa çıkar. Klorofil tarafından soğurulan ışık sudan gelen elektronlar ve hidrojen iyonlarının bir alıcıya aktarılmasını sağlar. Bu alıcı **$NADP^+$** olarak isimlendirilir. Elektronlar ve hidrojen iyonları $NADP^+$'de (nikotinamid adenin dinükleotid fosfat) geçici olarak biriktirilir. Elektron alıcısı $NADP^+$, hücresel solunumda bir elektron taşıyıcısı olarak iş gören NAD^+'ın ilk kuzenidir; İki molekül arasındaki tek farklılık, $NADP^+$ molekülünde fazladan bir fosfat grubunun bulunmasıdır. Işık reaksiyonlarında $NADP^+$'yi NADPH'a indirgemek için güneş enerjisi kullanılır. Bu indirgeme işleminde, $NADP^+$'ye, bir H^+ ile birlikte bir çift elektron katılır. Ayrıca, ışık reaksiyonlarında ATP de üretilir. Bunun için, ADP'ye bir fosfat grubunun katılması için, kemiozmoz kullanılır. Bu işlem **fotofosforilasyon** olarak isimlendirilir. Böylece, ışık enerjisi, NADPH ve ATP olmak üzere, iki bileşik formunda kimyasal enerjiye dönüştürülmüş olur. Bunlardan "indirgeyici bir güç" olan NADPH bir elektron kaynağıdır. NADPH'daki elektronlar bir elektron alıcısına geçirilir. ATP ise hücrenin çok yönlü bir enerji birimidir. Işık reaksiyonlarında şeker üretilmediğini kaydediniz; şeker, fotosentezin ikinci evresi olan Calvin döngüsünde üretilir.

Calvin döngüsü, ismini Melvin Calvin'den alır. Melvin Calvin bu döngünün basamaklarını arkadaşlarıyla birlikte 1940'lu yılların sonlarında aydınlatmaya başlamıştır. Bu



▶ **Şekil 10.6 Fotosenteze genel bir bakış: Işık reaksiyonları ve Calvin döngüsü arasındaki işbirliği.** Işık reaksiyonları kloroplastların tilakoid zarlarında, Calvin döngüsü ise stromasında gerçekleşir. Işık reaksiyonlarında ATP ve NADPH üretimi için ışık enerjisi kullanılır. Calvin döngüsüne, ATP kimyasal enerji, NADPH ise indirgeyici güç sağlar. Calvin döngüsü CO_2'nin organik moleküllerle katılımını sağlar. Daha sonra, bu organik moleküller şekere dönüştürülür (En basit şekerlerin formüllerinin, CH_2O'nun birkaç katına sahip olduklarını hatırlayınız.)



BioFlix Fotosentez ile ilgili BioFlix 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** sitesini ziyaret ediniz

döngü, havadaki CO_2'in, kloroplastta önceden bulunan organik moleküllere bağlanmasıyla başlar. Karbonun organik bileşiklere bu ilk katılımı, **karbon fiksasyonu** olarak isimlendirilir. Daha sonra Calvin döngüsü, fikse edilmiş karbonu elektronların katılımı ile karbonhidrata dönüştürür. Bunun için, ışık reaksiyonlarında elektronları kazanmış olan NADPH indirgeyici güç olarak iş görür. Calvin döngüsü CO_2'yi karbonhidrata dönüştürmek için, gene ışık reaksiyonlarında üretilmiş olan ATP formunda kimyasal enerjiye de gereksinim duyar. Dolayısıyla şeker, Calvin döngüsünce üretilir. Fakat Calvin döngüsü bunu ışık reaksiyonlarında üretilen NADPH ve ATP'nin yardımı ile yapar. Calvin döngüsünün metabolik basamakları bazen karanlık reaksiyonları ya da ışıktan bağımsız reaksiyonlar olarak ifade edilir. Çünkü bu evrenin hiçbir basamağında *doğrudan* ışığa gereksinim duyulmaz. Bununla birlikte, pek çok bitkide Calvin döngüsü gündüz oluşur. Çünkü Calvin döngüsünde gereksinim duyulan NADPH ve ATP'yi ışık enerjisi sağlar. Kısacası, kloroplast, fotosentezin iki evresini koordine ederek, ışık enerjisini şeker yapımında kullanır.

Şekil 10. 6'da görüldüğü gibi, ışık reaksiyonu kloroplast tilakoidlerinde, Calvin döngüsü ise stromada oluşur. Tilakoidlerin dış kısmında, $NADP^+$ ve ADP molekülleri sırasıyla elektronları ve fosfatı toplar. Daha sonra NADPH ve ATP stromaya bırakılır. Bu moleküllerin her ikisi de, bırakıldıkları stromada gerçekleşen Calvin döngüsünde yaşamsal rol oynarlar. Şekil 10.6'da, fotosentezin iki evresi, bileşenleri alan ve ürünleri yapan metabolik modüller olarak verilmiştir. Bundan sonraki iki kısma ışık reaksiyonları ile başlayarak, bu iki evrenin nasıl çalıştıklarını yakından inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 10.1

1. Fotosentezde reaksiyona giren moleküller yapraklardaki kloroplastlara nasıl ulaşmaktadır?
2. Bir oksijen izotopunun kullanımı, fotosentezin kimyasının aydınlatılmasına nasıl yardımcı olmuştur?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Calvin döngüsünde, ışık reaksiyonlarında üretilen ATP ve NADPH kullanılır. Eğer bir sınıf arkadaşınız ışık reaksiyonlarının Calvin döngüsüne bağlı olmadığını ve sürekli ışık altında, ATP ve NADPH üretiminin sürebileceğini iddia etmiş olsaydı, nasıl yanıtlardınız?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 10.2

Işık reaksiyonları güneş enerjisini ATP ve NADPH formunda, kimyasal enerjiye dönüştürür

Kloroplastlar güneş enerjisiyle çalışan kimya fabrikalarıdır. Kloroplastın tilakoidleri ışık enerjisini ATP ve NADPH formunda kimyasal enerjiye dönüştürür. Bu dönüşümün daha iyi anlaşılması için, ışığın bazı önemli özelliklerinin bilinmesi gerekir.

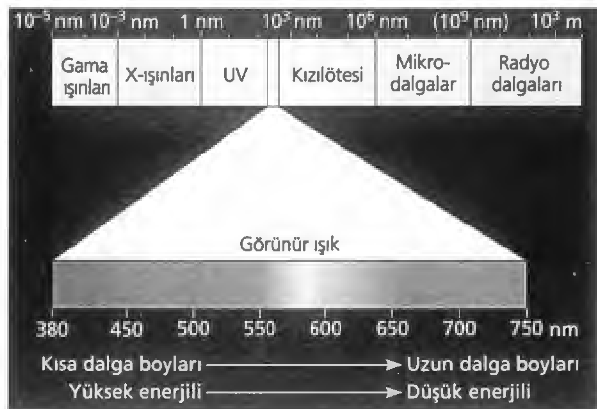
Güneş Işığının Yapısı

Işık, elektromanyetik enerji olarak bilinen bir enerji formudur. Ayrıca, elektromanyetik radyasyon olarak ta isimlendirilir. Elektromanyetik enerji, bir göle düşen bir çakıl taşının oluşturduğu ritmik dalgalar gibi ilerler. Bununla birlikte, elektromanyetik dalgalar, su gibi maddesel bir ortamın bozulmasından çok, elektrik ve manyetik alanlardaki bozulmalardır.

Elektromanyetik dalgalar arasındaki uzaklık **dalga boyu** olarak isimlendirilir. Dalga boyları bir nanometreden kısa (gama ışınları) ve bir kilometreden daha uzun (radyo dalgaları) olabilir. Işığın bu bütün dalga boyu **elektromanyetik spektrum** olarak bilinir (**Şekil 10.7**). Elektromanyetik spektrumun yaklaşık 380 nm ila 750 nm dalga boyu arasındaki dar bir bantı ışığın yaşam için en önemli bölümünü oluşturur. Bu ışın, insan gözüyle çeşitli renkler halinde algılandığından **görünür ışık** olarak bilinir.

Işığı dalgalar şeklinde gösteren ışık modeli, ışığın pek çok yönünü gösterir. Fakat ışık, bazı yönlerden, sanki birbirinden ayrı (kesikli) parçacıklar gibi hareket eder. Bu parçacıklar **fotonlar** olarak isimlendirilir. Fotonlar elle tutulur nesneler olmamakla birlikte, her biri belirli miktarda enerjiye sahip nesneler olarak iş görür. Enerji miktarı ışığın dalga boyu ile ters orantılıdır: dalga boyu kısaldıkça o ışıktaki her bir fotonun enerjisi artar. Dolayısıyla, mor ışığın bir fotonundaki enerji miktarı kırmızı ışığınkinden fazladır.

Her ne kadar güneş elektromanyetik enerjinin bütün spektrumunu yayarsa da, atmosfer seçici bir pencere gibi iş görür. Görünür ışığın geçmesine izin verirken, diğer ışının önemli bir bölümünü dışanda bırakır. Spektrumun gözlerimizle görebildiğimiz kısmı- görünür ışık- aynı zamanda fotosentezin gerçekleşmesini sağlayan ışındır.

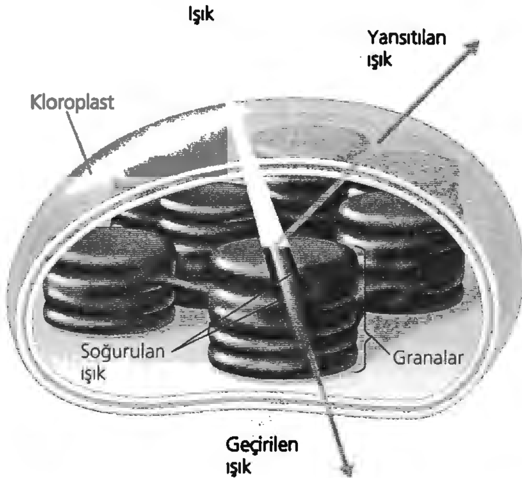


▲ **Şekil 10.7 Elektromanyetik spektrum.** Beyaz ışık, görünür ışığın bütün dalga boylarının bir karışımıdır. Bir prizma farklı dalga boylarındaki ışığı farklı açılarda bükerek beyaz ışığı bileşenlerine ayırır. (atmosferdeki su damlaları, bir gökkuşağı oluşturarak, prizmalar olarak iş görür; bakınız Şekil 10.1.). Fotosentez; beyaz ışık yürütür.

Fotosentetik Pigmentler: Işık Reseptörleri

Işık maddeyle karşılaştığında, yansıtılabilir, geçirilebilir ya da soğurulabilir. Görünür ışığı soğuran maddeler *pigmentler* olarak bilinir. Farklı pigmentler farklı dalga boyundaki ışığı soğurur ve soğurulan dalga boyu yok olur. Eğer bir pigment beyaz ışıkla ışıklandırılırsa, pigment tarafından en fazla yansıtılan ya da geçirilen rengi görürüz (eğer bir pigment bütün dalga boylarını soğurursa siyah gözükür). Bir yaprağa bakınca yeşil görürüz. Çünkü klorofil mor-mavi ve kırmızı ışığı soğurur. Buna karşılık, yeşil ışığı geçirir ya da yansıtır (**Şekil 10.8**). Bir pigmentin ışığın farklı dalga boyunu soğurma yeteneği **spektrofotometre** olarak isimlendirilen bir cihazla ölçülebilir. Bu cihaz, farklı dalga boylarındaki ışık demetlerini bir pigment çözeltisinden geçirerek ışığın, her bir dalga boyunda geçen kısmını ölçer. Bir pigmentin, dalga boyunun bir fonksiyonu olarak soğurduğu ışık, **absorbsiyon spektrumu** olarak isimlendirilir (**Şekil 10.9**).

Kloroplast pigmentinin soğurma spektrumu, fotosentezin oluşması için farklı dalga boyunun oransal etkilerine ilişkin bir ipucu verir. Çünkü ışık, ancak kloroplastlar tarafından soğurulduğu taktirde iş görebilir. **Şekil 10.10a**'da kloroplastlardaki üç farklı pigment tipi görülmektedir: ışık reaksiyonlarında doğrudan yer alan **klorofil a**; yardımcı pigment *klorofil b*; ve karotenoidler olarak isimlendirilen bir grup yardımcı pigment. Klorofil *a*'nın spektrumu, fotosentez için en iyi işi mor-mavi ve kırmızı ışığın gördüğünü gösterir. Çünkü bu ikisi soğurulur. Buna karşın, en az etkili renk yeşildir. Bunu, fotosentezin **etkin (aksiyon) spektrumu** da doğrular (**Şekil 10.10b**). Etkin spektrumu hazırlamak için, önce kloroplastlar farklı renklerdeki ışıkla ışıklandırılır. Daha sonra, dalga boyuna karşı, CO_2 tüketimi ya da O_2 çıkışı gibi fotosentez hızı ölçüm değerleri bir grafikte gösterilir. Fotosentezin etkin spektrumu ilk olarak 1883'te bir Alman botanikçisi Theodor W. Engelmann tarafından gösterilmiştir. O_2 düzeylerini ölçen cihaz keşfedilmeden önce, Engelmann mükemmel bir deney tasarlamıştır. Araştırıcı, fotosentez hızını ölçmek için ipliksi bir alg kullanmıştır (**Şekil 10.10c**). Araştırıcının elde ettiği bulgular, günümüzde elde edilen ve



▲ **Şekil 10.8 Yapraklar neden yeşildirler: Işık-kloroplast ilişkisi.** Kloroplastlardaki klorofil molekülleri mavi-mor ve kırmızı ışığı soğururlar, yeşil ışığı ise yansıtırlar. Yaprakların yeşil gözükmesinin nedeni budur.

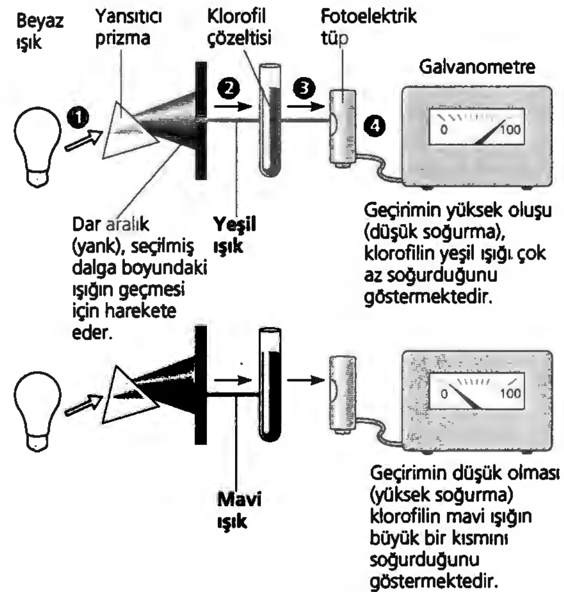
▼ **Şekil 10.9** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

Soğurma Spektrumunun Belirlenmesi

UYGULAMA Bir soğurma spektrumu, belirli bir pigmentin, görünür ışığın farklı dalga boylarını ne kadar iyi soğurduğunu görsel olarak yansıtır. Çeşitli kloroplast pigmentlerinin soğurma spektrumları, bilim insanlarının, her bir pigmentin bir bitkideki rolünü anlamalarına yardım eder.

TEKNİK Bir spektrofotometre bir pigment çözeltisi tarafından soğurulan ve geçirilen farklı dalga boylarındaki ışığın oransal miktarını ölçer.

1. Beyaz ışık bir prizma ile, içerdiği renklere (dalga boylarına) ayrılmıştır.
2. Işığın farklı renkleri, tek tek, örneğin içinden (bu örnekte klorofil) geçirilir. Burada yeşil ve mavi ışık gösterilmiştir.
3. Geçirilen ışık bir fotoelektrik tüpe çarpar. Bu fotoelektrik tüp ışık enerjisini elektrik enerjisine dönüştürür.
4. Elektrik akımı bir galvanometre ile ölçülür. Metredeki değerler, ışığın örnekten geçmiş olan kısmını gösterir. Buradan, soğurulan ışığı belirleyebiliriz.



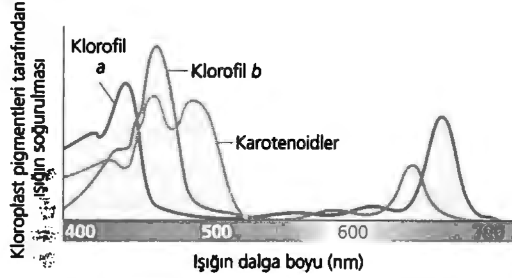
BULGULAR Üç tip klorofil pigmentinin soğurma spektrumları için bakınız Şekil 10.10a.

▼ Şekil 10.10 **SORGULAMA**

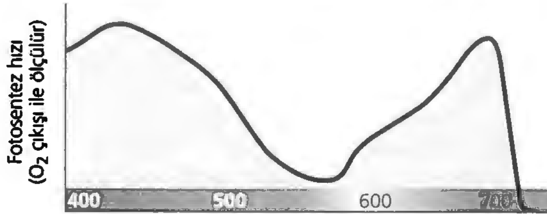
Fotosentezin Yürütülmesinde Işığın Hangi Dalga boyları En Etkilidir?

DENEY Theodor W. Engelmann tarafından gerçekleştirilen klasik deney ile birlikte, soğurma ve etkin spektrum, ışığın hangi dalga boylarının fotosentezde önemli olduğunu göstermektedir.

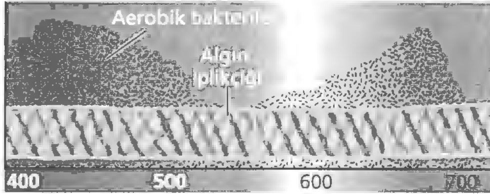
BULGULAR



(a) Absorbsiyon spektrumu. Bu üç eğri, üç tip kloroplast pigmenti tarafından soğurulan dalga boylarını göstermektedir.



(b) Etki (Aksiyon) spektrumu. Bu grafikte dalga boyuna karşı fotosentez hızı gösterilmiştir. Oluşan etkin spektrum klorofil a'nın etkin spektrumuna benzemekle birlikte, tam olarak eşleşmez. Bunun nedeni, kısmen, ışığın klorofil b ve karotenoidler gibi yardımcı pigmentler tarafından soğurulmasıdır.



(c) Engelmann'ın deneyi. 1883'te, Theodor W. Engelmann, ipliksi bir algi bir prizmadan geçirilen ışık ile ışıklandırmıştır. Böylece algin farklı segmentlerinin farklı dalga boylarına maruz kalması sağlanmıştır. Araştırıcı, algin hangi segmentinin en fazla O_2 çıkardığını ve dolayısıyla en fazla fotosentez yaptığını saptamak için bir oksijen kaynağı yakınında yoğunlaşan aerobik bakteriler kullanmıştır. Bakteriler en fazla sayıda, algin, mor-mavi ya da kırmızı ışık ile ışıklandırılmış kısımlarında kümelenmiştir.

SONUÇ Spektrumun mor-mavi ve kırmızı bölgeleri fotosentezin yürütülmesinde en etkilidir.

KAYNAK T. W. Engelmann, *Bacterium photometricum*. Ein Betrag zur vergleichenden physiologie des Licht-und farbensinnes, Archiv. Für Physiologie 30:95-124 (1883).

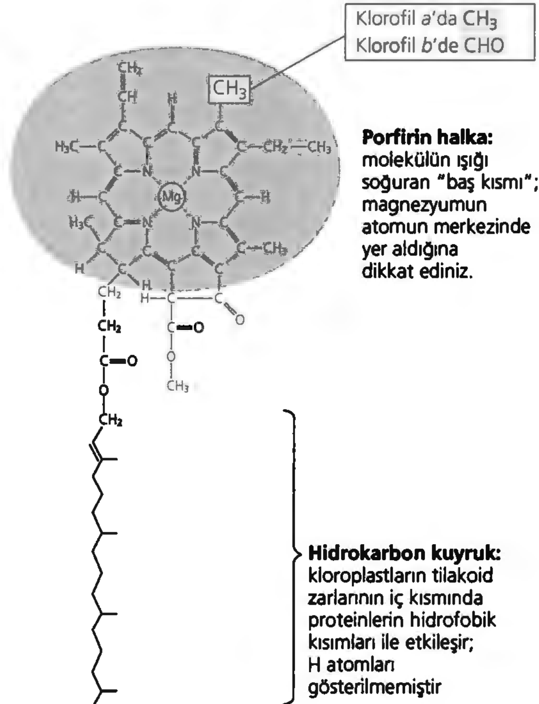
MasteringBiology'deki ilgili Deneysel Sorgulama Ödevine bakınız.

EĞER ÖYLE İSE? Eğer Engelmann sadece kırmızı ışığın geçmesine izin veren bir filtre kullanmış olsaydı, bu, elde edilen bulguları nasıl değiştirirdi?

Şekil 10.10b'de gösterilen etkin spektrum ile belirgin olarak örtüşmektedir.

Şekil 10.10a ve 10.10b'yi karşılaştırınız. Bu karşılaştırmadan sonra, fotosentezin etkin spektrumu ile klorofil *a*'nın etkin spektrumunun tam olarak örtüşmediğini not ediniz. Klorofil *a*'nın soğurma spektrumu, tek başına, fotosentezin yürütülmesinde belirli dalga boyunun etkisini tam olarak gösteremez. Bunun nedeni, kısmen, fotosentezde soğurma spektrumları farklı olan yardımcı pigmentlerin de önemli olmalarıdır. Bu pigmentler, fotosentezde kullanılan renk spektrumunu genişletirler. **Şekil 10.11**'de klorofil *a* ve **klorofil b**'nin yapılan karşılaştırılmıştır. Aralarındaki küçük bir yapısal farklılık, bu iki pigmentin, spektrumun kırmızı ve mavi bölgelerinde az da olsa farklı dalga boylarını soğurmalarına neden olur (bakınız Şekil 10.10a). Bu nedenle, klorofil *a* mavi yeşil, klorofil *b* ise zeytin yeşilidir.

Karotenoidler diğer yardımcı pigmentlerdendir. Karotenoidler mor ve mavi-yeşil ışığı soğurmaları nedeniyle, sarı ve turuncunun çeşitli tonlarında gözüken hidrokarbonlardır (bakınız Şekil 10.10a). Karotenoidler, fotosentezi yürüten renk spektrumunu genişletebilir. Fakat, en azından bazı karotenoidlerin, *ışığa karşı koruma* gibi daha önemli işlevleri vardır. Bu bileşikler aşırı ışık enerjisini soğururlar ve yansıtırlar. Bu yapılmazsa, aşırı ışık enerjisi hücre için zararlı olan



▲ **Şekil 10.11 Bitki kloroplastlarında klorofil molekülünün yapısı.** Klorofil a ve klorofil b, porfirin halkaya bağlanmış işlevsel gruplardan sadece biri açısından farklılık gösterir. (Ayrıca, s. 5'te Şekil 1.4'teki klorofil boşluk doldurma modelini inceleyiniz)

reaktif oksijen molekülleri oluşturarak klorofillere zarar verir ya da oksijenle etkileşir. Kloroplastları ışıktan koruyan karotenoidlerin benzerlerinin, insan gözünde de aynı rolü üstlenmeleri ilginçtir. Sağlıklı besin ürünlerinde bulunan karotenoidler ve karotenoid benzeri moleküller, antioksidan özelliklere sahip "bitki kimyasalları" (Yunanca *fiton*, bitki) dir. Bitkiler gereksinim duydukları bütün antioksidanları sentezlenmelerine karşın, insanlar ve diğer hayvanların, antioksidanların bazılarını besinlerden almaları gerekir.

Klorofilin Işık Tarafından Uyarılması

Klorofil ve diğer pigmentler ışığı soğurduklarında tam olarak ne oluşmaktadır? Soğurulan dalga boyuna karşılık gelen renkler, geçirilen ve yansıtılan ışığın spektrumundan yok olurlar. Fakat enerji yok olmaz. Bir molekül bir ışık fotonunu soğurunca, molekülün elektronlarından biri, kendi potansiyel enerjisinin daha yüksek olduğu bir yörüngeye yükselir. Elektron normal yörüngesindeyken, pigment molekülü temel durumundadır. Bir fotonun soğurulması bir elektronu daha yüksek bir yörüngeye çıkarır. Pigment molekülü bu durumda uyarılmış bir haldedir. Fotonlardan yalnızca enerjisi, temel durum ve uyarılmış durum arasındaki enerji farkına eşit olanlar soğurulur. Enerji düzeyindeki bu fark, bir tip molekülden diğerine değişiklik gösterir. Dolayısıyla, belirli bir bileşik yalnızca özel dalga boylarına karşılık gelen fotonları soğurur. Bu durum, her bir pigmentin spektrumunun neden o pigmente özgü olduğunu açıklar.

Bir fotonun soğurulması sonucu bir elektron temel durumdan uyarılmış duruma yükseltince, elektron orada uzun bir süre kalamaz. Yüksek enerjili bütün durumlar gibi, uyarılmış durum da kararsızdır. Genel olarak, izole pigment molekülleri ışığı soğurunca, uyarılmış elektronlar saniyenin milyarda biri kadar kısa bir sürede temel durumlarına geri dönerler. Bu sırada fazladan kazanmış oldukları enerjiyi ısı olarak yayarlar. Güneşli bir günde bir otomobilin üst kısmının çok sıcak olmasının nedeni, ışığın ısıya dönüşmesidir. (Beyaz araçlar en serindir. Çünkü ultraviyole ve diğer gözle görünmeyen ışını soğursalar da, görünür ışığın tüm dalga boyunu yansıtırlar). İzole klorofil dahil, bazı pigmentler fotonları soğurduktan sonra ısının yanında ışık ta yayarlar. Uyarılmış elektronlar temel durumlarına döndükçe, fotonlar yayılır. Bu ışık yayılması flüoresans olarak isimlendirilir. Eğer kloroplastlardan izole edilmiş klorofil çözeltisi ışıklandırılırsa, spektrumun kırmızı-turuncu kısmında flüoresans yapar ve aynı zamanda ısı yayar **(Şekil 10.12).**

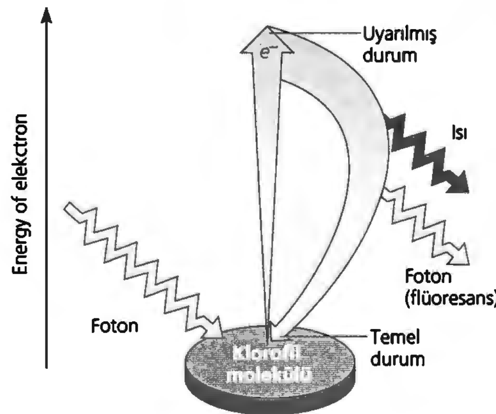
Bir fotosistem: Işık Hasat Eden Kompleksler ile Birleşmiş Bir Reaksiyon Merkezi Kompleksi

Işık enerjisinin soğurulması sonucu uyarılan klorofil molekülleri, izole edilmiş klorofillere göre, izole edilmemiş klorofillerde çok farklı sonuçlar verir (bakınız Şekil 10.12). Tilakoid zarın doğal ortamında, klorofil molekülleri diğer küçük organik moleküller ve proteinlerle birlikte düzenlenmişlerdir. Bu kompleksler fotosistemler olarak isimlendirilir.

Bir **fotosistem, bir reaksiyon merkezi** kompleksinden oluşur. Bu kompleks ışık hasat eden birkaç adet kompleks tarafından kuşatılmıştır **(Şekil 10.13).** Reaksiyon merkezi kompleksi, bir çift özel bir klorofil molekülünü barındıran, organize protein topluluğudur. Her bir **ışık hasat eden kompleks**, proteinlerle birleşmiş çeşitli pigment moleküllerinden (klorofil *a* ve klorofil *b* ve karotenoidleri de içerebilen) oluşmuştur. Pigment moleküllerinin sayısı ve tipi, tek bir pigment molekülüne göre, bir fotosistemin, daha geniş bir yüzey alanı ile spektrumun daha geniş bir bölümünü toplamasını sağlar. Bu ışık toplayan kompleksler, birlikte, reaksiyon merkezi kompleksi için anten olarak iş görürler. Bir pigment molekülü bir fotonu soğurunca, enerji, ışık toplayan kompleksin içinde, bir pigment molekülünden diğerine geçirilir ve sonunda, reaksiyon merkezine ulaştırılır. Bu bir anlamda, bir stattaki seyircilerin oluşturdukları "dal-

▶ Şekil 10.12 İzole klorofilin ışık ile uyarılması. (a) Bir fotonun soğurulması bir klorofil molekülün temel durumundan uyarılmış duruma geçmesine neden olur. Foton bir elektronu, potansiyel enerjisi daha yüksek bir yörüngeye çıkarır. Eğer ışıklandırılmış molekül izole ise, uyartılmış elektron hızla temel durumda olduğu yörüngeye döner ve sahip olduğu fazla enerjiyi ısı ve flüoresans (ışık) olarak yayar. (b) Ultraviyole ışık ile uyartılan bir klorofil çözeltisi kırmızı-turuncu bir ışık yayar.

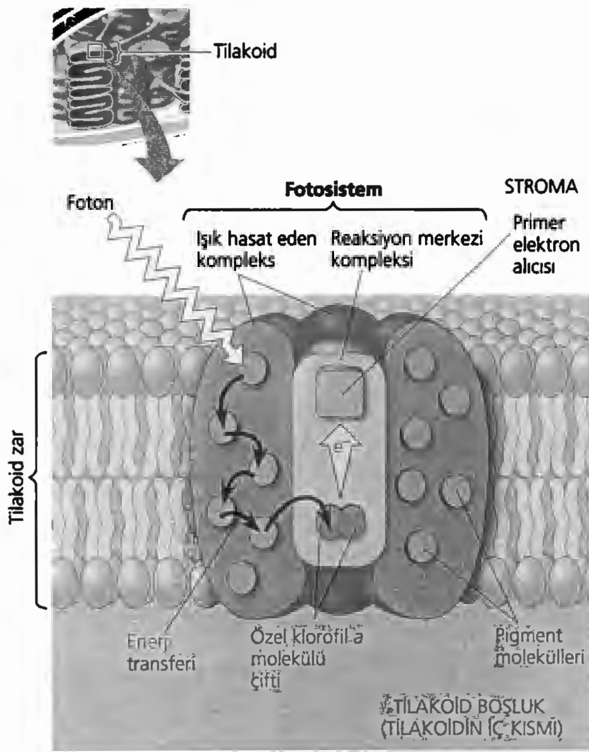
EĞER ÖYLE İSE? *Bir çözeltinin içerdiği ile aynı miktarda klorofil içeren bir yaprağa aynı miktarda ultraviyole ışık uygulanırsa, flüoresans yapmayacaktır. Çözelti ve yaprağın flüoresans emisyonları arasındaki farklılığı açıklayınız.*



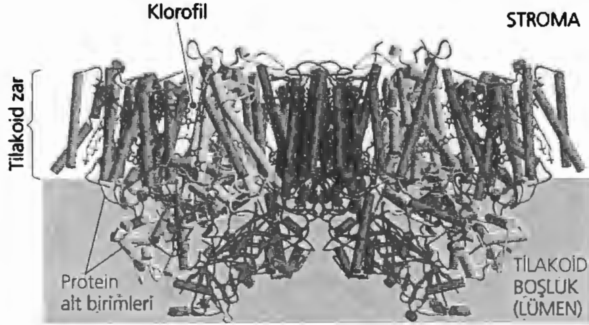
(a) İzole klorofil molekülün uyarılması



(b) Flüoresans



(a) Bir fotosistemin ışığı toplaması. Bir foton, ışık hasat eden kompleksteki bir pigment molekülüne çarpınca, enerji reaksiyon merkezine ulaşıncaya kadar bir molekülden diğerine geçirilir. Bu resimde, özel bir klorofil a molekülü çiftinde uyarılmış olan bir elektron primer elektron alıcısına geçirilmektedir.



(b) Fotosistem II'nin yapısı. X-ışını kristalografiye dayanan bu bilgisayar modeli, yan yana iki fotosistem kompleksini göstermektedir. Klorofil moleküllerinin (küçük yeşil küreler ve parlak modeller) arasına protein alt birimleri yerleşmiştir (silindirler ve şeritler). Basit olması açısından, bu bölümün geri kalanında fotosistem II tek bir kompleks olarak gösterilecektir.

▲ **Şekil 10.13 Bir fotosistemin yapı ve işlevi.**

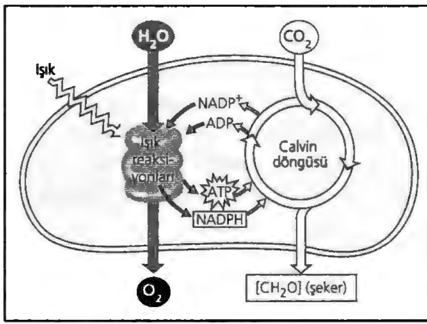
galanmalara" benzer. Ayrıca, reaksiyon merkezi kompleksi, elektronları alarak indirgenen bir molekül içerir; bu molekül **primer elektron alıcısı** olarak isimlendirilir. Reaksiyon merkezi kompleksindeki bir çift klorofil *a* molekülü özeldir. Çünkü bu elektron çiftinin moleküler ortamı, konumu ve birleşmiş olduğu diğer moleküller-, onların, ışık enerjisini, yalnızca kendi elektronlarından birini daha yüksek bir enerji düzeyine çıkarabilmek değil, aynı zamanda o elektronu farklı bir moleküle-primer elektron alıcısına geçirmek için kullanabilmelerini sağlar.

Güneş enerjisinin yardımıyla, bir elektronun reaksiyon merkezindeki klorofil *a* çiftinden primer elektron alıcısına aktarılması, ışık reaksiyonlarının ilk basamağını oluşturur. Klorofile ait elektron daha yüksek bir enerji düzeyine çıktıktan hemen sonra primer elektron alıcısı tarafından yakalanır; bu bir redoks reaksiyonudur. Şekil 10.12'de gösterilen cam kaptaki izole klorofil, ortamda elektron alıcısı bulunmadığından flüoresans yapar. Dolayısıyla, ışıkla uyarılmış klorofilin elektronları doğrudan temel durumlarına geri dönerler. Fakat, bir kloroplastta kolaylıkla bir elektron alıcısı bulunur. Bu nedenle, uyarılmış elektronun potansiyel enerjisi, ısı ve ışık olarak çevreye dağıtılmaz. Dolayısıyla, her bir fotosistem- ışık toplayan kompleksler tarafından kuşatılan bir reaksiyon merkezi kompleksi- kloroplastta bir birim olarak iş görür. Bu birim, ışık enerjisini sonunda şeker sentezinde kullanılan kimyasal enerjiye dönüştürür.

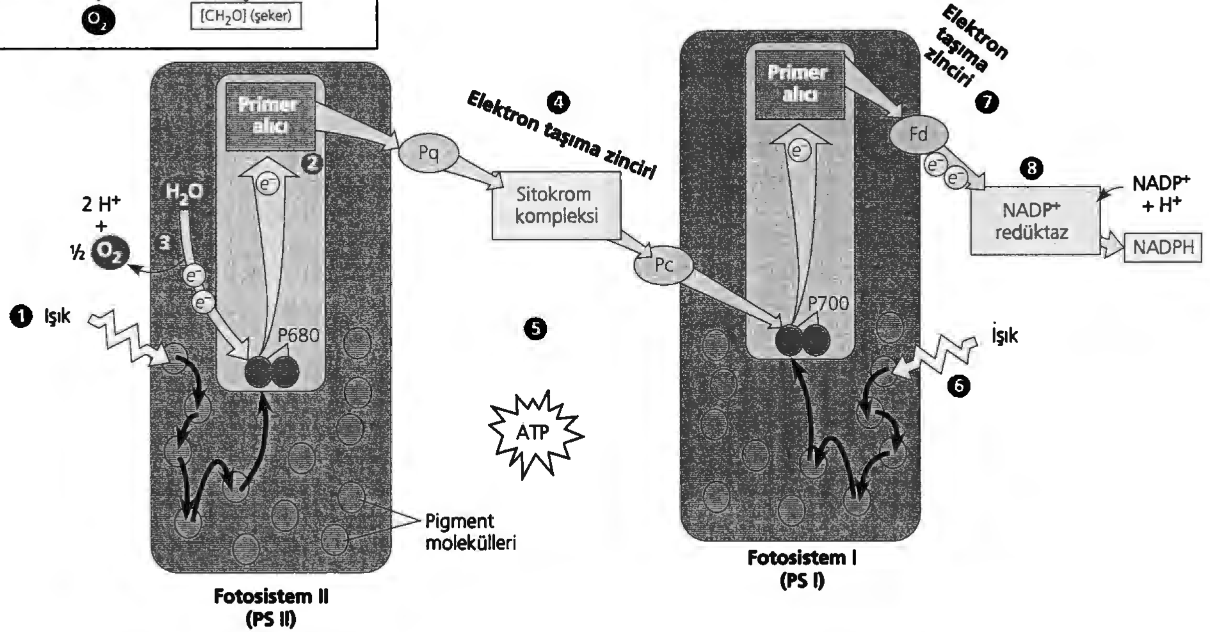
Tilakoid zarda, fotosentezin ışık reaksiyonlarında işbirliği yapan iki fotosistem bulunur. Bunlar **fotosistem II (PSII)** ve **fotosistem I (PSI)** olarak isimlendirilir. (Bu sistemler keşfedilme sıralarına göre isimlendirilmişlerdir, fakat ışık reaksiyonlarında ilk olarak fotosistem II iş görür.) Fotosistemlerin her birinde, kendilerine özgü bir reaksiyon merkezi kompleksi bulunur-özel proteinlerle birleşmiş, özel bir çift klorofil *a* molekülüne bitişik, belirli tipteki bir primer elektron alıcısı. Fotosistem II'nin reaksiyon merkezindeki klorofil *a*, 680 olarak bilinir. Çünkü bu pigment 680 nm (spektrumun kırmızı bölgesi) dalga boyundaki ışığı en iyi soğurur. Fotosistem I'in reaksiyon merkezi kompleksindeki klorofil *a* ise P700 olarak isimlendirilir. Çünkü bu klorofil *a*, 700 nm dalga boyunu (spektrumun uzak-kırmızı bölgesi) en iyi soğurur. Bu iki pigment, yani P680 ve P700, hemen hemen klorofil *a* molekülleri ile aynıdır. Bununla birlikte, bunların tilakoid zarda farklı proteinlerle birleşmiş olmaları, iki pigmentteki elektron dağılımını etkiler ve ışığı algılama özelliklerinde önemsiz bir farklılık yaratır. Şimdi, ışık reaksiyonlarının başlıca iki ürünü olan ATP ve NADPH'ı üretiminde iki fotosistemin ışık enerjisini nasıl kullandıklarını görelim.

Düz (Devirsiz) Elektron akışı

Işık, ATP ve NADPH'ın sentezlenmesini sağlar. Bunu, kloroplastların tilakoid zarlarına gömülmüş iki fotosisteme enerji kazandırarak yapar. Bu enerji dönüşümünde kilit nokta, elektronların tilakoid zarda bulunan fotosistemler ve diğer moleküler bileşenlerden akışıdır. Bu elektron akışı, de-



▼ **Şekil 10.14 Devirsel olmayan elektron akışı ışık reaksiyonları sırasında ATP ve NADPH'ı nasıl üretir.** Altın renkli oklar, sudan NADPH'a, ışık tarafından yürütülen elektron akışını izlemektedir.



virsel (düz) elektron akışı olarak isimlendirilir. **Şekil 10.14**'te görüldüğü gibi, bu süreç fotosentezin ışık reaksiyonlarında gerçekleşir. Aşağıdaki basamaklar, şekilde numaralandırılmış basamaklara karşılık gelmektedir.

❶ Bir ışık fotonu PSII'nin ışık hasat toplayan kompleksindeki bir pigment molekülüne çarpar ve bu pigmentin elektronlarından birini daha yüksek enerji düzeyine çıkarır. Bu elektron temel düzeyine geri dönerken, bitişikteki bir pigment molekülündeki bir elektron eş zamanlı olarak uyarılmış duruma yükselir. Bu süreç, enerji diğer pigment moleküllerine gönderildikten sonra, PSII reaksiyon merkezi kompleksindeki bir çift klorofil *a* molekülüne ulaşıncaya kadar sürer. Reaksiyon merkezine ulaşan enerji, bu klorofil çiftindeki bir elektronu daha yüksek bir enerji düzeyine yükseltir.

❷ Bu elektron uyarılmış olan P680'den primer elektron alıcısına gönderilir. Bir elektronun kaybetmiş olan P680'i, $P680^+$ olarak gösterebiliriz.

❸ Bir enzim, su molekülünün, iki elektron, iki hidrojen iyonu (H^+) ve bir oksijen atomuna ayrışmasını katalizler. Elektronlar birer birer $P680^+$ çiftine verilirler. Böylece primer elektron alıcısına geçirilen her bir elektronun yeri doldurulmuş olur. ($P680^+$, bilinen en iyi oksitleyici ajandır; $P680^+$'deki elektron "boşluğunun" doldurulması gerekir. Bu durum, ayrışan su molekülünün elektronlarının transferini büyük ölçüde kolaylaştırır.) H^+ tilakoid lümene serbest bırakılır. Oksijen atomu başka bir su molekülünün ayrışmasıyla oluşan bir oksijen atomu ile birleşerek O_2'yi oluşturur.

❹ Uyarılan her bir elektron, bir elektron taşıma zinciri aracılığıyla PSII ve PSI'nin primer elektron alıcısından geçer. Elektron taşıma zincirinin elemanları hücresel solunumda iş gören elektron taşıma elemanları ile benzerlik gösterir. PSII ve PSI arasındaki elektron taşıma zinciri, elektron taşıyıcısı plastokinon (Pq), bir sitokrom kompleksi ve plastosiyanin (Pc) olarak isimlendirilen bir proteinden oluşmuştur.

❺ Elektronların daha düşük bir enerji düzeyine, egzergonik "düşüşü" ATP sentezi için enerji sağlar. Elektronlar sitokrom kompleksinden geçtikçe, H^+ tilakoid lümene pompalanır. Pompalanan H^+, proton gradiyentine (derecelenmesine) katkı yapar. Bu gradiyent daha sonra, kemiozmozda kullanılır.

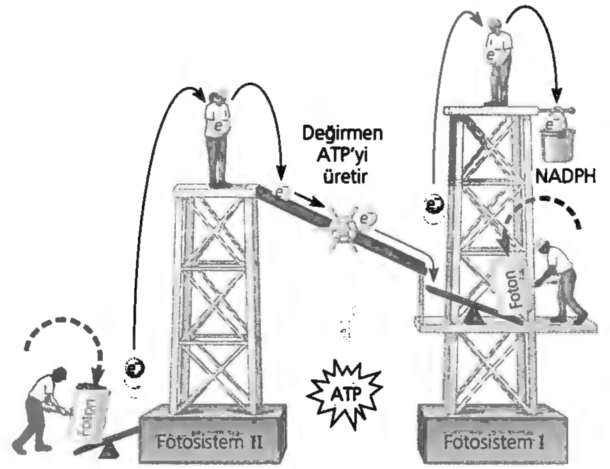
❻ Bu sırada, ışık enerjisi, ışık toplayan pigment kompleksleri aracılığıyla PSI'in reaksiyon merkezine gönderilir. Bu gönderme sonucu, PSI'in reaksiyon merkezindeki bir çift klorofil *a* molekülünün bir elektronu uyarılır. Işıkla uyarılmış elektron daha sonra PSI'in primer elektron alıcısına aktarılır. Bu aktarım, P700'de bir "boşluk" yaratır – bu aşamada P700, $P700^+$ olarak isimlendirilir. Başka bir deyişle, $P700^+$, PSII'den elektron zincirinin tabanına ulaş-

mış olan bir elektronu alır ve böylece bir elektron alıcısı olarak iş görür.

❼ Işık tarafından uyarılmış elektronlar bir dizi redoks reaksiyonuyla PSI'in primer elektron alıcısından ikinci bir elektron taşıma zincirine geçirilir. Bu taşınıma ferrodoksin (Fd) proteini aracılık eder. (Bu taşınım zinciri bir proton gradiyenti (derecelenmesi) oluşturmadığı için ATP üretilmez.)

❽ Elektronların Fd'den $NADP^+$'ye geçişini $NADP^+$ redüktaz enzim katalizler. $NADP^+$'nin NADPH'a indirgenmesi için iki elektron gerekir. Bu molekülün enerji düzeyi suyunkinden daha yüksektir. Bu nedenle, içerdiği elektronlar daha önce suda bulunan elektronlara göre, Calvin döngüsü reaksiyonlarında daha kolaylıkla kullanılabilir. Ayrıca bu süreç, H^+'ın stromadan uzaklaştırılmasını sağlar.

Şekil 10.14'teki şema ne kadar karmaşık olursa olsun, şemanın işlevini izlemeyi unutmayın. Işık reaksiyonlarında ATP ve NADPH üretimi için güneş enerjisi kullanılır. ATP ve NADPH, Calvin döngüsünün karbonhidrat sentezleyen reaksiyonlarına sırasıyla kimyasal enerji ve indirgeyici güç sağlar. Işık reaksiyonlarında devirsiz (düz) elektron akışları sırasında, elektronların enerjisindeki değişiklik **Şekil 10.15**'te mekaniksel olarak gösterilmiştir.



▲ **Şekil 10.15 Işık reaksiyonları sırasında devirsel olmayan elektron akışının mekanik bir benzeri.**

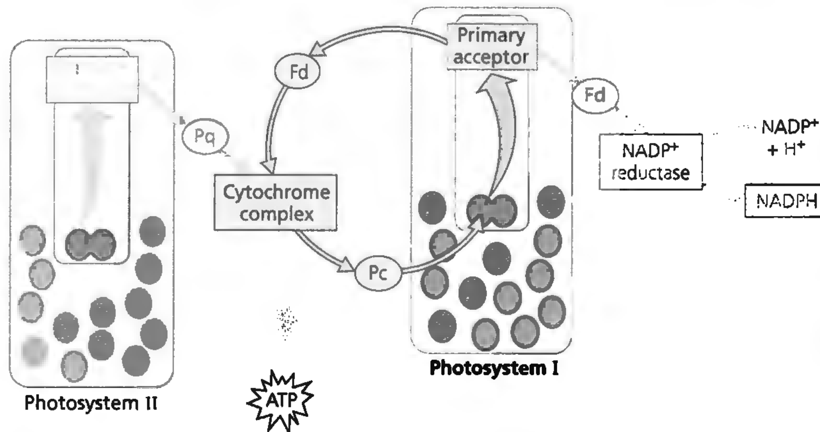
Devirsel Elektron Akışı

Bazı durumlarda, ışık tarafından uyarılmış elektronlar, **devirsel elektron akışı** olarak isimlendirilen başka bir yol izleyebilirler. Bu elektronlar Fotosistem II'i değil, Fotosentez I'i kullanırlar. **Şekil 10.16**'da, aslında devirsel elektron akışının bir kısa devre olduğu görülebilir: bu döngüde, elektronlar ferredoksinden(Fd) sitokrom kompleksine geri döner. Oradan da PSI reaksiyon merkezi kompleksindeki bir P700 klorofiline doğru akarlar. Bu akış sırasında NADPH üretilmez ve oksijen açığa çıkmaz, ancak devirsel elektron akışı sonucunda ATP üretilir.

Günümüzde yaşayan bazı fotosentetik bakterilerde Fotosistem II bulunmaz; bunun yerine, bu organizmalar fotosistem I'e sahiptirler; mor kükürt bakterilerini içeren bu türler için (bakınız Şekil 10.2e) devirsel elektron taşınımı fotosentezde ATP üretiminin tek yoludur. Evrimsel biyologlar bu bakteri gruplarının diğer bakterilerden kökenlendikleri ve kökenlendikleri bu bakterilerde ilk oluşan fotosentezin devirsel elektron akışına benzediğini öne sürmektedirler.

Devirsel elektron akışı, her iki fotosisteme sahip olan fotosentetik türlerde de ortaya çıkabilir; örneğin, şu ana kadar incelenmiş ökaryotların yanında, Şekil 10.2'de gösterilen siyanobakteriler bu organizmalar arasındadır. Her ne kadar, bu sürecin kısmen bir "evrimsel kalıntı" olduğu düşünülüyor ise de, bu organizmalara yarar sağladığı açıktır. Devirsel elektron taşınımına sahip olmayan mutant bitkiler düşük ışıkta iyi büyürlerken, şiddetli ışık koşullarında büyümeleri zayıflamaktadır. Bu bulgular, devirsel elektron akışının olasılıkla ışığa karşı koruyucu bir etkisinin olduğunu göstermektedir. Devirsel elektron taşınımının özel bir fotosentez adaptasyonu (C_4 bitkileri; bakınız kavram 10.4) ile ilişkisi olduğundan, daha sonra ayrıntılı anlatılacaktır).

ATP sentezi, ister devirsiz isterse devirsel elektron taşınımı sonucunda oluşsun, gerçek mekanizma aynıdır. Calvin döngüsünü incelemeye geçmeden önce kemiozmozu inceleyelim. Kemiozmoz, zarları, redoks reaksiyonları ile ATP üretimini eşleştirmede kullanan bir süreçtir.



◄ **Şekil 10.16 Devirsel elektron akışı.** PSI'in ışık tarafından uyarılmış elektronları ara sıra sitokrom kompleksi ve plastosiyanin (Pc) aracılığıyla ferrodoksin (fd) üzerinden geri döner. Bu elektron devresi ATP sağlar (kemiozmoz ile), fakat NADPH üretmez. Devirsel olmayan elektron akışının "gölge şeklindeki görüntüsü", devirsel elektron akışı ile karşılaştırma yapmak için eklenmiştir. Bu şekilde gösterilen iki ferredoksin molekülü, aslında bir adet olup, aynı moleküldür- PSI'in elektron taşıma zincirinde son elektron taşıyıcısı.

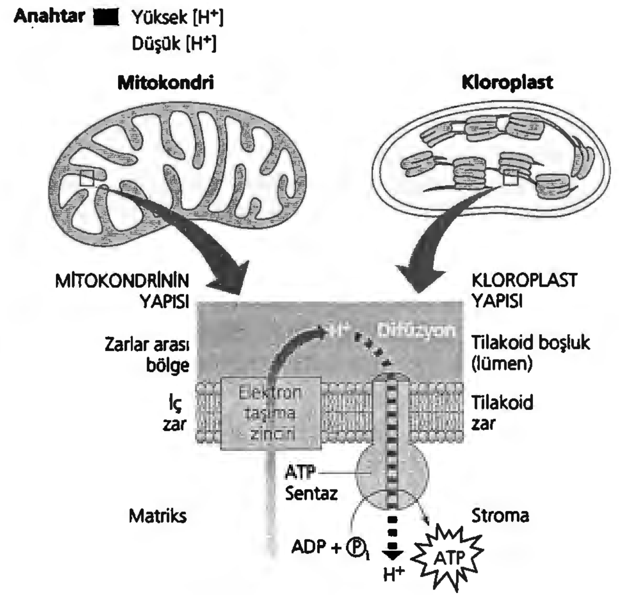
? *Şekil 10.5'i inceleyiniz. Devirsel elektron taşınımı ile mekanik bir analojiyi göstermek için, onu nasıl değiştirebilirdiniz, açıklayınız.*

Kloroplastlarda ve Mitokondrilerde Kemiozmozun Karşılaştırılması

Kloroplastlar ve mitokondriler aynı temel mekanizmayı, yani kemiozmozu kullanarak ATP üretirler. Bir zarda bir araya toplanmış bir elektron taşıma zinciri, elektronlar, giderek elektronca daha negatif olan bir dizi elektron taşıyıcısından geçerken, zarın karşı tarafına protonları pompalar. Elektron taşıma zincirleri böylelikle redoks enerjisini bir proton itici güce dönüştürürler. Proton itici güç, zarın iki yanında bir H^+ gradiyenti (derecelenmesi) şeklinde biriktirilen potansiyel enerjidir. Aynı zarda bulunan bir ATP sentaz kompleksi, hidrojen iyonlarını, derişimlerinin (konsantrasyonlarının) yüksek olduğu bölgeden düşük olduğu bölgeye difüzyonla geçirir. Bu sırada ADP fosforlanır. Sitokromlar olarak isimlendirilen ve demir içeren proteinler, kloroplastlar ve mitokondrilerde büyük bir benzerlik gösterir. İki organelin ATP sentaz kompleksleri de birbirine çok benzer. Fakat mitokondrilerdeki oksidatif fosforilasyonla ile kloroplastlardaki fotofosforilasyon arasında önemli farklılıklar vardır. Mitokondrilerde, elektron taşıma zincirinde enerjisi giderek düşen yüksek enerjili elektronlar organik moleküllerden alınır (böylece oksitlenirler). Buna karşılık, kloroplastlarda elektronların kaynağı sudur. Kloroplastlar ATP üretmek için besindeki moleküllere gereksinim duymazlar; kloroplastlardaki fotosistemler ışık enerjisini yakalarlar ve bu enerjiyi, elektronları sudan elektron taşıma zincirinin tepesine götürmede kullanırlar. Başka bir deyişle, mitokondriler kemiozmozu kimyasal enerjiyi, besin moleküllerinden ATP'ye taşımada kullanırlarken, kloroplastlar ışık enerjisini ATP'deki kimyasal enerjiye dönüştürürler.

Kloroplastlar ve mitokondrilerde kemiozmozun uzaysal yerleşimi önemsiz değişiklik gösterir. Bu nedenle, ikisi arasındaki benzerlikleri görmek kolaydır (**Şekil 10.17**). Mitokondrinin iç zarı protonları mitokondrinin matriksinden mitokondrinin iki zarının arasındaki boşluğa pompalar. Dolayısıyla, mitokondrinin iki zarı arasındaki boşluk hidrojen iyonlarının deposu olarak iş görür. Kloroplastın tilakoid zarı protonları stromadan tilakoid boşluğa (tilakoidin lümeni) pompalar. Tilakoidin lümeni H^+ rezervi olarak iş görür. Eğer mitokondrilerin kristasının içteki zardan içe doğru girinti yaptığını gözünüzün önüne getirirseniz, tilakoid boşluk ve iki zar arasındaki boşluğun iki organelde nasıl karşılaştırılabilir boşluklar olduğunu, buna karşın mitokondrinin matriksinin kloroplast stromasına eşdeğer olduğunu görebilirsiniz. Mitokondrilerde protonlar, derişimlerinin yüksek olduğu iki zar arasındaki boşluktan derişimlerinin düşük olduğu matrikse ATP sentaz aracılığıyla difüzyonla geçer. Bu geçişe bağlı olarak ATP sentezlenir. Kloroplastlarda, hidrojen iyonları tilakoidin boşluğundan (lümen) stromaya, ATP sentaz kompleksi aracılığıyla difüzyonla geçtikçe ATP sentezlenir. Zarda yerleşmiş ATP sentaz kompleksinin katalitik bölgesi stromaya bakar. Bu nedenle, ATP stromada üretilir ve Calvin döngüsünde şeker sentezine yardım eder.

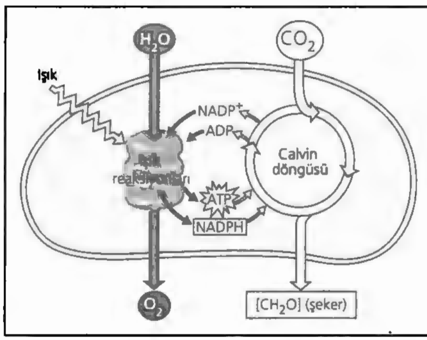
Tilakoid zarın karşılıklı iki tarafında proton (H^+) gradiyenti ya da pH gradiyentinin oluşması önemlidir. Kloroplastlar deneysel olarak ışıklandırıldıklarında, tilakoid boşluğun pH'ı yaklaşık 5'e düşerken (H^+ derişimi artar), stromanınki yaklaşık 8'e yükselir (H^+ derişimi azalır). Bu üç pH birimlik gradiyent H^+ derişiminde bin katlık bir farklılık yaratır. Eğer laboratuvardaki ışık kapatılırsa, pH gradiyenti ortadan kalkar. Fakat, tekrar ışık verilince eski haline döner. Bu ve benzer deneylerden kemiozmotik modeli destekleyen, güçlü kanıtlar elde edilmiştir.

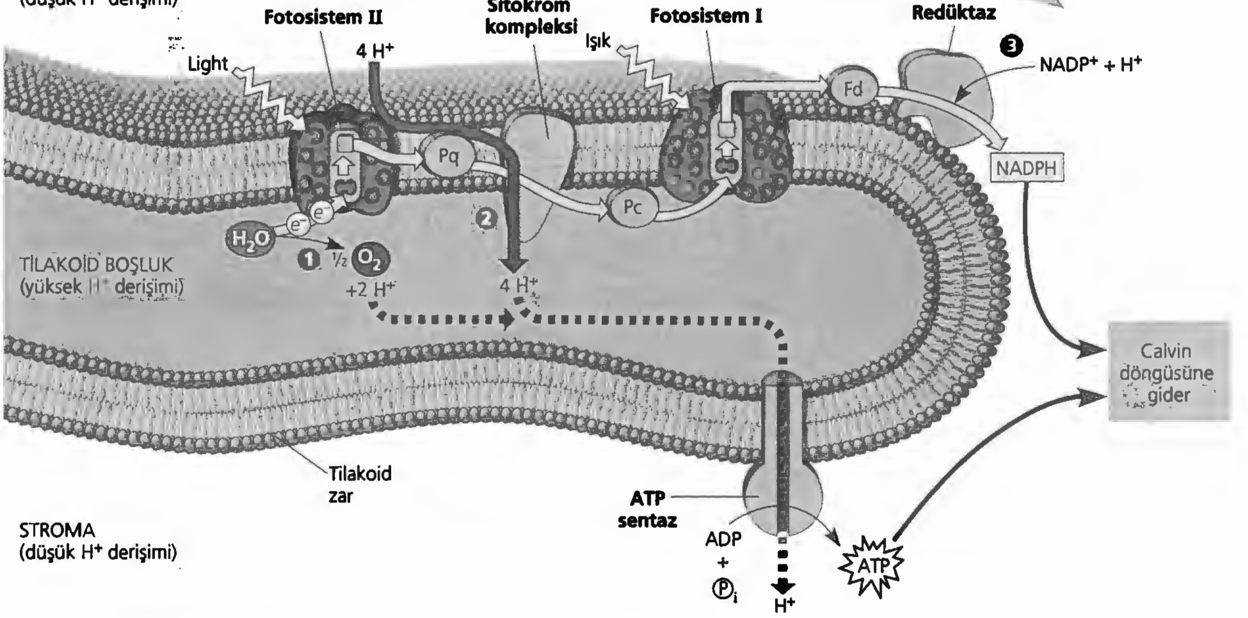


▲ **Şekil 10.17 Mitokondri ve kloroplastlarda kemiozmozun karşılaştırılması.** Her iki tip organelde, elektron taşıma zinciri, protonları (H^+) konsantrasyonlarının yüksek olduğu bölgeden(bu şekilde açık gri), H^+ konsantrasyonun yüksek olduğu bölgeye (koyu gri) pompalar. Daha sonra protonlar ATP sentaz aracılığıyla difüzyonla zardan geri döner. Bu sırada ATP sentezlenir.

Bazı laboratuvarlarda yapılan çalışmaların bulgularına dayandırılan Şekil 10.18'te, tilakoid zardaki ışık reaksiyonlarında iş gören "makinenin" düzenlenişi ile ilgili geçerli model gösterilmiştir. Şekildeki her bir molekül ve moleküler kompleksin her bir tilakoidte çok sayıda kopyası bulunur. ATP gibi, NADPH'ın da Calvin döngüsünün oluştuğu, zarın stromaya bakan yüzeyinde üretildiğine dikkat ediniz.

Şimdi ışık reaksiyonlarını özetleyelim. Elektron akışına bağlı olarak, elektronlar, potansiyellerinin en düşük olduğu sudan, sonunda NADPH'a gönderilirler. NADPH'a ulaşan elektronlar, en yüksek potansiyel enerjili halde biriktirilmişlerdir. Işığın sürüklediği bu elektron akışları sonucunda aynı zamanda ATP üretilir. Böylece, *tilakoid* zarın donanımı ışık enerjisini ATP ve NADPH formunda kimyasal enerjiye dönüştürür. (Oksijen bir yan üründür.) Şimdi, Calvin döngüsünün CO_2'den şeker sentezlemek için ışık reaksiyonlarını nasıl kullandığını görelim.





▲ **Şekil 10.18 Işık reaksiyonları ve kemiozmoz: tilakoid zarın düzenlenişi.** Bu şekilde, tilakoid zarın düzenlenişini gösteren geçerli bir model verilmiştir. Altın renkli oklar, Şekil 10.14'te taslağı çizilmiş olan, devirsel olmayan elektron akışını izlemektedir. Elektronlar redoks reaksiyonlarında bir taşıyıcıdan diğerine geçerlerken, stromadan uzaklaştırılan hidrojen iyonları tilakoid boşlukta (lümen) biriktirilir. Böylece enerji, proton-hareket ettiren bir güç (H^+ gradiyenti) olarak biriktirilmiş olur. Işık reaksiyonlarında en az üç basamak proton gradiyentinin oluşmasına katkı yapar: ❶ Su, tilakoid boşluğun (lümen) zara bakan yüzeyinde fotosistem II tarafından ayrıştırılır; ❷ Hareketli bir taşıyıcı olan plastokinon (Pq) elektronları sitokrom kompleksine gönderirken, dört adet proton zardan tilakoid boşluğa gönderilir; ve ❸, bir hidrojen iyonu $NADP^+$ tarafından alınınca, stromadan uzaklaştırılır. 2 basamakta, hidrojen iyonlarının stromadan tilakoid boşluğa, Şekil 10.17'deki gibi pompalandığına dikkat ediniz. H^+'nin tilakoid boşluktan stromaya difüzyon ile geri dönmesi (H^+ derişiminin yüksek olduğu bölgeden) ATP sentaza enerji kazandırır. Işık enerjisiyle gerçekleşen bu reaksiyonlar, kimyasal enerjinin NADPH ve ATP formunda biriktirilmesini sağlar. Bu iki madde, içerdikleri enerjiyi, karbonhidrat üreten Calvin döngüsüne aktarırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 10.2

1. Işığın hangi rengi fotosentezin yürütülmesinde *en az* etkilidir? Açıklayınız.
2. İzole klorofil çözeltisi ile karşılaştırınca, izole edilmemiş kloroplastlar ışıklandırılınca niçin ısı ve ışık yayarlar?
3. Işık reaksiyonlarında, ilk elektron alıcısı nedir? Elektronlar bu olay sonunda nerede dururlar?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir deneyde, uygun kimyasalları içeren ışıklandırılmış bir çözeltinin içindeki izole kloroplastlar ATP sentezi gerçekleştirilebilirler. Eğer çözeltiye, hidrojen iyonlarının zardan serbestçe geçişine izin veren bir bileşik ilave edilirse fotosentez hızı nasıl etkilenir?

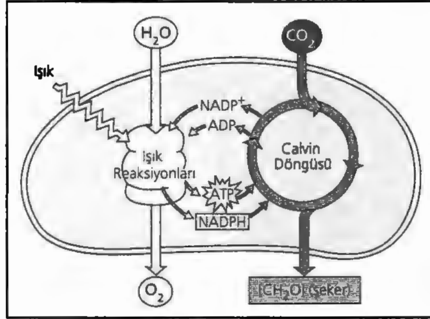
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 10.3

Calvin döngüsü, ATP ve NADPH'deki kimyasal enerjiyi CO_2'in şekere indirgenmesinde kullanır

Calvin döngüsü sitrik asit döngüsüne benzer. Bu benzerlik, moleküller döngüye girip çıktıktan sonra, başlangıç maddesinin yeniden oluşturulmasına dayanır. Bununla birlikte, sitrik asit döngüsü katabolik̇tir. Asetil CoA'yı oksitler ve ATP'yi sentezlemek için enerji kullanır. Buna karşın, Calvin döngüsü anaboliktir. Daha küçük moleküllerden karbonhidratları oluşturur ve enerji tüketir. Karbon, Calvin döngüsüne CO_2 formunda girer ve şeker olarak çıkar. Döngü, şeker üretmek için enerji kaynağı olarak ATP'yi, yüksek enerjili elektronların katılması için de, indirgeyici güç olarak NADPH'ı kullanır.

Daha önce belirttiğimiz gibi, doğrudan Calvin döngüsünden üretilen karbonhidrat aslında glukoz değil, üç karbonlu bir şeker olan **gliseraldehit 3 fosfat (G3P)**'tır. Bir molekül G3P'nin net sentezi için, döngünün üç kez tekrarlanması gerekir. Böylece üç molekül CO_2 fikse edilmiş olur (karbon fiksasyonu, başlangıçta CO_2'nin organik maddeyle birleşmesini ifade eder). Döngünün basamaklarını izlerken, reaksiyonlarda üç molekül CO_2'yi izliyor olacağız. **Şekil**



▲ **Şekil 10.19 Calvin döngüsü.** Bu şekilde, döngüdeki karbon atomlarının (gri küreler) akibetleri izlenmektedir. Döngüde gösterilen üç evre, kitapta tartıştığımız evrelere karşılık gelmektedir. Döngüye giren her üç CO_2 molekülü için, üç karbonlu bir şeker olan bir gliseraldehit 3-fosfat (G3P) molekülü oluşur. Işık reaksiyonları ATP ve NADPH'ı yeniden oluşturarak Calvin döngüsünün sürmesini sağlar.

ÇİZİNİZ *Karbon atomlarını göstermek için, Gri kürelerin yerine sayıları kullanarak bu döngüyü yeniden çiziniz. Bütün karbonları dikkate aldığınızı göstermek için her bir basamağı üç ile çarpınız. Karbon atomları döngüye hangi formda girer ve çıkarlar?*

10.19'da Calvin döngüsü üç evreye ayrılmıştır: karbon fiksasyonu, indirgenme ve CO_2 alıcısının yenilenmesi.

Evre 1: Karbon fiksasyonu. Calvin döngüsü sırasında, her seferde bir CO_2 molekülü bağlanır. Döngü, CO_2 molekülünü beş karbonlu şekere bağlar. Bu şeker ribuloz bisfosfat olarak isimlendirilir (kısaltılmışı RuBP). Bu basamağı katalize eden enzim ise RuBP karboksilaz ya da **rubiskodur** (rubisko kloroplastlarda en bol bulunan proteindir. Ayrıca dünyada en bol buluna protein olduğu düşünülmektedir.) Reaksiyon ürünü altı karbonlu bir şekerdir. Bu altı karbonlu şeker son derece kararsız olup, hızla ortadan ikiye ayrılarak iki molekül 3-fosfogliserat (fikse edilen her bir CO_2 için) oluşturur.

Evre 2: İndirgenme. Her bir 3-fosfogliserat molekülü ATP'den fazladan bir fosfat grubu alarak 1.3-bisfosfogliserata dönüşür. Daha sonra, NADPH'tan gelen bir çift elektron 1.3-bisfosfogliseratı indirger. 1,3-bisfosfogliserat ise bir fosfat grubu kaybederek G3P'yi oluşturur. Özel olarak, NADPH'tan gelen elektronlar 1.3-bisfosfogliseratın karboksil grubunu G3P'nin aldehit grubuna indirger. G3P daha fazla potansiyel enerji biriktirir. G3P bir şekerdir-aynı üç karbonlu şeker, glukozun ayrışmasıyla glikolizde oluşur (bakınız Şekil 9.9). Şekil 10.19'da, döngüye giren her *üç* CO_2 molekülünün *altı* molekül G3P oluşturduğuna dikkat ediniz. Fakat bu üç karbonlu şekerin yalnızca bir molekülü net bir karbonhidrat kazancı olarak hesaplanabilir. Döngü, karbonhidratta bulunan 15 karbon ile başlar. Bu 15 karbon, beş karbonlu bir şeker olan, üç adet RuBP molekülünde bulunur. İndirgenme tamamlandığında ise 18 karbon değerinde karbonhidrat mevcuttur. Bu 18 karbon, altı adet G3P molekülünde bulunur. Moleküllerden biri, bitki hücresi tarafından kullanılmak üzere döngüden çıkar. Diğer beş molekül ise, üç molekül RuBP'yi yeniden oluşturmak için döngüye girer.

Evre 3: CO_2 alıcısının (RuBP) yenilenmesi
Bir dizi karmaşık reaksiyon sonucunda, Calvin döngüsünün son basamağında, beş adet G3P molekülünün karbon iskeleti üç molekül RuBP halinde yeniden düzenlenir. Döngünün bunu başarabilmesi için üç molekül ATP'ye gereksinim duyulur. Bu evrenin sonunda, RuBP CO_2'yi yeniden almaya hazır hale gelmiştir ve döngü bu şekilde sürer.

Calvin döngüsünde, bir adet G3P molekülünün net sentezi için dokuz molekül ATP, altı molekül NADPH tüketilir. Işık reaksiyonlarında ATP ve NADPH üretilir. Calvin döngüsünden ayrılan G3P, metabolik yollar için başlangıç maddesini oluşturur. Bu metabolik yollarda, glukoz ve diğer karbonhidratlar sentezlenir. Ne ışık reaksiyonları ne de Calvin döngüsü tek başına CO_2'den şeker yapamaz. Fotosentez, fotosentezin iki evresini birleştiren, izole edilmemiş kloroplastların bir özelliğidir.

KAVRAM KONTROLÜ 10.3

1. Bir molekül glukoz sentezlemek için, Calvin döngüsü________molekül CO_2, ________ ATP ve ________ molekül NADPH kullanır.
2. Calvin döngüsü sırasında kullanılan çok sayıdaki ATP ve NADPH molekülü, bir enerji kaynağı olarak, glukozun içerdiği yüksek enerji değeri ile neden uyumludur.
3. EĞER ÖYLE İSE? Calvin döngüsünü engelleyen bir zehrin, aynı zamanda niçin ışık reaksiyonlarını da engelleyeceğini açıklayınız.
4. BAĞLANTI KUR Şekil 9.9 (s.169) ve 10.19'u inceleyiniz. Bu şekillerde gösterilen iki süreçte, gliseraldehit 3-fosfatın (G3P) oynadığı ara madde ve ürün olarak rollerini tartışınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **10.4**

Sıcak ve kurak iklimli bölgelerde alternatif karbon fiksasyonu mekanizmaları ortaya çıkmıştır

EVRİM Bitkiler, karalara çıktıkları 475 milyon yıl öncesinden bu yana, özellikle su kaybı olmak üzere, karada yaşamanın getirdiği sorunlara uyum sağlamaktadır. 29 ve 36. Bölümlerde, bitkilerin suyu korumalarına yardım eden anatomik özellikler üzerinde durulmuştur. Bu nedenle, bu bölümde metabolik adaptasyonları inceleyeceğiz. Çözüm, fedakarlık gerektirmektedir. Fotosentezin sürdürülmesi ve bitkiden aşırı su kaybının önlenmesinin doğurduğu ikilemin çözülmesine yönelik uzlaşı, bu fedakarlığa önemli bir örnek oluşturur. Fotosentez için gerekli CO_2, yaprağa, yaprak yüzeyindeki stomalardan girer. (bakınız Şekil 10.4). Bununla birlikte, stomalar aynı zamanda yapraklardan evaporasyonla suyun transpirasyonla kaybedildiği başlıca yapıdır. Sıcak ve kurak bir günde bitkilerin çoğu, suyu korumak için stomalarını kapatır. Fakat, stomaların kapanması CO_2'i girişini sınırlandırır. Bu ise fotosentezin etkinliğini azaltır. Stomalar kısmen kapalı haldeyken bile, yaprağın içindeki hava boşluklarında CO_2 konsantrasyonları düşmeye, ışık reaksiyonlarından açığa çıkan O_2'nin konsantrasyonu ise artmaya başlar. Yaprak içindeki bu koşullar, fotorespirasyon (ışık solunumu) olarak isimlendirilen bir süreci başlatır.

Fotorespirasyon (Işık solunumu): Evrimsel Bir Kalıntı?

Bitkilerin çoğunda, ilk karbon fiksasyonu rubisko aracılığıyla olur. Rubisko, CO_2'in ribuloz bisfosfata katılmasını sağlayan bir enzimdir. Bu tür bitkiler C_3 bitkileri olarak isimlendirilirler. Çünkü bu bitkilerde karbon fiksasyonunun ilk organik

ürünü üç karbonlu bir bileşik olan 3-fosfogliserattır (bakınız Şekil 10.19). Çeltik, buğday ve soya fasulyeleri tarımsal yönden önemli C_3 bitkileridir. Sıcak ve kurak günlerde stomalar kısmen kapandığında, C_3 bitkileri daha az şeker üretirler. Çünkü yaprak içinde CO'_2'nin azalması Calvin döngüsünün CO_2 kıtlığı çekmesine neden olur. Ayrıca, rubisko CO_2 yerine O_2'e bağlayabilir. Yaprağın hava boşluklarında CO_2 giderek azaldıkça, rubisko Calvin döngüsüne CO_2 yerine O_2'nin girmesini sağlar. Ürün parçalanır ve iki karbonlu bir bileşik kloroplasttan ayrılır. Peroksizomlar ve mitokondri CO_2 çıkışına neden olur. Bu bileşiği yeniden düzenler ve parçalar. Bu süreç, ışıkta (*foto*) oluştuğundan ve CO_2 üretip, O_2 tükettiğinden (*solunum*) **ışık solunumu (fotorespirasyon)** olarak isimlendirilir. Bununla birlikte, normal hücresel solunumun aksine, ışık solunumununda ATP üretilmez; aslında ışık solunumunda ATP tüketilir. Ve fotosentezin aksine, ışık solunumunda şeker üretilmez. Aslında, ışık solunumu fotosentezdeki çıktıyı (ürünü) *azaltır*. Bunu, Calvin döngüsünden organik maddeleri çekerek ve fikse edilmesi gereken CO_2'i nin serbest kalmasını sağlayarak yapar.

Bitkide üretim kaybına yol açan böyle bir sürecin var olma nedeni nasıl açıklanabilir? Bir hipoteze göre, ışık solunumu evrimsel bir bagajdır- atmosferin bugünkünden daha az O_2 ve daha fazla CO_2 içerdiği çok eski zamanlardan kalan bir metabolik relikttir. Rubiskonun ilk ortaya çıktığı, eski atmosfer koşullarında, bu enzimin aktif bölgesinin O_2'yi dışlayamaması az bir fark yaratmış olmalıdır. Hipoteze göre, modern rubisko, şu anki atmosferde konsantrasyonu çok artmış olan O_2'ye olan ilgisini kısmen sürdürmektedir. Bu nedenle bir miktar fotosolunum yapılması kaçınılmazdır.

En azından bazı türlerde, ışık solunumunun bitkilerde koruyucu bir rol oynadığını biliyoruz. Işık solunumu yapma yeteneği azalmış bitkiler (kusurlu genler nedeniyle) aşırı ışık zararına karşı daha duyarlıdır. Araştırıcılar, ışık solunumunu, CO_2 konsantrasyonun düşük olması nedeniyle, Calvin döngüsünün sınırlandırıldığı koşullarda oluşan ışık reaksiyonlarının zararlı ürünlerini nötrleştirici bir etki yaptığını düşünmektedirler. Işık solunumunun diğer yararlarının bulunup bulunmadığı henüz bilinmemektedir. Pekçok bitkide-önemli sayıda kültür bitkisi dahil–ışık solunumu Calvin döngüsü tarafından fikse edilen karbonun %50'sini tüketir. Beslenmek için kloroplastlardaki karbon fiksasyonuna bağımlı olan heterotroflar olarak bizler, ışık solunumunun zararlı olduğunu düşünebiliriz. Gerçekten, bazı türlerde fotosentez etkilenmeksizin, ışık solunumu azaltılabilirse, kültür bitkilerinin verimliliği ve besin kaynakları arttırılabilir.

Bazı bitki türlerinde, alternatif karbon fiksasyonunu yolları gelişmiştir. Bu yollar, sıcak ve kurak iklimlerde bile ışık solunumunu en aza indirirken, Calvin döngüsünü optimuma çıkarır. C_4 fotosentezi ve crassulacean asit metabolizması (CAM), bu fotosentetik adaptasyonların en önemli ikisini oluşturmaktadır.

C_4 Bitkileri

C_4 bitkilerinin bu isimle anılmalarının nedeni, diğer bir karbon fiksasyon yoluna sahip olmalarıdır. Calvin döngüsünden önce gerçekleşen bu yolda, ilk olarak dört karbonlu bir bileşik üretilir. En az 19 bitki familyasına ait birkaç bin türünde C_4 yolu bulunur. Çimenlerden şekerkamışı ve mısır tarımsal öneme sahip C_4 bitkileri arasındadır.

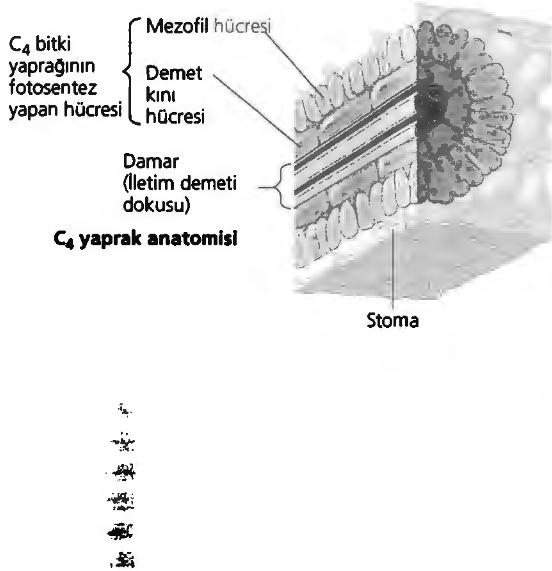
C_4 fotosentezi yapan bitkilerin yaprak anatomileri özgündür (**Şekil 10.20**; Şekil 10.4 ile karşılaştırınız). C_4 bitkilerinde, birbirinden farklı iki tip hücre bulunur. Demet kını hücreleri ve mezofil hücreleri. **Demet kını hücreleri** yaprak damarlarının çevresinde sıkı paketler şeklinde düzenlenmiştir. Demet kını hücreleri ve yaprak yüzeyi arasında ise daha gevşek düzenlenmiş mezofil hücreleri yer alır. Calvin döngüsü yalnızca demet kını hücrelerinin kloroplastlarında gerçekleşir. Bununla birlikte, CO_2, mezofil hücrelerinde organik bileşiklerin yapısına Calvin döngüsünden önce katılır. Şekil 10.20'de, numaralandırılmış basamakları inceleyiniz. Bu basamaklar aşağıda açıklanmıştır:

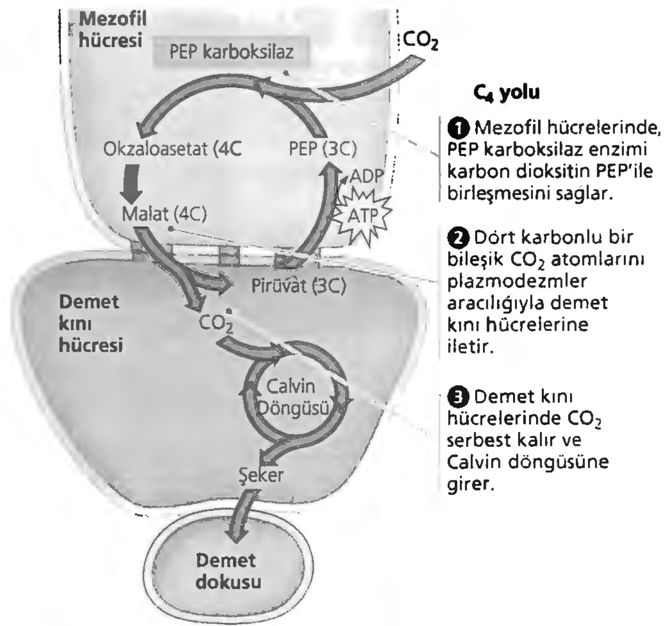
❶ İlk basamak, yalnızca mezofil hücrelerinde bulunan bir enzim tarafından gerçekleştirilir. **PEP karboksilaz** olarak isimlendirilen bu enzim, CO_2'i fosfoenolpirüvat ile birleştirir. Bu birleşme sonucunda dört karbonlu okzaloasetat oluşur. PEP karboksilazın CO_2'e olan ilgisi, rubiskonunkinden daha fazladır; O_2'e ise ilgi duymaz. Bu nedenle, ortam sıcak ve kurak ve de stomalar kısmen kapalı olduğunda, PEP karboksilaz karbonu çok etkili fikse edebilir. Bu koşullarda, yapraktaki CO_2 derişimi düşerken, O_2 derişimi yükselir. Bu nedenle, rubisko karbonu etkili bir şekilde fikse edemez.

❷ C_4 bitkisi CO_2'deki karbonu fikse ettikten sonra, mezofil hücreleri dört karbonlu ürünleri (Şekil 10.20'deki örnekte malat) plazmodezmler aracılığıyla demet kını hücrelerine gönderir (bakınız Şekil 6.31).

❸ Demet kını hücrelerinde dört karbonlu bileşiklerin dekarboksilasyonu sonucu CO_2 açığa çıkar. Daha sonra, CO_2 rubisko ve Calvin döngüsü tarafından organik maddeleri oluşturmak için yeniden özümlenir. Aynı reaksiyonda, pirüvat ta yeniden üretilir. Daha sonra Pirüvat mezofil hücrelerine taşınır. Mezofil hücrelerinde pirüvatın fosfoenol pirüvata dönüştürülmesi için ATP kullanılır. Böylece reaksiyonun tekrar başlaması sağlanır; kullanılan bu ATP'nin, demet kını hücrelerinde CO_2 konsantrasyonun arttırılmasının bir "bedeli" olduğu düşünülmektedir. Demet kını hücreleri fazladan gerekli bu ATP'yi üretmek için, bu bölümde daha önce anlatılan, devirsel elektron akışını kullanırlar(bakınız Şekil 10.16). Aslında, bu hücreler PSII yerine, sadece PSI'i içerirler. Dolayısıyla, devirsel elektron akışı, bu hücrelerin ATP'yi üretebildikleri tek fotosentez modelidir.

Aslında, bir C_4 bitkisinin mezofil hücreleri demet kını hücrelerine CO_2'yi pompalayarak demet kını hücrelerinde CO_2 derişiminin yüksek kalmasını sağlar. Böylece, rubisko





▲ **Şekil 10.20 C$_4$ yaprak anatomisi ve C$_4$ yolu.** C$_4$ bitkilerinin yapraklarının yapısal ve biyokimyasal işlevleri sıcak ve kurak iklimlere karşı geliştirilen bir adaptasyonu yansıtır. Demet kını hücrelerinde CO_2 konsantrasyonun sürdürülmesini sağlayan bu adaptasyon ile fotosentez ışık solunumuna üstünlük sağlar.

oksijenden çok karbondioksit bağlayabilir. PEP karboksilaz ve PEP'in yenilenmesini sağlayan devirsel seriler, ATP ile çalışan ve CO_2 konsantrasyonunu artıran bir pompa olarak düşünülebilir. Bu yolla, C$_4$ fotosentezinde ışık solunumu çok azalır ve şeker üretimi artar. Bu tür bir adaptasyon, gündüzleri stomaların kısmen kapandığı, şiddetli güneş ışığı alan sıcak bölgelerde ve C$_4$ bitkilerinin geliştiği ve yaşamlarını sürdürdükleri yerlerde avantajlıdır.

Sanayi Devriminin başladığı 1800'lü yıllardan beri fosil yakıtların yakılması gibi insan etkinlikleri atmosferde CO_2 konsantrasyonunu önemli ölçüde arttırmıştır. Dünyada ortalama sıcaklıklarda bir artış dahil, ortaya çıkan küresel iklim değişimi bitki türleri üzerinde çok büyük etkiler yaratabilir. Araştırıcılar CO_2 derişimindeki ve sıcaklıktaki artışın C$_3$ ve C$_4$ bitkileri üzerinde farklı etkiler yaratarak, belirli bir bitki topluluğunda bu türlerin oransal bolluklarını değiştirebileceğini düşünmektedirler.

CO_2 düzeyindeki artıştan hangi tip bitkiler kazançlı çıkabilir? C$_3$ bitkilerinde, rubiskonun CO_2'den çok, O_2 bağlamasının ışık solunumuna ve bunun sonucunda da fotosentezin verimliliğinde düşüşe neden olduğunu hatırlayınız. C$_4$ bitkileri, ATP enerjisiyle demet kını hücrelerinde CO_2 derişiminde bir artış sağlayarak bu sorunu çözerler. CO_2 düzeylerindeki artış ışık solunumunu azaltarak C$_3$ bitkilerine yarar sağlayabilir. Fakat, artan sıcaklıklar ışık solunumunu arttırarak, zıt bir etki yaratabilir (kullanılabilir su bulunabilirliği gibi diğer faktörler de devreye girebilir). Bunun aksine, pek çok C$_4$ bitkisi CO_2 düzeylerindeki ve sıcaklıktaki artıştan büyük ölçüde etkilenmeyebilir. Farklı bölgelerde, bu iki faktörün özel birlikteliği çeşitli yollarla C$_3$ ve C$_4$ bitkilerinin dengesini değiştirebilir. Bitki topluluğunun yapısında bu denli geniş ve farklılık gösterebilen bir değişikliğin etkilerinin önceden kestirilemeyişi, bir tartışma konusunun doğmasına neden olmuştur.

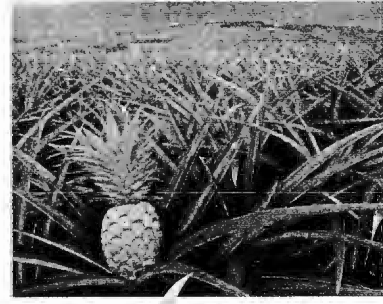
CAM Bitkileri

Pek çok sukkulent (su depolayan) bitkide, kurak koşullarda fotosentezle ilgili ikinci bir adaptasyon görülür. Bu tür bir adaptasyon, kaktüs, ananas ve diğer bazı bitki familyası üyelerinde gözlenir. Bu bitkiler, diğer bitkilerin aksine, stomalarını gece açar, gündüzleri ise kapatırlar. Çöl bitkilerinin gündüzleri stomalarını kapatmaları, suyu korumalarına yardım ederken, aynı zamanda yapraklara CO_2'nin girmesini de önler. Bu bitkiler, geceleri stomalar açıkken CO_2'yi alarak ve bir dizi organik asidin yapımında kullanırlar. Bu karbon fiksasyonu modelinin **crassulacean asit metabolizması**

► **Şekil 10.21 C_4 ve CAM fotosentezinin karşılaştırılması.** Her iki adaptasyonda, ❶, ilk olarak CO_2'nin organik asitlerle birleştikten sonra, ❷, Calvin döngüsüne transfer edilmesi karakteristiktir. C_4 ve CAM yolları, sıcak ve kurak günlerde, stomalar kısmen ve tamamen kapalı olduğunda, fotosentezin sürdürülebilmesi sorununa getirilen bir çözümdür.

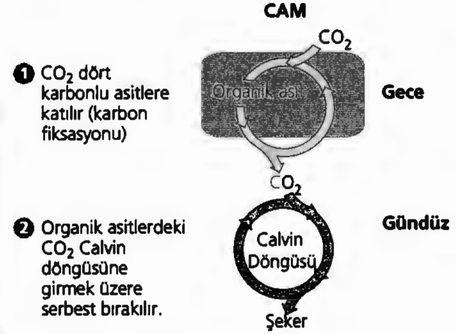


Şekerkamışı



Ananas





(a) Basamakların yere göre ayrılması. C_4 bitkilerinde, karbon fiksasyonu ve Calvin döngüsü farklı hücre tiplerinde oluşur.

(b) Basamakların zamana göre ayrılması. CAM bitkilerinde, karbon fiksasyonu ve Calvin döngüsü aynı hücrelerde farklı zamanlarda oluşur.

ya da **CAM** olarak isimlendirilmesinin nedeni, bu modelin ilk kez sukkulent yapılı, Crassulaceae familyası üyelerinde saptanmış olmasıdır. **CAM bitkilerinin** mezofil hücreleri geceleri ürettikleri organik asitleri, stomalarının kapalı olduğu sabah saatlerine kadar vakuollerinde biriktirirler. Gündüzleri, ışık reaksiyonları tarafından Calvin döngüsüne ATP ve NADPH sağlanınca, CO_2 gece üretilen organik asitlerden serbest bırakılır. Daha sonra açığa çıkan CO_2 kloroplastlarda şekere dönüştürülür.

Şekil 10.21'de, CAM yolunun, C_4 yoluna benzediğine dikkat ediniz. Bu benzerlik, karbon dioksitin Calvin döngüsüne girmeden önce, ilk olarak organik ara maddelere katılmasında yatar. CAM ve C_4 yolu arasındaki farklılık ise, C_4 bitkilerinde karbon fiksasyonun başlangıç basamakları Calvin döngüsünden yapısal olarak ayrılmışken, CAM bitkilerinde iki basamak aynı hücre içerisinde fakat farklı zamanlarda meydana gelir (Sonuçta, hem CAM, hem de C_4 ve C_3 bitkilerininde, karbondioksitten şeker yapımında Calvin döngüsünü kullandıklarını unutmayınız).

KAVRAM KONTROLÜ 10.4

1. Bitkilerde, fotorespirasyon fotosentezde üretimi neden azaltır?
2. C_4 bitkilerinin demet kını hücrelerinde, PSII yerine, yalnızca PSI'in bulunması O_2 konsantrasyonu üzerinde bir etki yaratır. Bu etki nedir ve bitkiye ne tür bir yarar sağlayabilir?
3. **BAĞLANTI KUR** Kavram 3.3'teki okyanuslarda asitleşme konusunu okuyunuz (s.55).Okyanus asitleşmesi ve C_3 ve C_4 bitkilerinin dağılımının değişmesi çok farklı iki sorun gibi gözükebilir, fakat bu iki sorunun ortak yönü nedir? Açıklayınız.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** CO_2 konsantrasyonunda değişiklik olmaksızın, daha sıcak ve kurak iklimli coğrafik bölgelerde, C_3 bitkilerinin C_4 ve CAM türlerine göre oransal olarak hangi bollukta olmasını beklersiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

Fotosentezin Önemi: *Bir Özet*

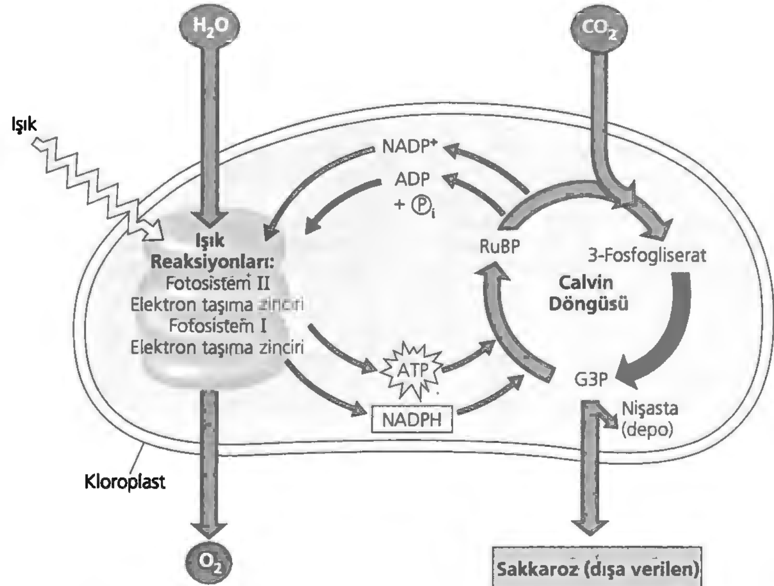
Bu bölümde, fotonlardan besine, fotosentezi izledik. Işık reaksiyonları güneş enerjisini yakalar ve bu enerjiyi ATP yapımında ve sudan gelen elektronları NAD^+'e taşıyarak, NADPH üretiminde kullanır. Calvin döngüsü karbondioksitten şeker üretmek için ATP ve NADPH'ı kullanır. Kloroplastlara güneş enerjisi olarak giren enerji, organik bileşiklerde kimyasal enerji olarak biriktirilir. **Şekil 10.22**'de, bütün bu süreçle ilgili bir özet verilmiştir.

Fotosentez ürünlerinin akıbeti nedir? Kloroplastlarda üretilen şeker bütün bitkiye enerji ve organik iskelet sağlar. Bitki hücrelerindeki başlıca organik moleküllerin yapımında bu organik iskelet kullanılır. Fotosentezde üretilen organik maddenin yaklaşık %50'si bitki hücrelerinin mitokondrisinde gerçekleşen solunumda yakıt olarak tüketilir. Bazen fotosentez ürünlerinde ışık solunumuna bağlı bir kayıp oluşur.

Teknik olarak, bitkinin yalnızca yeşil hücreleri ototroftur. Bitkinin geri kalan kısmı damarlar aracılığıyla yapraklardan taşınan organik moleküllere bağımlıdır. Bitkilerin çoğunda, karbonhidrat, bir disakkarit olan sakkaroz formunda yapraklardan ayrılır. Sakkaroz fotosentez yapamayan hücrelere ulaştıktan sonra, hücre solunumu ile proteinler, lipitler ve diğer ürünlerin sentezlendiği çok sayıda anabolik yola hammadde sağlar. Önemli miktarda glukoz formundaki şeker, özellikle henüz büyümekte olan ve olgunlaşan bitki hücrelerinde selüloz oluşturmak için birbirine bağlanır. Hücre çeperinin başlıca bileşeni olan selüloz, olasılıkla yeryüzünde en bol bulunan organik moleküldür.

Bitkilerin çoğu, her gün solunumda yakıt ve biyosentezlerin öncülleri olarak kullanılabilenden daha fazla organik madde üretebilir. Fazla şeker nişasta olarak depolanır. Nişastanın bir kısmı kloroplastlarda, diğer bir kısmı ise, köklerin, yumruların, tohumların ve meyvelerin depo hücrelerinde depolanır. Fotosentezde üretilen besin moleküllerinin tüketimi hesaplanırken, çoğu bitkinin yapraklarını, köklerini, gövdelerini ve meyvelerini ve hatta bazen bütün yapılarını, insanlar dahil, heterotroflar için kaybettiğini unutmayınız.

Küresel ölçekte, fotosentez atmosferimizdeki oksijenin varlığından sorumludur. Bundan başka, besin üretimi açısından, minik kloroplastların toplam üretimi şaşılacak ölçüde büyüktür: Fotosentez her yıl 160 milyar metre ton (bir metre ton 1,000 kg, yaklaşık 1.1 ton) karbonhidrat yapar. Bu elinizdeki bu kitabın 60 trilyon kopyasının üstü üste dizilmesiyle oluşmuş bir yığının kütlesine eşit miktarda organik madde- Dünyadan güneşe ulaşan 17 kitap yığını- demektir. Yeryüzünde fotosentez kadar çıktı üretebilen başka bir kimyasal süreç yoktur. Ve daha önce belirttiğimiz gibi, araştırıcılar alternatif yakıtlar üretmek için fotosentezde üretimi arttırmanın yollarını aramaktadır. Yeryüzünde insanın yaşam standardını yukarı çekebilecek, fotosentezden daha önemli bir süreç yoktur.



▶ **Şekil 10.22 Fotosentez ile ilgili bir derleme.** Bu şekilde bitki hücrelerinin kloroplastlarında ışık reaksiyonları ve Calvin döngüsünde reaksiyona giren maddeler ve ürünleri verilmiştir. Sıra halinde gerçekleşen bütün süreç, kloroplast ve zarlarının yapısal bütünlüğüne bağlı gerçekleşir. Kloroplast ve sitozoldeki enzimler, Calvin döngüsünün doğrudan oluşmuş bir ürünü olan gliseraldehit 3-fosfatı diğer pek çok organik bileşiğe dönüştürür.

BAĞLANTI KUR *Sayfa 72, Şekil 5.6a'daki küçük resime geri dönünüz. Işık reaksiyonları ve Calvin döngüsünün nerede gerçekleştiğini etiketleyiniz ve tanımlayınız. Ayrıca, bu küçük fotoğrafta nişasta granüllerinin nereden geldiklerini açıklayınız.*

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 10.1

Fotosentez ışık enerjisini besindeki kimyasal enerjiye dönüştürür (ss. 186-189)

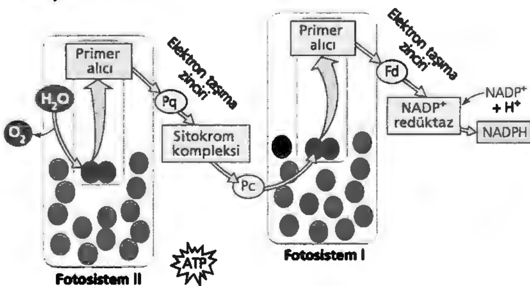
- **Ototrofik** ökaryotlarda, fotosentez, tilakoidleri içeren organeller, yani **kloroplastlarda** gerçekleşir. Tilakoid yığınları granayı oluşturur. **Fotosentez** aşağıdaki denklemde özetlenmiştir:
  $6\ CO_2 + 12\ H_2O$ + Işık enerjisi $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$
  Kloroplastlar suyu hidrojen ve oksijene ayrıştırır ve hidrojenin elektronlarının şeker moleküllerine katılmasını sağlarlar. Fotosentez bir redoks işlemidir: H_2O oksitlenir, CO_2 ise indirgenir. Tilakoid zarlarda gerçekleşen **ışık reaksiyonlarında** su parçalanır. Bunun sonucunda O_2 açığa çıkar, ATP üretilir ve NADPH oluşur. Stromada gerçekleşen Calvin döngüsü CO_2'den şekeri oluşturur. Bunun için, enerji olarak ATP'yi, indirgeyici güç olarak ise **NADPH**'ı kullanır. **Stromada** gerçekleşen **Calvin döngüsü** CO_2'den şekerleri üretir. Bunun için enerji kaynağı olarak ATP'yi, indirgeyici güç olarak ise NADPH'ı kullanır.

? *Solunum ve fotosentezde CO_2 ve H_2O'nun rolünün karşılaştırın ve tanımlayınız.*

KAVRAM 10.2

Işık reaksiyonları güneş enerjisini ATP ve NADPH formunda, kimyasal enerjiye dönüştürür (ss 189-197)

- Işık, bir elektromanyetik enerji biçimidir. **Görünür ışık** olarak gördüğümüz renkler fotosentezin gerçekleşmesini sağlayan **dalga boylarını** içerir. Bir pigment, özel dalga boyunun ışığını soğurur. Klorofil *a* bitkilerdeki başlıca fotosentetik pigmenttir. Diğer yardımcı pigmentler ışığın farklı dalga boylarını soğururlar ve enerjiyi **klorofil *a***'ya geçirirler.
- Soğurulan bir ışık **fotonunun** pigmentteki elektronlardan birinin daha yüksek bir yörüngeye çıkmasını sağlayınca, bir pigment temel durumdan uyarılmış duruma geçer. Bu uyarılmış durum kararsızdır. İzole pigmentlerin elektronları ısı ve/ ya da ışık yayarak temel duruma dönme eğilimindedir.
- Bir **fotosistem**, bir reaksiyon merkezi kompleksinden oluşmuştur. Bu **reaksiyon merkezi kompleksi, ışık hasat edici kompleksler** tarafından kuşatılmıştır. Bu kompleksler, enerjiyi reaksiyon merkezi kompleksine aktarır. Reaksiyon merkezindeki bir çift özel klorofil *a* molekülü enerjiyi soğurunca, bu klorofil molekülünün elektronları daha yüksek bir enerji düzeyine çıkar ve daha sonra **primer elektron alıcısına** aktarılır. **Fotosistem II**'nin reaksiyon merkezi kompleksi P680 klorofil *a* molekülünü, **fotosistem** I'in reaksiyon merkezi kompleksi ise P700 klorofil *a* molekülünü içerir.
- Işık reaksiyonları sırasında **devirsel olmayan elektron akışı** her iki fotosistemi de kullanır. Bunu sonucunda NADPH, ATP ve oksijen üretilir:



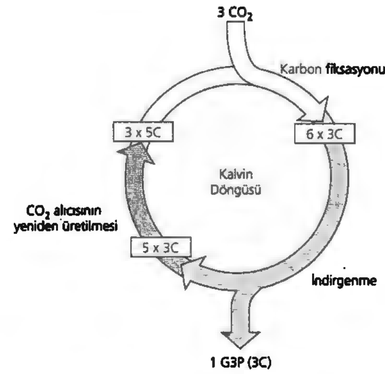
- **Devirsel elektron akışında** ise yalnızca fotosistem I kullanılır; bu sırada ATP üretilmesine karşın, NADPH ya da O_2 üretilmez.
- Hem mitokondri ve hem de kloroplastta kemiozmoz sırasında, elektron taşınım zinciri zarın karşılıklı iki tarafında bir H^+ gradiyenti (derecelenmesi) oluşturur. ATP sentaz, bu proton hareket ettirici kuvveti ATP yapımında kullanır.

? *Klorofil a'nın absorbsiyon spektrumu fotosentezin etkin spektrumundan farklılık gösterir. Bu gözlemi açıklayınız.*

KAVRAM 10.3

Calvin döngüsü ATP ve NADPH'deki kimyasal enerjiyi CO_2 ve şekere dönüştürür (ss.198-199)

- Calvin döngüsü NADPH'ın elektronlarını, ATP'nin ise enerjisini kullanır ve stromada gerçekleşir. Fikse edilen her üç CO_2 molekülüne karşı bir molekül G3P döngüden çıkarak glukoza ve diğer organik bileşiklere dönüştürülür.



ÇİZİNİZ *Yukarıdaki çizimde, ATP ve NADPH'ın kullanıldığı ve rubiskonun iş gördüğü yeri çiziniz. Bu basamakları açıklayınız.*

KAVRAM 10.4

Sıcak ve kurak iklimli bölgelerde alternatif karbon fiksasyonu mekanizmaları gelişmiştir (ss.199-202)

- Kurak ve sıcak günlerde, C_3 bitkileri suyu korumak için stomalarını kapatırlar. Işık reaksiyonlarında oksijen oluşur. Işık solunumunda **(fotorespirasyon)**, rubiskonun aktif bölgesinde CO_2'in yerini O_2 alır. Bu süreçte ATP ya da karbonhidrat üretilmeksizin organik yakıt tüketilir ve CO_2 aşığa çıkar. Işık solunumu evrimsel bir kalıntı olabilir ve ışığa karşı koruyucu bir rol oynayabilir.
- **C_4 bitkileri** mezofil hücrelerinde CO_2'i dört karbonlu bileşiklere dönüştürürler. Bunun sonucunda, fotorespirasyon en aza iner. Bu bileşikler, demet kını hücrelerine taşınır. **Demet kını hücrelerinde** CO_2 serbest bırakılır.
- Açığa çıkan CO_2 Calvin döngüsünde kullanılır. **CAM bitkileri** stomalarını gece açarak, CO_2'yi organik asitlere dönüştürürler. Organik asitler mezofil hücrelerinde depolanır. Gündüzleri stomalar kapanır ve CO_2 Calvin döngüsünde kullanılmak üzere organik asitlerden serbest bırakılır.
- Fotosentezde üretilen organik bileşikler ekosistemler için enerji ve yapım maddesi sağlar.

? *C_4 ve CAM fotosentezi C_3 fotosentezinden enerjitik açıdan neden daha pahalıdır? Hangi iklim koşulları C_4 ve CAM bitkilerine avantaj sağlar?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Fotosentezin ışık reaksiyonları Calvin döngüsüne aşağıdakilerden hangisini sağlar?
   a. Işık enerjisi.
   b. CO_2 ve ATP.
   c. H_2O ve NADPH
   d. ATP ve NADPH
   e. Şeker ve O_2
2. Fotosentez sırasında elektron akışı aşağıdakilerden hangisinde doğru verilmiştir?
   a. NADPH → O_2 → CO_2
   b. H_2O → NADPH → Calvin döngüsü
   c. NADPH → klorofil → Calvin döngüsü
   d. H_2O → fotosistem I → fotosistem II
   e. NADPH → elektron taşıma zinciri → O_2
3. C_4 ve CAM bitkilerinde fotosentez ne tür bir benzerlik gösterir?
   a. Her iki durumda da, yalnızca fotosistem I kullanılır.
   b. Her iki tipte de, Calvin döngüsü olmaksızın şeker yapılır.
   c. Her iki durumda da karbonun ilk fiksasyonunda rubisko kullanılmaz.
   d. Her iki tip bitki, içerdikleri şekerlerin büyük bir bölümünü karanlıkta üretir.
   e. Her iki durumda, tilakoidler fotosentezde yer almazlar.
4. Ototroflar ve heterotroflar arasındaki ayrım aşağıdakilerden hangisinde doğru verilmiştir.
   a. Yalnızca heterotroflar ortamdan kimyasal bileşiklere gereksinim duyarlar.
   b. Hücresel solunum heterotroflara özgüdür.
   c. Yalnızca heterotroflarda mitokondri bulunur.
   d. Heterotroflar değil, ancak ototroflar, CO_2 ve diğer inorganik besin maddeleri ile kendilerini besleyebilirler.
   e. Yalnızca heterotroflar oksijene gereksinim duyarlar.
5. Aşağıdakilerden hangisi Calvin döngüsü sırasında *oluşmaz*?
   a. Karbon fiksasyonu
   b. NADPH'ın oksidasyonu
   c. Oksijenin serbest kalması
   d. CO_2 alıcısının yenilenmesi
   e. ATP'nin tüketilmesi

DÜZEY 2 UYGULAMA/ANALİZ

6. Fotorespirasyon mekanizma olarak en çok aşağıdakilerden hangisine benzer?
   a. Glikolizde substrat düzeyinde fosforilasyon.
   b. Hücresel solunumda oksidatif fosforilasyon
   c. Calvin döngüsü
   d. Karbon fiksasyonu
   e. $NADP^+$'nin indirgenmesi.
7. Aşağıdaki işlemlerden hangisi doğrudan ışık enerjisiyle gerçekleşir?
   a. Tilakoid zarın karşı tarafına protonların pompalanması ile bir pH gradiyenti (farkı) yaratılması
   b. Stromada karbon fiksasyonu
   c. $NADP^+$ moleküllerinin indirgenmesi
   d. Klorofil moleküllerinden elektronların uzaklaştırılması
   e. ATP sentezi

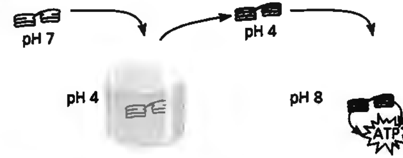
DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Fotorespirasyon soya fasulyesinin verimliğini yaklaşık %50 azaltabilir. Soya fasulyesinin yabani akrabalarında bu rakamın daha yüksek ya da düşük olmasını bekler misiniz? Niçin?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   BAĞLANTI KUR **ÇİZİNİZ** Aşağıdaki çizim izole kloroplastlarla yapılan bir deneyi göstermektedir. Tilakoidler önce pH'ı 4 olan bir çözeltide tutularak asidikleştirilmiştir. Tilakoid boşlukların pH'sı 4'e ayarlandıktan sonra, pH'sı 8 olan bir bazik çözeltiye geçirilmiştir. Tilakoidler daha sonra karanlıkta ATP sentezlemişlerdir. (bakınız Kavram 3.3, pH ile ilgili derleme için bakınız ss.53-54).



   pH'ı 8 olan bir çözelti içeren bir beherdeki tilakoid zarın büyütülmüş bir kısmını çizin. ATP sentazı çizin. Yüksek ve düşük H^+ konsantrasyonu içeren bölgeleri etiketleyin. Enzimden protonların akış yönünü ve ATP'nin sentezlendiği reaksiyonu çiziniz. ATP, tilakoidin içinde mi yoksa dışında mı oluşacaktır. Deneyde kullanılan tilakoidlerin karanlıkta neden ATP yapabildiklerini açıklayınız.

10. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Bilimsel kanıtlar, odun ve fosil yakıtların yanması sonucu havaya katılan CO_2'nin küresel sıcaklıkta bir artışa, yani küresel ısınmaya katkı yaptığını göstermektedir. Tropik yağmur ormanlarının küresel fotosentezin yaklaşık %20'sinden sorumlu olduğu hesaplanmıştır. Bununla birlikte, canlı ağaçların tükettiği büyük miktarlardaki CO_2'nin küresel ısınmaya az katkı yaptığı ya da hiç katkı yapmadığı düşünülmektedir. Bunun nedeni ne olabilir? (İpucu: Hem canlı ve hem de cansız ağaçlarda CO_2 hangi süreç tarafından üretilir?)

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Enerji Transferi Yaşamın enerjisi güneşten gelir. Biyosferdeki üreticilerin hemen hepsi yaşam gerekli enerji ve karbon iskeletleri sağlayan organik madde üretimi için güneş enerjisine bağımlıdır. Kısa bir derleme ile (100-150 kelimelik), bitkilerin kloroplastlarındaki fotosentezin, güneş enerjisinin, şeker moleküllerindeki kimyasal enerjiye nasıl dönüştürdüğünü açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Deneysel Sorgulama Ev ödevi Işığın hangi dalga boyu fotosentezin gerçekleşmesini sağlar?
BioFlix **Özel Dersler** Fotosentez: Ürünler ve Kloroplast Yapısı • Işık reaksiyonları • Calvin Döngüsü.
Ev ödevi Bitkilerde Enerji Akışı-Kavram Haritası
Faaliyetler Fotosenteze Genel Bir Bakış • Fotosentezin Gerçekleştiği Yer • Kemiozmoz • Işık enerjisi ve Pigmentler • Fotosentez • Işık Reaksiyonları • Calvin Döngüsü • Kurak İklimlerde Fotosentez
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

2. eTekst

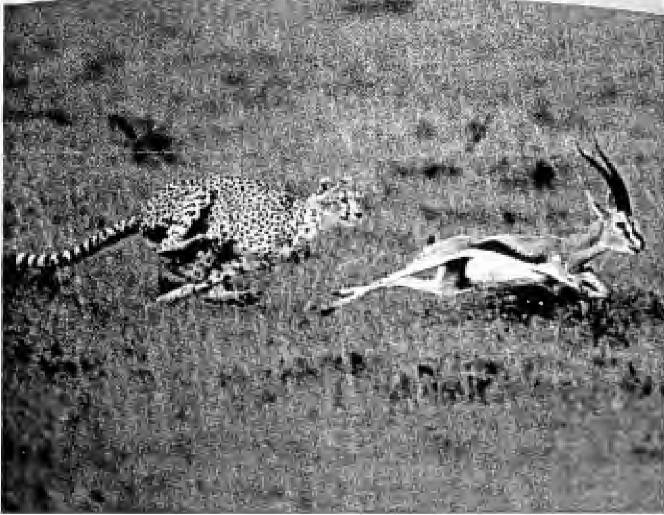
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • **BioFlix** 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

11

Hücrelerarası İletişim



▲ **Şekil 11.1 Hücre haberleşmesi bu ceylanın çaresizce kaçışını nasıl tetikler?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

11.1 Dışarıdan gelen sinyaller hücre içinde cevaplara dönüştürülür

11.2 Uyarıyı Alma: Bir sinyal molekülü reseptör proteine bağlanır ve onun biçim değiştirmesine neden olur

11.3 Sinyal Aktarımı: Moleküler etkileşim şelaleleri, sinyalleri reseptörlerden hücre içindeki hedef moleküllere ulaştırır

11.4 Cevap: Hücre haberleşmesi transkripsiyonun ya da sitoplazmik aktivitelerin düzenlenmesine yol açar

11.5 Apoptozis çok sayıdaki hücre haberleşme yolunu eşgüdümlü hale getirir

GENEL BAKIŞ

Hücre Haberleşmesi

Şekil 11.1'deki ceylan, peşindeki amansız avcı çitadan kaçmak için, uçarcasına koşuyor. Ceylanın kalbi hızla çarpıyor, nefes alışı hızlanıyor ve kasları en yüksek performans ile çalışıyor. Bu fizyolojik fonksiyonların tümü stres zamanlarında -bu durumda ceylan çitayı fark ettiğinde- adrenal bezlerden salınan hormonlar tarafından gerçekleştirilen "dövüş ya da kaç" cevabının bir parçasıdır. Hormonal sinyal ve ceylanın vücudundaki hücre ve dokuların bu sinyale verdiği cevap, hücrelerarası iletişimin çokhücreli bir organizmadaki milyarlarca hücrenin aktivitelerini eşgüdümlü hale getirerek, birbirleriyle nasıl "konuştuklarını" gösterir. Hücrelerarası iletişim, sadece ceylan ve meşe ağacı gibi çok hücreli organizmalar için değil, birçok birhücreli organizma için de elzemdir.

Hücrelerin birbirleriyle nasıl haberleştiklerini ve aldıkları sinyalleri nasıl anladıklarını araştıran biyologlar, evrensel bazı hücresel denetim mekanizmaları buldular. Bu bulgular, tüm canlıların evrimsel olarak akraba olduklarına ait ek kanıtlar sağlamıştır. Aynı hücresel haberleşme mekanizmaları grubu, hormon etkisinden embriyonik gelişim ve kansere kadar, çok farklı türlerdeki pekçok biyolojik süreçte tekrar tekrar görülmektedir. Hücrelerin aldığı sinyaller, ister diğer hücrelerden, isterse fiziksel çevredeki değişikliklerden kaynaklansın, ışık ve dokunmayı da içeren çeşitli şekiller alır. Bununla birlikte hücreler çoğu zaman birbirleriyle kimyasal sinyaller aracılığı ile haberleşirler. Örneğin, dövüş ya da kaç cevabı epinefrin adı verilen bir haberci molekül tarafından tetiklenir. Bu bölümde, hücrelerin diğer hücreler tarafından gönderilen kimyasal sinyalleri nasıl algıladıkları, bu haberi nasıl işledikleri ve nasıl cevap verdikleri üzerine odaklanacağız. Aynı zamanda, çok sayıdaki haberleşme yolundan gelen girdileri entegre eden ve bir programlanmış hücre ölümü tipi olan *apoptozis* üzerinde de duracağız.

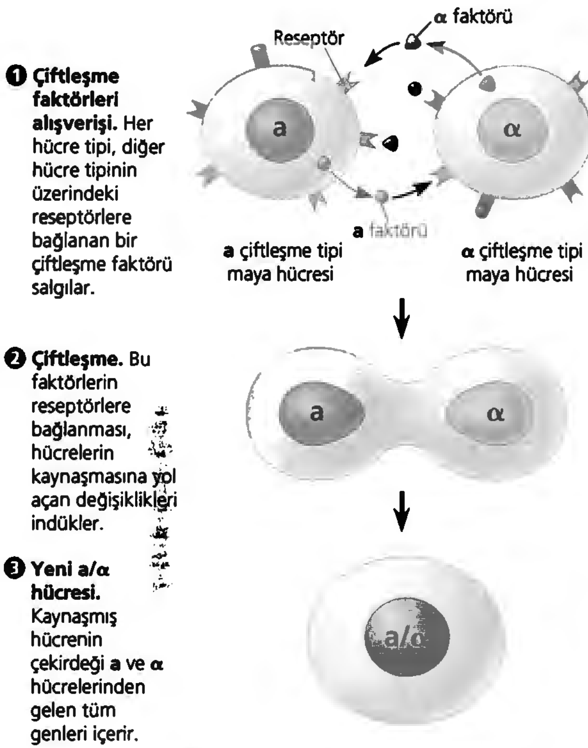
KAVRAM 11.1

Dışarıdan gelen sinyaller hücre içinde cevaplara dönüştürülür

"Konuşan" bir hücre, "dinleyen" bir hücreye ne söyler ve dinleyen hücre bu mesaja nasıl cevap verir? Bu sorulara önce mikroorganizmalar arasındaki iletişime bakarak yanıt arayabiliriz; çünkü günümüzde yaşayan mikroplar, yeryüzündeki canlılık evriminde hücre haberleşmesinin rolünün ne olduğu konusunda bizlere bir pencere açarlar.

Hücre Haberleşmesinin Evrimi

EVRİM Hücrenin "konuştuğu" konulardan birisi sekstir. En azından insanların ekmek, bira ve şarap yapımında yüzlerce yıldır kullandıkları bir maya olan *Saccharomyces cerevisiae* için bu böyledir. Araştırıcılar, bu maya hücrelerinin eşlerini kimyasal haberleşme aracılığı ile bulduklarını öğrendiler (**Şekil 11.2**). Bu mayanın **a** ve *α* olarak adlandırılan iki cinsi ya da çiftleşme tipi vardır. **a** çiftleşme tipinde olan hücreler, **a** faktörü adı verilen kimyasal bir sinyal salgılarlar. Bu faktör yakındaki *α* hücrelerin üzerinde bulunan özgül reseptör pro-

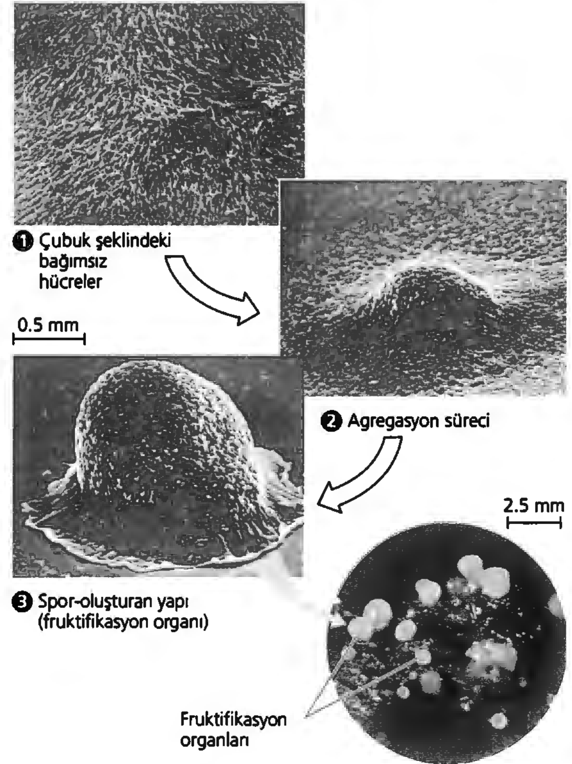


▲ **Şekil 11.2 Çiftleşen maya hücreleri arasındaki iletişim.** *Saccharomyces cerevisae* hücreleri karşı cinsteki çiftleşme tipini tanımak ve çiftleşme sürecini başlatmak için kimyasal sinyalleri kullanır. İki çiftleşme tipi ve bunlara ait kimyasal haberci moleküller yani çiftleşme faktörleri, **a** ve **α** olarak adlandırılır.

teinlere bağlanır. Aynı anda *α* hücreler de **a** hücrelerin yüzeyindeki reseptörlere bağlanabilen *α* faktörü salgılarlar. İki tip çiftleşme faktörü, hücrelerin içine girmeksizin, iki hücrenin birbirlerine doğru büyümesine ve başka hücresel değişikliklerin ortaya çıkmasına neden olur. Sonuçta, zıt tipteki iki hücre birbiriyle kaynaşır, yani çiftleşir. Ortaya çıkan yeni **a**/*α* hücresi, başlangıçtaki iki hücrenin tüm genlerini içerir. Bu genetik bileşim daha sonraki hücre bölünmeleri ile bu hücreden türeyecek diğer hücrelere çeşitli avantajlar kazandırır.

Maya hücresinin yüzeyine gelen çiftleşme sinyali, çiftleşme şeklindeki hücresel cevabı ortaya çıkarmak üzere nasıl aktarılmış ya da değiştirilmiştir? Hücrenin yüzeyine gelen bir sinyalin özgül bir hücresel cevaba çevrilmesi, **sinyal aktarım yolu** olarak adlandırılan ve bir dizi basamak içeren süreç ile sağlanır. Bu yollar hem maya hem de hayvan hücrelerinde geniş ölçüde araştırılmıştır. Maya ve memeli hücrelerindeki sinyal aktarımının moleküler ayrıntıları hayret verici bir biçimde benzerlik taşımaktadır. Oysa bu iki organizma grubunun en son ortak atası, bir milyardan fazla yıl önce yaşamıştır. Bu benzerlikler -ve bakteriler ile bitkilerin haberleşme sistemleri arasındaki yakın zamanda keşfedilen diğer benzerlikler- bugün kullanılan hücresel haberleşme mekanizmalarının ilk versiyonlarının, Dünya üzerinde ilk çokhücreli organizmaların ortaya çıkışından çok önce evrimleştiğini göstermektedir.

Ünite 2'de (bakınız ss.92-93) söyleşisini okuduğunuz Bonnie Bassler gibi bilim insanları, sinyal mekanizmalarının öncelikle ilk prokaryotlar ve birhücreli ökaryotlarda evrimleştiğini, daha sonra çokhücreli organizmalarda yeni kullanımlar için adapte olduklarını düşünmektedirler. Hücre haberleşmesi mikrobiyal dünyada kritik öneme sahiptir. Bir bakteri türüne ait klasik bir örnek **Şekil 11.3**'te görülmektedir. Bakteri hücreleri diğer bakteri hücreleri tarafından algılanabilen küçük moleküller salgılarlar. Bakteriler tarafından algılanan bu sinyal moleküllerinin konsantrasyonu, bu organizmaların yerel hücre yoğunluğunu ayarlamasına izin verir. Bu olay, *yetersayıyı hissetme* (quorum sensing) olarak adlandırılır. Yetersayıyı hissetme, bakteri populasyonlarının davranışlarını koordine etmelerine izin verir. Böylece, sadece senkronize haldeki belirli sayıda hücre tarafından gerçekleştirildiğinde verimli olabilecek aktiviteler yerine getirilir. Buna ait bir örnek olan *biyofilm* oluşumu, bir yüzey üzerine tutunmuş bakteri hücreleri topluluğudur; biyofilm içindeki hücreler genellikle tutundukları yüzeyden beslenirler. Muhtemelen siz de farkına varmadan biyofilmlerle birçok kez karşı karşıya kalmışsınızdır. Bir orman patikasındaki devrilmiş bir ağaç gövdesi veya yere düşmüş yapraklar, ya da her sabah dişleriniz üzerindeki kaygan tabaka bakteriyel biyofilm örnekleridir. Biyofilmler diş çürüklerinden sorumludur -biyofilmi ortadan kaldırmak için, her gün dişleri fırçalamak ve diş ipi kullanmak bu nedenle gereklidir!



▲ **Şekil 11.3 Bakteriler arasındaki iletişim.** Toprakta yaşayan ve myxobacteria ("cıvık bakteriler") adı verilen bakteriler, besin sağlamaya ait bilgiyi paylaşmak için kimyasal sinyalleri kullanırlar. Besin yetersizliği durumunda, açlık çeken hücreler komşu hücrelerin bir araya gelmesini stimule eden bir molekül salgılar. Hücreler, spor kesesi adı verilen ve çevre koşulları düzelene kadar yaşama yeteneğine sahip olan kalın-duvarlı sporları üreten bir yapı oluştururlar. Burada görülen bakteri *Myxococcus xanthus*'dur (1-3. basamaklar SEM; alttaki fotoğraf LM).

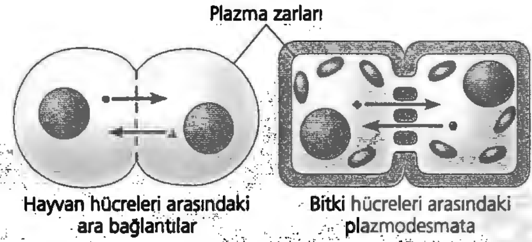
Yerel ve Uzak Mesafeden Haberleşme

Bakteriler ya da mayalar gibi, çokhücreli organizmaların hücreleri de genellikle uzakta ya da yakında olan hücreleri hedef alan kimyasal mesajcılar aracılığı ile haberleşirler. Bölüm 6 ve 7'de gördüğümüz gibi, ökaryotik hücreler aynı zamanda bir çeşit yerel haberleşme olan doğrudan temas yoluyla da haberleşirler (**Şekil 11.4**). Hem bitkiler hem de hayvanlar hücre bağlantıları içerirler. Bu bağlantılar, bulundukları noktalarda komşu hücrelerin sitoplazmalarını doğrudan birbirlerine bağlarlar (**Şekil 11.4a**). Bu durumda sitozol içinde çözünmüş haldeki haberci bileşikler, komşu hücreler arasında serbestçe hareket edebilirler. Hayvan hücreleri de, yüzeylerindeki moleküller arasında doğrudan temas kurarak, haberleşebilirler; bu olaya hücrelerin birbirini tanıması adı verilir (**Şekil 11.4b**). Bu tip yerel haberleşme, embriyonik gelişim ve bağışık cevapta önemlidir.

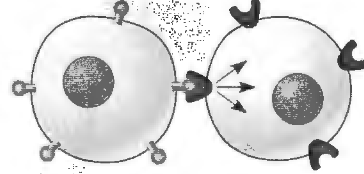
Yerel haberleşmedeki diğer birçok durumda, haberci moleküller haberci hücre tarafından salgılanır. Bunlardan bazıları, sadece kısa mesafelere ulaşırlar. Bu gibi **yerel (lokal) düzenleyiciler** yakındaki hücreleri etkiler. Hayvanlardaki yerel düzenleyici sınıflarından birisi, yakındaki hedef hücreleri büyüme ve bölünme yönünde stimüle eden bileşikler olan *büyüme faktörleri*dir. Bir tek hücrenin ürettiği büyüme faktörü molekülleri yakındaki çok sayıda hücre tarafından algılanır ve bu hücreler eşzamanlı olarak bu moleküllere karşı cevap oluştururlar. Hayvanlardaki bu tip lokal haberleşme *parakrin haberleşme* olarak adlandırılır (**Şekil 11.5a**).

Daha özelleşmiş bir başka yerel haberleşme tipi, hayvanlardaki sinir sisteminde bulunan *sinaptik haberleşme*dir (**Şekil 11.5b**). Bu haberleşmede, bir sinir hücresi boyunca iletilen elektriksel sinyal, kimyasal sinyal taşıyan nörotransmitter moleküllerin salınmasını tetikler. Bu moleküller, sinir hücresi ile onun hedefi olan hücre (sıklıkla bir başka sinir hücresi) arasındaki dar bölge olan sinaps içinde difüze olur ve hedef hücrede bir cevabı tetikler.

Plazmodesmata (bitkilerdeki hücre bağlantıları) aracılığı ile gerçekleşen haberleşme dışında, bitkilerdeki yerel haberleşme henüz tam olarak anlaşılamamıştır. Bitki hücreleri duvar yapısına sahip oldukları için, hayvanlarda iş gören yerel mekanizmalardan farklı mekanizmaları kullanmak zorundadırlar.

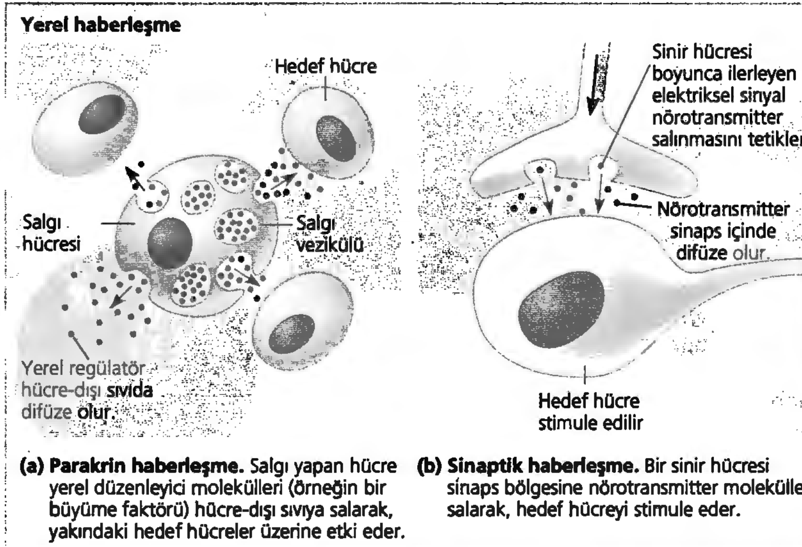


(a) Hücre bağlantıları. Hem hayvanlar, hem de bitkiler, plazma zarından geçmeyi gerektirmeden komşu hücreler arasında molekül geçişine izin veren hücre bağlantıları içerirler.



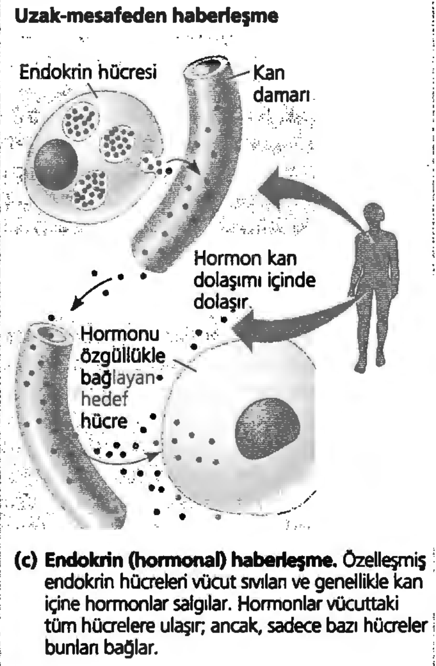
(b) Hücrelerin birbirini tanıması. Bir hayvanın iki hücresi, yüzeylerinden uzanan moleküller arasındaki etkileşim aracılığı ile haberleşebilir.

▲ **Şekil 11.4 Hücreler arasında doğrudan temas ile iletişim.**



(a) Parakrin haberleşme. Salgı yapan hücre yerel düzenleyici molekülleri (örneğin bir büyüme faktörü) hücre-dışı sıvıya salarak, yakındaki hedef hücreler üzerine etki eder.

(b) Sinaptik haberleşme. Bir sinir hücresi sinaps bölgesine nörotransmitter molekülleri salarak, hedef hücreyi stimule eder.



(c) Endokrin (hormonal) haberleşme. Özelleşmiş endokrin hücreleri vücut sıvıları ve genellikle kan içine hormonlar salgılar. Hormonlar vücuttaki tüm hücrelere ulaşır; ancak, sadece bazı hücreler bunları bağlar.

▲ **Şekil 11.5 Hayvanlarda salgılanan moleküller aracılığı ile yerel (lokal) ve uzak-mesafeden haberleşme.** Hem yerel hem de uzak-mesafeden haberleşmede, sadece belirli bir sinyal molekülü tanıyabilen özgül hedef hücreler sinyale cevap verecektir.

Hem hayvanlar hem de bitkiler uzak mesafelerden haberleşebilmek için, **hormon** adı verilen kimsayalları kullanırlar. Hayvanlarda bulunan ve *endokrin haberleşmesi* olarak da adlandırılan hormonal haberleşmede, özelleşmiş hücreler dolaşım sistemindeki kan damarları içine hormon molekülleri salarlar. Hormon molekülleri kan dolaşımı yoluyla, vücudun diğer kısımlarındaki hedef hücrelere ulaşırlar. Hedef hücreler, hormonları tanır ve onlara karşı cevap oluştururlar (**Şekil 11.5c**). Genelikle *bitki büyüme düzenleyicileri* olarak adlandırılan bitki hormonları, bazen odun borular içinde taşınmakla birlikte, çoğunlukla ya hücreler içinde hareket ederek ya da gaz halinde havada difüze olarak (bakınız Bölüm 39) hedeflerine ulaşırlar. Hormonlar ve yerel düzenleyiciler, molekül büyüklüğü ve çeşit açısından büyük değişkenlikler gösterirler. Örneğin gaz halinde bir bitki hormonu olan, meyve olgunlaşmasını hızlandıran ve büyümeyi düzenleyen etilen, hücre duvarlarından difüze olabilecek kadar küçük, sadece altı atomlu bir hidrokarbondur (C_2H_4). Buna karşılık memelilerdeki kan glukozu düzeyini düzenleyen insulin hormonu, binlerce atom içeren bir proteindir.

Bir sinyalin sinir sistemi içinde aktarımı, aynı zamanda uzun-mesafeden haberleşme için bir örnek oluşturur. Sinir hücresi boyunca ilerleyen elektriksel sinyal, bir sinyal molekülünün salınıp, sinapsı geçmesi ve diğer sinir hücresine ulaşması sırasında kimyasal sinyale dönüştürülür. İkinci sinir hücresinde ise, tekrar elektriksel sinyale dönüştürülür. Bu yolla, sinir sinyali bir dizi sinir hücresi boyunca ilerler. Bazı sinir hücreleri oldukça uzun oldukları için, sinir sinyali çok kısa sürede -örneğin beyninizden ayak başparpağınıza kadar- uzun mesafeleri katedebilir. Bu tip uzak-mesafeden haberleşme Bölüm 48'de ayrıntılı olarak ele alınacaktır.

Bir hücre salgılanmış bir sinyal verici molekül ile karşılaştığında ne olur? Hücrenin cevap verebilme yeteneği, sinyal molekülüne bağlanabilecek özgül bir reseptöre sahip olup olmaması tarafından belirlenir. Bu bağlanma tarafından taşınan bilginin, hücresel cevaptan önce, hücre içinde başka bir forma dönüştürülmesi -aktarılması- gerekir. Bu bölümün geri kalan kısmında bu süreci, özellikle hayvanlarda cereyan ettiği şekliyle, inceleyeceğiz.

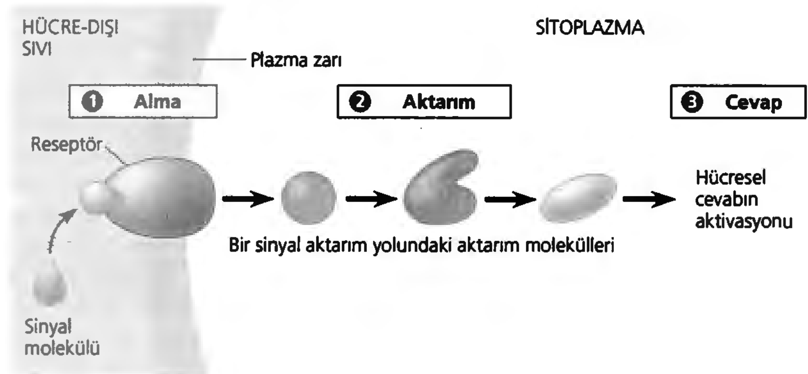
Hücre Haberleşmesinin Üç Evresi: *Öninceleme*

Kimyasal habercilerin sinyal aktarım yolları aracılığı ile nasıl etki ettikleri konusunda bugün bildiklerimizi, bu konudaki öncü çalışmalarıyla 1971 yılında Nobel Ödülü kazanmış olan Earl W. Sutherland'a borçluyuz. Sutherland ve arkadaşları, Vanderbilt Üniversitesi'nde hayvanlardaki epinefrin (adrenalin) hormonunun, karaciğer ve iskelet kası hücrelerinde depolanan bir polisakkarit olan glikojenin yıkımını nasıl hızlandırdığını araştırıyorlardı. Glikojen yıkıldığında, glukoz 1-fosfat şekeri oluşur. Bu şeker daha sonra, hücre tarafından glukoz 6-fosfata çevrilir. Hücre (örneğin karaciğer hücresi) bu bileşiği enerji elde etmek için glikolizde kullanabilir. Bir başka seçenek olarak, fosfatından ayrılan glukoz, vücuttaki hücrelere yakıt sağlamak üzere, kana verilir. Dolayısıyla, epinefrinin bir etkisi, hayvan tarafından ya kendini savunmak (dövüşmek) ya da kaçmak için vücudun yakıt depolarını harekete geçirmektir. (Şekil 11.1'deki ceylan, ikincisini yapmaktadır.)

Sutherland'ın araştırma ekibi, epinefrinin sitozolik bir enzim olan glikojen fosforilazı bir şekilde aktive ederek, glikojen yıkımını hızlandırdığını buldu. Bununla birlikte, fosforilaz enzimini ve bunun substratı olan glikojeni içeren test tübündeki karışıma epinefrin eklendiğinde, glikojenin yıkılmadığı gözlendi. Epinefrin sadece *parçalanmamış* hücreler içeren çözeltiye eklendiğinde, glikojen fosforilazı aktive edebiliyordu. Bu sonuç Sutherland'a iki şey düşündürdü. Birincisi, epinefrin glikojen yıkımından sorumlu olan enzim ile doğrudan doğruya etkileşmiyordu; hücre içinde bir ya da birkaç ara basamağın gerçekleşiyor olması gerekiyordu. İkincisi, sinyalin aktarılmasında plazma zarının bir rolü olmalıydı.

Sutherland'in ilk çalışmaları, hücresel haberleşmenin alıcı konumdaki ucunda cereyan eden sürecin üç aşamaya ayrılabileceği fikrini verdi. Bu üç aşama sinyal alma, sinyal aktarımı ve cevaptır (**Şekil 11.6**):

❶ **Sinyal alma**. Sinyal alma, hedef hücrenin hücre dışından gelen bir sinyali algılamasıdır. Kimyasal bir sinyal, genellikle, hücrenin yüzeyinde ya da içinde bulunan hücresel bir proteine bağlandığı zaman "algılanır".



▶ **Şekil 11.6 Hücre haberleşmesine genel bakış.** Hücrenin bir mesajı alması durumunda, hücre haberleşmesi üç aşamaya ayrılabilir: sinyal alma, sinyal aktarımı ve hücresel cevap. Sinyalin alınışı, burada görüldüğü gibi, plazma zarında gerçekleştiğinde, aktarım aşaması genellikle çok basamaklı bir yol şeklindedir. Bu yoldaki her aktarım molekülü, bir sonraki molekülde bir değişiklik ortaya çıkarır. Yolun sonundaki molekül hücresel cevabı tetikler. Bu üç aşama, metin içinde daha ayrıntılı anlatılmıştır.

? *Sutherland'in deneyindeki epinefrin, burada görülen hücre haberleşmesi şemasının neresinde yer alacakır?*

❷ **Sinyal aktarımı.** Sinyal molekülü, bağlandığı reseptör proteini değişikliğe uğratır ve sinyal aktarımı sürecini başlatır. Sinyal aktarım aşaması, sinyali özgül hücresel cevap ortaya çıkaracak bir forma dönüştürür. Sutherland'ın sisteminde, bir karaciğer hücresinin plazma zarındaki reseptör proteine epinefrinin bağlanması, glikojen fosforilazın aktivasyonuna yol açar. Sinyal aktarımı bazen tek bir basamakta gerçekleşmekle birlikte, çoğu zaman çok sayıda farklı molekülde bir dizi değişikliğin olmasını gerektirir. Bu basamaklar *sinyal aktarım yolu* olarak adlandırılır. Bu yolda yer alan moleküllere genellikle aktarım molekülleri adı verilir.

❸ **Cevap.** Hücre haberleşmesinin üçüncü aşamasında, aktarılan sinyal, özgül bir hücresel cevabı tetikler. Verilen cevap akla gelebilecek her çeşit hücresel etkinlik –enzim katalizi (örneğin glikojen fosforilaz), hücre iskeletinin yeniden düzenlenişi ya da çekirdekteki özgül genlerin aktivasyonu gibi– olabilir. Hücre haberleşmesi süreci, doğru hücrelerde, doğru zamanda ve organizmadaki diğer hücrelerle uygun işbirliği içinde cereyan eden kritik hücre etkinliklerini mümkün kılar. Şimdi artık hücredeki haberleşme mekanizmalarını daha ayrıntılı olarak öğrenebiliriz.

KAVRAM KONTROLÜ 11.1

1. Maya hücrelerinin sadece karşı cinsten çiftleşme tipi hücrelerle kaynaşmasının garanti altına alınmasında haberleşmenin nasıl bir rol oynadığını açıklayınız.
2. Sinir hücrelerinin hem yerel hem de uzak-mesafeden haberleşme örneklerini nasıl gerçekleştirdiğini açıklayınız.
3. EĞER ÖYLE İSE? Epinefrin, test tübü içindeki glikojen fosforilaz ve glikojen ile karıştırıldığında, glukoz 1-fosfat oluşur mu? Niçin oluşur ya da niçin oluşmaz?
4. Karaciğer hücrelerindeki glikojen fosforilaz, epinefrin tarafından başlatılan sinyal ile bağlantılı olarak, sinyal aktarım yolunun üç aşamasından hangisinde iş görür?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 11.2

Uyarıyı Alma: Bir sinyal molekülü reseptör proteine bağlanır ve onun biçim değiştirmesine neden olur

Bir radyo istasyonu yayın yaparken ayrım yapmaz; ancak, bu yayın sadece doğru dalgaboyuna ayarlanmış radyolar tarafından alınabilir: Sinyalin alınması alıcıya bağlıdır. Benzer şekilde, bir **a** maya hücresi tarafından salınan sinyaller, sadece onun müstakbel eşleri olan α hücreleri tarafından "duyulur". Epinefrin hormonu da kan içinde dolaşırken pek çok hücre tipiyle karşılaşmasına rağmen, sadece belirli hücreler bu hormonu algılar ve ona cevap verirler. Hedef hücrenin yüzeyindeki ya da içindeki reseptör protein, bu hücrenin sinyali "duymasına" ve buna cevap vermesine izin verir. Sinyal molekülünün biçimi reseptör üzerindeki özgül bir bölgeye, bir anahtarın kilide ya da bir substratın enzim üzerindeki katalitik bölgeye uygun olmasına benzer bir uygunluk taşır ve sinyal molekül buraya bağlanır. Sinyal molekül bir **ligand** gibi davranır. Ligand terimi, daha büyük bir moleküle özgüllükle bağlanan küçük bir molekül için kullanılır. Ligandın bağlanması, genellikle reseptör proteinde bir konformasyon yani biçim değişikliğine neden olur. Birçok reseptör tipinde bu biçim değişikliği doğrudan doğruya reseptörü aktive eder. Böylece reseptör diğer hücresel moleküllerle etkileşebilir. Diğer reseptörlerde ise, ligand bağlanmasının ilk etkisi iki ya da daha çok reseptör molekülünün bir araya gelmesine ve hücre içinde başka moleküler olaylara yol açar.

Sinyal reseptörlerinin çoğu plazma zarında yer alan proteinlerdir. Bunların ligandları ise suda çözünebilir ve genellikle plazma zarını serbestçe geçemeyecek kadar büyüktür. Bununla birlikte, diğer sinyal reseptörleri, hücre içinde yer alırlar. Bunları bu konunun devamında ele alacağız.

Plazma Zarındaki Reseptörler

Suda çözünebilen sinyal moleküllerinin çoğu, plazma zarını boydan boya kateden reseptör proteinler üzerindeki özgül bölgelere bağlanır. Zarı kateden bu tip reseptör, hücre dışındaki ortamdan gelen bilgiyi özgül bir ligand kendisine bağlandığında biçim değiştirerek ya da agregasyon ile hücre içine iletir. Hücre yüzeyindeki zarı kateden reseptörlerin nasıl çalıştığını üç temel zar reseptör tipi olan G–proteine–bağlı reseptörler, reseptör tirozin–kinazlar ve iyon–kanalı reseptörlerini inceleyerek, anlayabiliriz. Bu reseptörler, bir sonraki sayfadaki **Şekil 11.7**'de şematize edilmiştir. Öncelikle bu şekli inceleyiniz.

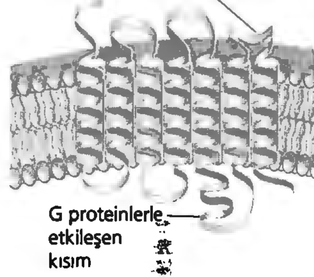
Hücre yüzeyindeki reseptör molekülleri hayvanların biyolojik sistemlerinde çok önemli rol oynarlar ve bunların işlevlerindeki bozukluklar insanlardaki kanser, kalp hastalığı ve astım gibi birçok hastalıkla ilişkilidir. Bu reseptörlerin yapı ve işlevlerinin araştırılması, bu gibi hastalıkların daha iyi anlaşılmasına ve tedavisine olanak verecektir. Dolayısıyla, bu konu, hem üniversiteler hem de ilaç endüstrisindeki araştırma gruplarının temel ilgi alanıdır. Bütün bu çabalara ve hücre-yüzeyi reseptörlerinin insanlardaki tüm proteinlerin %30'unu oluşturmasına rağmen, X-ışını kristalografisi ile yapısı belirlenen proteinlerin sadece %1'i bu gruptadır (bakınız Şekil 5.24): Bunların yapısının belirlenmesi son derece zordur.

İnsanlardaki hücre-yüzeyi reseptörlerinin en büyük ailesi, sayıları yaklaşık 1.000 olan G proteine-bağlı reseptörleri (GPCR) içerir. Israrlı çabalar sonrasında araştırıcılar birkaç yıl

▼ **Şekil 11.7**

İnceleme Zarı-Kateden Hücre Yüzeyi Reseptörleri

G Proteine-Bağlı Reseptörler

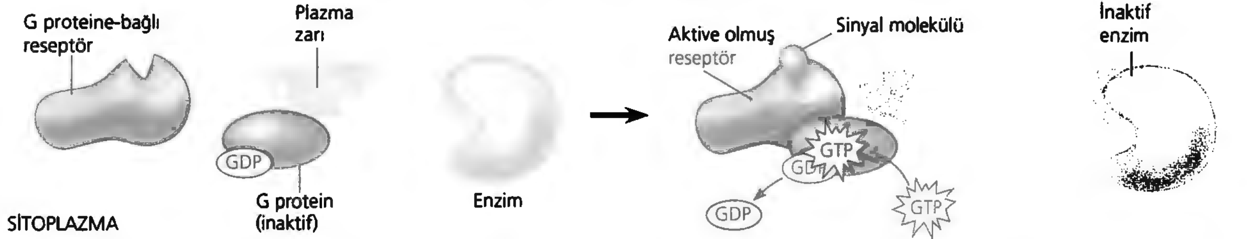


G proteine–bağlı reseptör (GPCR), **G protein** adı verilen bir protein yardımıyla iş gören ve plazma zarını kateden bir hücre yüzeyi reseptörüdür. G protein, enerji açısından zengin GTP'yi bağlar. Mayalardaki çiftleşme faktörleri, epinefrin ve çok sayıda başka hormon ve nörotransmitterler gibi farklı sinyal molekülleri G proteine–bağlı reseptörleri kullanırlar. Bu reseptörler hem sinyal molekülleri (genellikle ligand olarak ifade edilir) tanıyan bağlanma bölgeleri, hem de hücre içinde etkileştikleri G proteinler açısından farklılık taşırlar. Buna rağmen, G proteine-bağlı reseptör proteinleri yapısal olarak birbirlerine benzerler.

Gerçekten de bunlar, geniş bir ökaryotik peseptör protein ailesi oluşturur ve hepsi, burada bir kurdele şeklinde temsil edildiği gibi, zarı kateden yedi tane α heliks ikincil yapıya sahip tek bir polipeptid halindedir. Bu α heliksler, şekilde birbirini izleyen silindirler şeklinde gösterilmiştir. Heliksler arasındaki özgül kulplar, sinyaller ve G protein molekülleri için bağlanma bölgeleri oluştururlar.

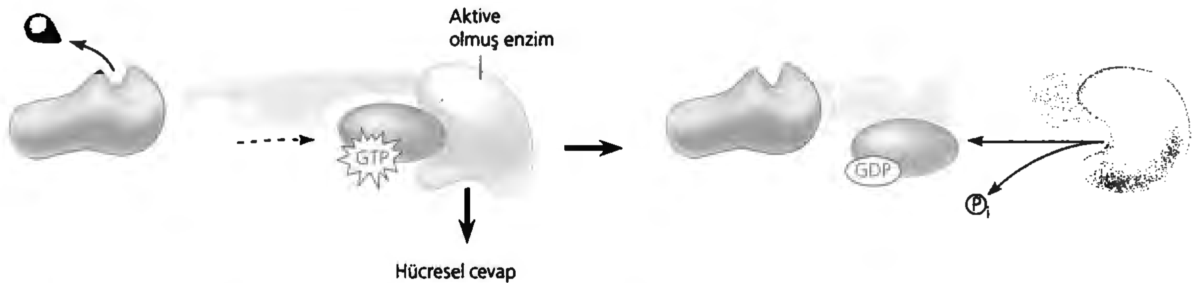
G proteine-bağlı reseptör sistemleri son derece yaygın olup, embriyonik gelişim ve duyu algılama dahil, çok çeşitli işlevler görürler. Örneğin, insanlardaki görme, koku ve tat alma bu tip sistemler aracılığı ile gerçekleşir. Çok farklı organizmalardaki G proteinler ve G proteine–bağlı reseptörler arasındaki yapısal benzerlikler, G proteinlerin ve G proteine–bağlı reseptörlerin çok erken dönemde evrimleştikleri fikrini vermektedir.

G–protein sistemleri, bakteriyel enfeksiyonların da dahil olduğu, birçok insan hastalığı ile ilişkilidir. Kolera, boğmaca ve botulizm etmeni olan çeşitli bakteriler, G–protein işlevini ortadan kaldıran toksinler üreterek, kişiyi hastalandırırlar. Farmakologlar, günümüzde kullanımda olan tüm ilaçların yaklaşık % 60'ının G protein ile ilgili yolları etkileyerek, tedavi edici olduklarını gözlemlemektedirler.



❶ Zarın sitoplazmik tarafına gevşekçe bağlanmış olan G protein, üzerine bağlı guanin nükleotidin tipine (GDP ya da GTP) göre açılıp kapanan bir elektrik düğmesi gibi iş görür. G protein terimi buradan kaynaklanmaktadır. (GTP yani guanozin trifosfat ATP'ye benzer.) Yukanda gösterildiği gibi, GDP bağlı olduğunda inaktif olan G protein, GTP bağlı iken aktiftir. Reseptör ve G protein, genellikle bir enzim olan başka bir protein ile birlikte iş görür.

❷ Uygun bir sinyal molekül reseptörün hücre dışındaki yüzeyine bağlandığı zaman, reseptör aktive olur ve biçim değiştirir. Reseptörün sitoplazmik tarafı inaktif bir G proteine bağlanır ve GTP'nin GDP ile yer değiştirmesine neden olur. Bu durum G proteini aktive eder.



❸ Aktive olmuş G protein reseptörden ayrılır ve bir enzime bağlanarak, onun biçimini ve aktivitesini değiştirir. Aktive olan enzim, hücresel cevaba doğru ilerleyen bir sonraki basamağı tetikler. (Sinyal molekülünün bağlanması geri-dönüşümlüdür: Diğer ligandlar gibi birçok kez bağlanıp, ayrılabilir. Hücre dışındaki ligand konsantrasyonu ligandın ne kadar sıklıkla bağlanacağını ve sinyale neden olacağını belirler.)

❹ Enzim ve G proteindeki değişiklikler geçicidir; çünkü G protein aynı zamanda GTPaz enzimi gibi davranır, yani kendisine bağlı GTP'yi GDP'ye hidrolize eder. Böylece tekrar inaktif hale gelen G protein, enzimi serbest bırakır. Enzim de başlangıçtaki durumuna geri döner. Artık G protein yeniden kullanıma hazırdır. G proteinin GTPaz aktivitesi, sinyal molekülün ortadan kalkması durumunda, sinyal aktarım yolunun hızla durdurulmasına izin verir.

Devam ediyor...

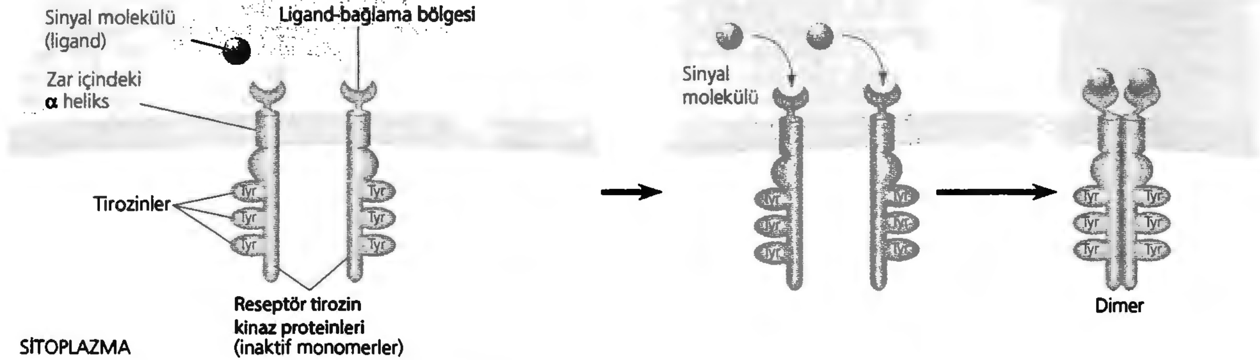
▼ Şekil 11.7 (devam ediyor...)

İnceleme Zarı-Kateden Hücre Yüzeyi Reseptörleri

Reseptör Tirozin Kinazlar

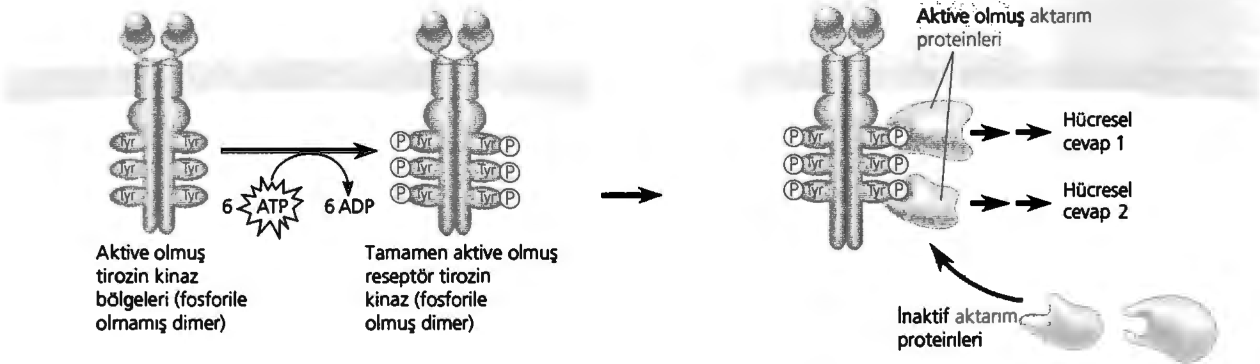
Reseptör tirozin kinazlar (RTK), enzimatik aktiviteye sahip olmalarıyla karakterize edilen plazma zarı reseptörleri sınıfına dahildirler. *Kinaz* enzimleri fosfat grupları aktarımını katalizler. Reseptör proteinin sitoplazma içine doğru uzananı kısmı bir tirozin kinaz olarak iş görür ve substrat protein üzerindeki tirozin amino asidine ATP'den bir fosfat grubunun akatırılmasını katalizler. Dolayısıyla, reseptör tirozin kinazlar, tirozinlere fosfatlar takan zar reseptörleridir.

Bir reseptör tirozin kinaz kompleksi, on ya da daha fazla sayıdaki farklı aktarım yolunu ve hücresel cevabı aktive edebilir. Genellikle, aynı anda birden fazla sinyal–aktarım yolu tetiklenebilir; böylece, hücre büyümesi ve çoğalmasındaki birçok etkinliğin düzenlenmesi ve eşgüdümünde hücreye yardım edilmiş olur. Tek bir ligand bağlanma olayının çok sayıda yolu tetikleyebilme yeteneği, bu tip reseptörlerle G proteine–bağlı reseptörler arasındaki en önemli farktır. Sinyal moleküllerinin yokluğunda bile işlev gören anormal reseptör tirozin kinazlar birçok kanser türü ile ilişkilidir.



❶ Reseptör tirozin kinazların çoğu burada şematize edilen yapıya sahiptir. Sinyal molekül bağlanmadan önce reseptörler, monomerler olarak ifade edilen bağımsız birimler halindedirler. Bunların her biri hücre dışında bir bağlanma bölgesine, zarı kateden bir α helikse ve çok sayıda tirozin içeren hücre–içi bir kuyruğa sahiptir.

❷ Bir sinyal molekülünün (örneğin bir büyüme faktörünün) bağlanması, reseptör monomerlerinin dimerik bir kompleks oluşturacak şekilde bir araya gelmesine neden olur (dimerizasyon).



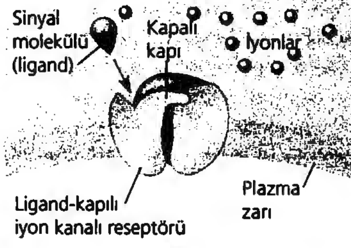
❸ Dimerizasyon her monomerin tirozin kinaz aktivitesi gösteren kısmını aktive eder; bunların her biri diğer monomerin kuyruğundaki bir tirozine ATP molekülünden koparılan bir fosfatı ekler.

❹ Şimdi artık reseptör tümüyle aktive edilmiş olup, hücre içindeki özgül aktarım proteinleri tarafından tanınır. Bu proteinlerin her biri fosforlanmış haldeki özgül bir tirozine bağlanır ve aktive olacak şekilde yapısal değişikliğe uğrar. Aktive olmuş her protein, hücresel cevaba doğru ilerleyen bir aktarım yolunu tetikler.

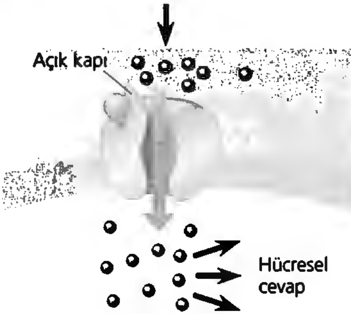
İyon Kanalı Reseptörleri

Ligand-kapılı iyon kanalları, reseptör biçim değiştirdiğinde, "kapı" gibi davranan bir bölgeye sahip zar reseptörleridir. Bir sinyal molekülü ligand olarak reseptör proteine bağlandığında, bu kapı Na^+ ya da Ca^{2+} gibi özgül iyonların reseptör içindeki kanaldan geçişine izin verecek ya da bunların geçişini engelleyecek şekilde, açılır ya da kapanır. Daha önce incelediğimiz reseptörlere benzer şekilde, ligand proteininin hücre dışındaki özgül bir kısmına bağlanır.

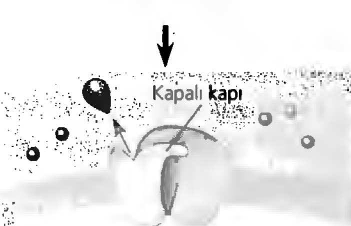
1 Burada ligand-kapılı iyon kanalı reseptörü gösterilmiştir. Kapı görevi yapan kısım bir ligand reseptöre bağlanana kadar kapalı kalır.



2 Ligand reseptöre bağlanıp kapı açıldığında, özgül iyonlar kanaldan geçer ve bunların hücre içindeki konsantrasyonu hızla değişir. Bu değişiklik hücrenin aktivitesini doğrudan etkileyebilir.



3 Ligand bu reseptörden ayrıldığında, kapı kapanır ve iyonlar artık hücreye giremez.



Ligand-kapılı iyon kanalları sinir sistemi için çok önemlidir. Örneğin, iki sinir hücresi arasındaki sinapsa salınan nörotransmitter molekülleri (bakınız Şekil 11.5b) ligand olarak alıcı hücre üzerindeki iyon kanallarına bağlanır ve kanalların açılmasına neden olur. İyonlar içeri (ya da bazı durumlarda dışarı) akarak elektriksel bir sinyali tetikler. Bu elektriksel sinyal, alıcı hücre boyunca ilerler. Bazı kapılı iyon kanalları ligandlar aracılığı ile değil, elektrik sinyalleri tarafından kontrol edilir. Bölüm 48'de göreceğiniz gibi, bu tip *voltaj-kapılı iyon kanalları* sinir sisteminin işlev görmesinde çok önemlidir.

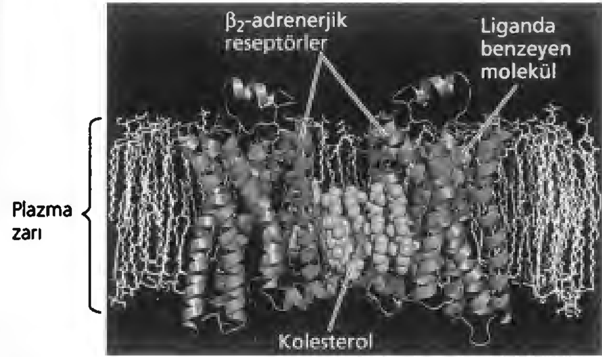
BAĞLANTI KUR *Şekil 7.1 (s. 125)'deki iyon kanalı proteinini inceleyiniz ve sayfa 135'deki buna ait tartışmayı gözden geçiriniz. Ne tip bir uyarı, bu iyon kanalını açar? Yukarıda verilen bilgide ne tip bir iyon kanalı tarif edilmektedir?*

▼ **Şekil 11.8**

ETKİ

G Proteine-Bağlı Reseptör (GPCR) Yapısının Saptanması

GPCRler esnek ve kararsız olduklarından dolayı, yapılarının X-ışını kristalografisi ile saptanması için gerekli bir basamak olan kristalize edilmeleri zordur. Bununla birlikte araştırıcılar yakın zamanda, insan β_2-adrenerjik reseptörü doğala benzer bir ligand (aşağıdaki modelde yeşil) ve reseptörü stabilize eden kolesterol (turuncu) varlığında kristalize ettiler. Buradaki iki reseptör molekülü (mavi), plazma zarında yandan göründükleri şekilde kurdele modeli ile gösterilmiştir.



NEDEN ÖNEMLİ β_2-adrenerjik reseptör vücuttaki düz kas hücrelerinde bulunur. Bu reseptörün anormal formları astım, hipertansiyon ve kalp yetmezliği gibi hastalıklarla ilişkilidir. Bu hastalık durumları için halen kullanılan ilaçlar, istenmeyen yan etkiler ortaya çıkarmaktadır. Daha ileri araştırmalarla daha iyi ilaçlar bulunabilir. Bunun yanı sıra, GPCRler yapısal olarak benzerlikler taşıdıklarından, β_2-adrenerjik reseptör üzerinde yapılan bu araştırma, diğer GPCR lerle ilişkili hastalıkların tedavisinde de ilerlemeler sağlayabilir.

EK OKUMA R. Ranganathan, Signaling across the cell membrane, *Science* 318:1253-1254 (2007).

EĞER ÖYLE İSE? Yukarıda gösterilen model, G proteine bağlı olmayan inaktif durumdaki reseptörü temsil etmektedir. Hücre içine aktif olarak sinyal vermekte olan reseptör proteinin yapısını ortaya çıkarabilecek protein kristalizasyon koşulları için ne önerebilirsiniz?

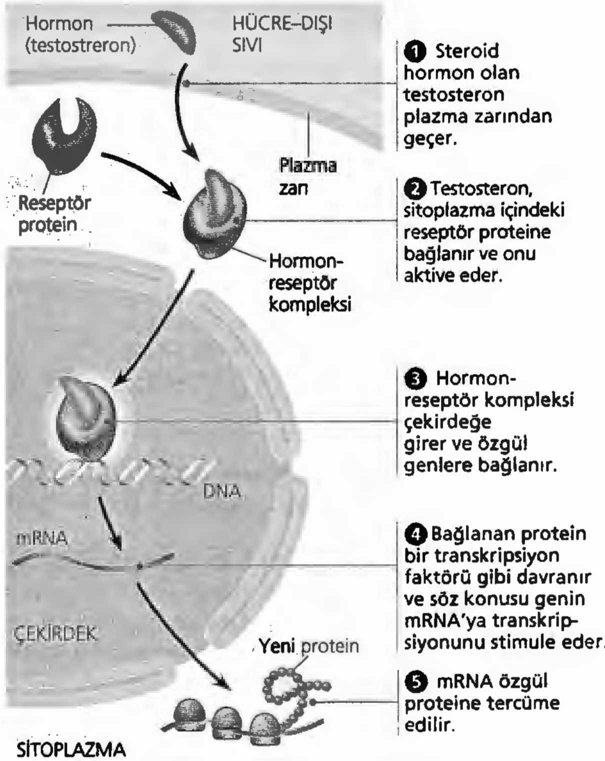
önce G proteine-bağlı reseptörlerin birkaçının yapısını ortaya çıkarma konusunda önemli ilerlemeler sağladılar (**Şekil 11.8**).

Reseptör tirozin kinazların (RTK) normal işlev görmemesi birçok kanser türüyle ilişkilidir. Örneğin, aşırı düzeylerde HER2 adı verilen reseptör tirozin kinaz içeren göğüs kanseri hücreleri taşıyan hastaların prognozu başarısızdır. Moleküler biyoloji tekniklerini kullanan araştırıcılar, hücreler üzerindeki HER2'ye bağlanarak, bunların büyümesini inhibe eden ve böylece tümörün ilerlemesini engeleyen Herceptin adlı bir protein geliştirdiler. Bazı klinik uygulamalarda Herceptin tedavisi, hastaların hayatta kalış oranlarını üçte bir oranında artırdı. Hücre yüzeyi reseptörleri ve diğer hücre-haberleşme proteinleri üzerinde süren araştırmaların amaçlarından biri, bu gibi başarılı uygulamaların sayısını artırmaktır.

Hücre İçindeki Reseptörler

Hücre içindeki reseptörler hedef hücrelerin sitoplazmasında ya da çekirdeğinde bulunan proteinlerdir. Kimyasal haberci bu tip bir reseptöre ulaşmak için, hedef hücrenin plazma zarından geçer. Birçok önemli sinyal molekülü ya yeteri kadar hidrofobik ya da zarın hidrofobik iç kısmını geçebilecek kadar küçük olduğu için, bunu başarabilir. Bu gibi hidrofobik kimyasal mesajcılar arasında hayvanlardaki steroid hormonlar ve tiroid hormonları bulunur. Hücre içinde reseptöre sahip bir başka kimyasal mesajcı nitrik oksit (NO) gazıdır. Bu gazın çok küçük molekülleri, zar fosfolipidleri arasından kolayca geçebilir.

Testosteronun davranışı steroid hormonlara örnek oluşturur. Bu hormone, erkeklerdeki testis hücreleri tarafından salgılanır. Daha sonra kan aracılığıyla taşınır ve vücuttaki tüm hücrelere girer. Ancak, sadece testosteron reseptör moleküllerini içeren hücreler buna karşı cevap oluşturabilir. Hormon, bu hücrelerdeki reseptör proteine bağlanarak, onu aktive eder (**Şekil 11.9**). Üzerine bağlı hormon içeren aktif formdaki reseptör proteini çekirdeğe girer ve erkek cinsiyet karakterlerini kontrol eden özgül genleri aktif hale getirir.



▲ **Şekil 11.9 Hücre-içindeki reseptör ile steroid hormon arasındaki etkileşim.**

? *Bu steroid hormonun hücre içine girmesi için, hücre-yüzeyi reseptör proteini gerekmez. Bunun nedeni nedir?*

Aktif haldeki hormon-reseptör kompleksi genleri nasıl aktive eder? Bir hücrenin DNA'sındaki genlerin mesajcı RNA'ya (mRNA) transkribe edildikten sonra olgunlaştırıldığını, bu mRNA'nın çekirdekten çıkarak sitoplazmadaki ribozomlarda özgül bir proteine tercüme edilerek, işlev gördüğünü hatırlarsınız (bakınız Şekil 5.25). *Transkripsiyon faktörleri* denilen özgül proteinler belirli bir zamanda, belirli bir hücrede hangi genlerin açılacağını (yani hangi genlerin mRNA'ya transkribe edileceğini) kontrol ederler. Testosteron reseptörü de aktive edildiğinde, özgül genleri çalıştıran bir traskripsiyon faktörü olarak davranır.

Bir transkripsiyon faktörü olarak davranan testosteron reseptörü, tüm sinyal aktarımını kendisi gerçekleştirir. Hücre içi reseptörlerin birçoğu (örneğin, troid hormon reseptörü gibi) sinyal molekülleri onlara ulaşmadan önce çekirdeğin içinde olmalarına rağmen, bu yolla işlev görür. Hücre içi reseptör proteinlerin çoğu yapısal benzerlik taşırlar. Bu benzerlik, bu proteinler arasında evrimsel yakınlık olduğu fikrini verir.

KAVRAM KONTROLÜ 11.2

1. Sinir büyüme faktörü (NGF) suda çözünebilen bir sinyal molekülüdür. NGF reseptörünün hücre içinde mi, yoksa plazma zarında mı olmasını beklersiniz? Neden?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir hücre dimerleşemeyen, hatalı reseptör tirozin kinaz proteinleri yapıyorsa, bunun ne gibi bir etkisi olur?
3. **BAĞLANTI KUR** Ligand bağlanması ile allosterik enzim regülasyonu arasında nasıl bir benzerlik vardır? Sayfa 158'deki Şekil 8.19'a bakınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 11.3

Sinyal aktarımı: Moleküler etkileşim şelaleleri, sinyalleri reseptörlerden hücre içindeki hedef moleküllere ulaştırırlar

Buraya kadar gözden geçirdiğimiz sinyal reseptörlerinin büyük kısmı, plazma zarındaki proteinlerdir. Bu tip sinyal reseptörleri söz konusu olduğunda, hücre haberleşmesinin aktarım aşaması, çoğunlukla birkaç basamaklı bir yol olmaktadır. Bu tip yolların yararlarından biri, sinyalin çok büyük ölçüde artırılabilme olanağıdır. İlgili yoldaki moleküllerin bazıları, gelen sinyali dizinin bir sonraki basamağındaki çok sayıda moleküle aktarırlarsa, yolun sonunda ortaya çıkan aktive olmuş moleküllerin sayısı çok fazla olacaktır. Çok basamaklı yollar, daha sonra tartışacağımız gibi, daha basit sistemlere oranla daha fazla eşgüdüm ve kontrol olanakları da sağlarlar. Bu durum daha sonra ele alacağımız hem birhücreli hem de çokhücreli organizmalardaki cevabın hassas ayarını mümkün kılar.

Sinyal Aktarım Yolları

Plazma zarındaki bir reseptöre özgül bir sinyal molekülünün bağlanması, moleküler etkileşimler zincirindeki –sinyal aktarım yolundaki– ilk basamağı tetikler ve hücre içinde belirli bir cevaba yol açar. Domino taşlarının devrilmelerine benzer şekilde, sinyal ile aktive olmuş reseptör bir başka proteini aktive eder. Bu protein başka bir molekülü aktive eder ve bu süreç, sonuçtaki hücresel cevabı oluşturacak olan protein aktive oluncaya kadar sürer. Sinyali reseptörden cevaba doğru yönelten moleküller, çoğunlukla proteinlerdir. Hücre haberleşmesindeki temel işleyiş proteinlerin etkileşmesidir. Gerçekten de hücresel düzeydeki tüm düzenlemelerin ortak yönü, protein etkileşimidir.

Başlangıçtaki sinyal molekülünün sinyal yollarından fiziksel olarak geçmediğini ve hatta, birçok durumda hücreye bile girmediğini unutmayınız. Bir sinyalin taşınmasından söz ettiğimizde anlatmak istediğimiz şey, belirli bir bilginin aktarılmasıdır. Aktarım yolundaki her basamakta, sinyal, farklı bir forma aktarılır ve bu form genellikle bir proteindeki konformasyonal değişikliktir. Konformasyonal değişiklik ise, çoğunlukla fosforilasyon aracılığı ile ortaya çıkarılır.

Protein Fosforilasyonu ve Defosforilasyonu

Bundan önceki bölümlerde bir ya da daha fazla fosfat grubunun eklenmesiyle proteinlerin aktive edilmeleri üzerinde durduk (bakınız Şekil 8.10a). Şekil 11.7'de reseptör tirozin-kinazların aktivasyonunda fosforilasyonun ne şekilde işe karıştığını gördük. Gerçekten de protein fosforilasyonu ve defosforilasyonu, protein aktivitesini düzenlemek için kullanılan çok yaygın bir hücresel mekanizmadır. ATP'den bir proteine fosfat grupları aktaran enzimlerin genel adı **protein kinaz**dır. Bir reseptör tirozin kinazın, dimerdeki diğer reseptör tirozin kinazdaki tirozinleri fosforile ettiğini hatırlayınız. Buna karşılık, sitoplazmik protein kinazların çoğu, kendilerinden farklı proteinler üzerine etki ederler. Bir başka fark, sitoplazmik protein kinazların çoğunun tirozin yerine serin ya da treonin amino asitlerinden birisini fosforile etmeleridir. Bu gibi serin/treonin kinazlar hayvan, bitki ve funguslardaki sinyal yollarında çok yaygın olarak bulunurlar.

Sinyal aktarım yollarında aktarım yapan moleküllerin birçoğu protein kinazlar olup, bunlar genellikle aktarım yolundaki diğer protein kinazlar üzerine etki ederler. **Şekil 11.10**, bir "fosforilasyon şelalesi" yaratan üç farklı protein

▲ **Şekil 11.10 Bir fosforilasyon şelalesi.** Bir fosforilasyon şelalesinde bulunan farklı molekül serileri fosforile edilir. Bu tip bir yoldaki her molekül kendisinden sonraki moleküle bir fosfat grubu ekler. Bu örnekte, fosforilasyon ile aktive olan her molekül defosforilasyon sonucunda inaktif formuna geri dönmektedir. Aktivasyon sonucunda genellikle molekülde biçim değişikliği olduğunu hatırlatmak için, her proteinin aktif ve inaktif formları farklı biçimlerde temsil edilmiştir.

? *Protein kinaz 3'ün aktivasyonundan hangi protein sorumludur?*

kinazı içeren hipotetik bir yolu göstermektedir. Bu şemada gösterilen sıra, mayalarda çiftleşme faktörleri, hayvan hücrelerinde ise çeşitli büyüme faktörleri tarafından tetiklenen yolların da dahil olduğu, birçok yoldaki sıraya benzer. Sinyal, protein fosforilasyon şelalesi ile aktarılır. Bu süreçteki her fosforilasyon, proteinde konformasyonal bir değişiklik ortaya çıkarır. Her biçim değişikliği, yeni eklenen fosfat gruplarının yüklü ya da polar amino asitlerle etkileşimlerinden kaynaklanır (bakınız Şekil 5.16). Fosfat gruplarının eklenmesi genellikle proteini inaktif formdan aktif forma dönüştürür. Bazı durumlarda ise fosforilasyon sonucunda proteinin aktivitesi *azalır.*

Protein kinazların önemi, yadsınamayacak kadar büyüktür. Genlerimizin %2'sinin protein kinazları kodladığı düşünülmektedir. Tek bir hücrede yüzlerce farklı protein kinaz bulunur ve bunların her biri farklı bir protein substrata özgüldür. Bunların hepsi birlikte muhtemelen hücredeki binlerce proteinin büyük bir kısmının etkinliğini düzenlemektedir. Bu proteinler arasında hücre üremesini düzenleyenler çoğunluktadır. Bu tip bir kinazın aktivitesindeki anormallik sıklıkla, anormal hücre büyümesine ve kanser oluşumuna neden olur.

Fosforilasyon şelalerinde protein kinazlarla eşit öneme sahip olan **protein fosfatazlar,** proteinlerdeki fosfat gruplarını uzaklaştıran enzimlerdir. Bu işleme, defosforilasyon denir. Protein kinazları defosforilasyon ile inaktive eden fosfatazlar, başlangıçtaki sinyalin ortadan kalkması durumunda sinyal aktarım yolunu kapatacak bir mekanizma olarak iş görürler. Fosfatazlar, aynı zamanda, protein kinazların tekrar kullanımını mümkün kılarak, hücrenin dışarıdan gelecek yeni bir sinyale cevap verebilmesini sağlar. Fosforilasyon-defosforilasyon sistemi, gerektiğinde aktiviteleri açıp, kapatan ya da artırıp, azaltan hücresel bir moleküler anahtar gibi iş görür. Herhangi bir anda fosforilasyonla düzenlenen bir proteinin aktivitesi, hücredeki aktif kinaz molekülleri ile aktif fosfataz molekülleri arasındaki dengeye bağlıdır.

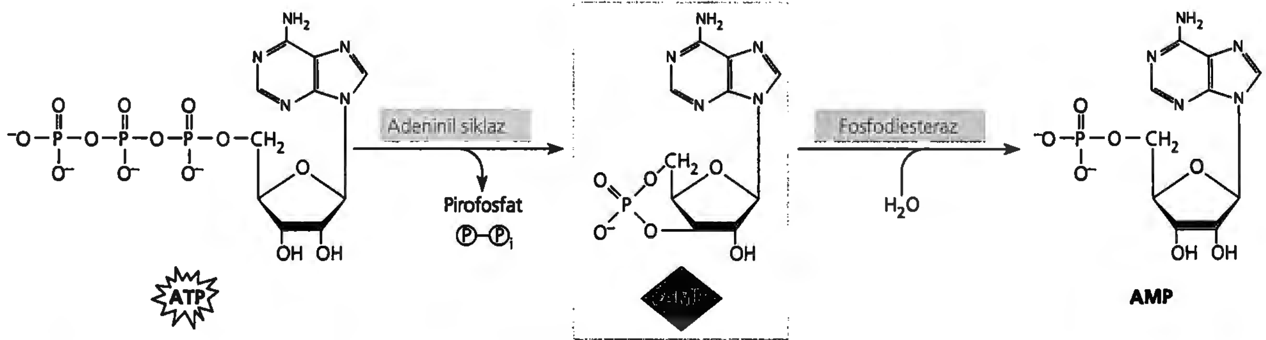
İkinci Mesajcılar Olarak Bazı Küçük Moleküller ve İyonlar

Sinyal aktarım yollarındaki bileşenlerin tümü protein değildir. Haberleşme yollarının birçoğu protein yapısında olmayan ve suda çözünebilen, küçük molekülleri ya da iyonları da içerir. Bunlara **ikinci mesajcılar** adı verilir. (Zar reseptörüne bağlanan hücre-dışı sinyal molekülü yani ligand bu yoldaki "birinci mesajcı" olarak değerlendirilir.) İkinci mesajcılar hem küçük, hem de suda çözünebilir olduklarından, tüm hücreye difüzyon yoluyla kolayca dağılırlar. Örneğin biraz sonra inceleyeceğimiz, cAMP adı verilen ve epinefrin tarafından başlatılan sinyali, karaciğer ya da kas hücresinin zarından hücre içine taşıyan molekül bir ikinci mesajcıdır. cAMP, karaciğer ya da kas hücresinde glikojen yıkımını başlatır. İkinci mesajcılar hem G-proteine- bağlı reseptörler hem de reseptör tirozin-kinazlar tarafından başlatılan yollarda görev alırlar. En yaygın olarak bulunan ikinci mesajcılar, cAMP ve kalsiyum iyonlarıdır (Ca^{2+}). Çok çeşitli aktarım proteinleri, ikinci mesajcılardan birinin ya da diğerinin sitozolik derişimine duyarlıdır.

Siklik AMP

Sayfa 209'da anlatıldığı gibi, Earl Sutherland epinefrinin plazma zarından geçmeksizin glikojen yıkımına neden olduğunu ortaya çıkardı. Bu buluş Sutherland'i plazma zarından sitoplazmadaki metabolik mekanizmaya sinyal ileten ikinci mesajcı aramaya yöneltti.

Sutherland, epinefrinin karaciğer hücresinin plazma zarına bağlanmasının, siklik adenozin monofosfat adı verilen ve **siklik AMP** ya da **cAMP** kısaltmasıyla gösterilen bileşiğin sitozolik derişimini artırdığını buldu **(Şekil 11.11).** Hücre dışındaki epinefrin özgül reseptör proteine bağlandığında, bu protein çok sayıda cAMP sentezini katalizleyen **adeni-**



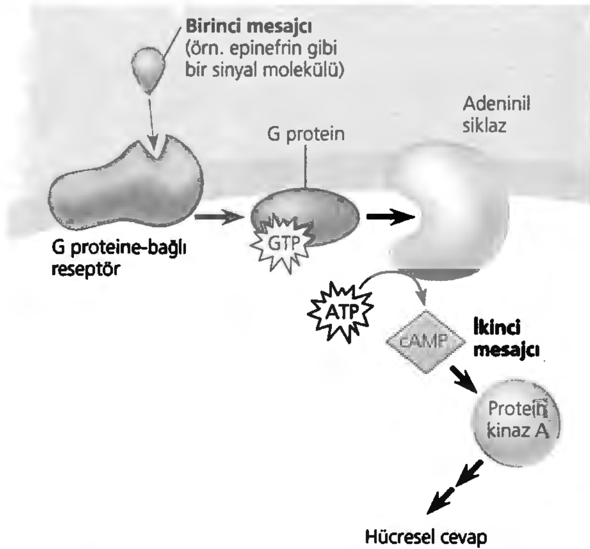
▲ **Şekil 11.11 Siklik AMP.** İkinci mesajcı olan siklik AMP (cAMP), plazma zarı içine gömülü haldeki adeninil siklaz enzimi tarafından ATP'den oluşturulur. Siklik AMP'nin inaktivasyonu, onu AMP'ye döndüren fosfodiesteraz enzimi ile gerçekleştirilir.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer, fosfodiesterazı inaktive eden bir molekül hücreye girerse, bunun sonucunda ne olur?*

nil siklaz enzimini aktive eder. Ancak epinefrin, adininil siklazı doğrudan stimule etmez. Bu yolla hücre içindeki normal cAMP konsantrasyonu saniyeler içinde 20 katına çıkar. cAMP, gelen sinyali sitoplazmaya yayar. Hormon yokluğunda cAMP uzun süre kalıcı olamaz; çünkü fosfodiesteraz adı verilen bir başka enzim cAMP'yi AMP'ye çevirir. Sitozolik cAMP derişiminin tekrar artması için, bir başka epinefrin uyarısı gerekir.

Daha sonraki araştırmalar, epinefrinin cAMP oluşumunu tetikleyen çok sayıdaki hormon ve diğer sinyal moleküllerinden sadece bir tanesi olduğunu ortaya çıkarmıştır. G–proteinlerin, G–proteine–bağlı reseptörlerin ve protein kinazların cAMP yollarındaki diğer bileşenler oldukları da bulunmuştur (**Şekil 11.12**). cAMP'nin ilk etkisi *protein kinaz A* adı verilen bir serin/treonin kinazın aktivasyonudur. Aktive olan protein kinaz A daha sonra hücre tipine bağlı olarak, diğer proteinleri fosforile eder. (Glikojen yıkımının epinefrin ile uyarılma yolu Şekil 11.16'da gösterilmiştir.)

Hücre metabolizmasının ince–ayarı, adenilil siklazı *inhibe eden* diğer G–protein sistemleri tarafından sağlanır. Bu sistemlerde farklı bir sinyal molekülü farklı bir reseptörü aktive eder. Bu reseptör ise, *inhibitör* G proteini aktive eder.



▲ **Şekil 11.12 İkinci mesajcı olarak cAMP'nin görev yaptığı bir G protein sinyal yolu.** İlk mesajcı G proteine-bağlı reseptörü aktive eder. Bu reseptör özgül G proteini aktive eder. G protein ise ATP'yi cAMP'ye çeviren adeninil siklazı aktive eder. cAMP ikinci mesajcı olarak davranır ve hücresel cevaplara yol açan bir başka proteini (genellikle protein kinaz A) aktive eder.

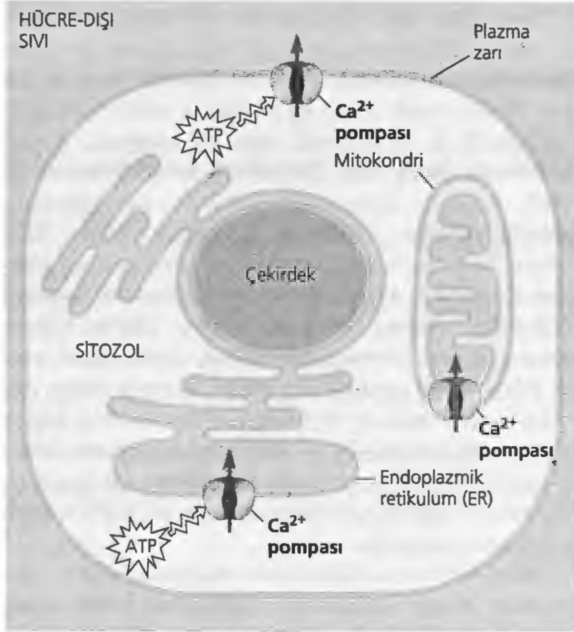
Şimdi artık cAMP'nin G–protein haberleşme yollarındaki rolünü bildiğimize göre, çeşitli mikropların nasıl hastalığa neden olduklarının moleküler ayrıntılarını açıklayabiliriz. Kolera, insan dışkısı ile kirlenmiş suların kullanıldığı yerlerde sık sık ortaya çıkan salgın bir hastalıktır. İnsanlar kontamine olmuş suyu içtiklerinde, kolera bakterisi olan *Vibrio cholerae*'yı almış olurlar. Bakteriler ince bağırsak çeperinde biyofilm oluşturarak, bir toksin üretirler. Kolera toksini, su ve tuz salgılanmasının düzenlenmesinde görevli olan G proteini, kimyasal olarak değiştiren bir enzimdir. Değişikliğe uğrayan G protein, GTP'yi GDP'ye hidrolize edemez ve aktif formda takılı kalarak, sürekli olarak adenilil siklazı cAMP yapması için uyarır. Sonuçta ortaya çıkan yüksek cAMP derişimi, ince bağırsak hücrelerinin bağırsak içine büyük miktarlarda tuz salgılamalarına neden olur. Su da ozmos yoluyla tuzları takip eder. Hasta kişi kısa sürede ishal olur ve eğer tedavi edilmezse su ve tuz kaybı nedeniyle kısa süre sonra ölür.

Siklik AMP ya da buna benzer mesajcıların görev aldığı sinyal yollarının anlaşılması, insanlardaki belirli koşullar için tedavi işlemlerinin geliştirilmesine izin vermiştir. Bu yollardan birinde *siklik GMP* ya da *cGMP*, sinyal molekülü olarak davranır ve atardamar duvarlarındaki düz kas hücrelerini gevşetecek şekilde etki eder. cGMP'nin GMP'ye hidrolizini inhibe ederek, sinyalin uzamasına yol açan bir bileşik, önceleri göğüs ağrıları için kullanılmıştır; çünkü bu bileşik kalp kasına kan akışını artırmıştır. Bu bileşik bugün Viagra ticari adıyla, insanlardaki ereksiyon bozukluğunu tedavi etmede yaygın olarak kullanılmaktadır. Viagra, kan damarlarının genişlemesine yol açtığı için, penis içerisine kan akışının artmasına izin verir ve böylece penis ereksiyonu için gerekli fizyolojik koşulları optimize eder.

Kalsiyum İyonları ve İnozitol Trifosfat (IP_3)

Hayvanlardaki nörotransmitterleri, büyüme faktörlerini ve bazı hormonları da kapsayan birçok sinyal molekülü, sitozolik kalsiyum iyon (Ca^{2+}) derişimini artıran sinyal aktarım yolları aracılığıyla kendilerine ait hedef hücrelerdeki cevapları uyarırlar. Kalsiyum cAMP'den daha yaygın olarak kullanılan ikinci habercidir. Sitozolik Ca^{2+} derişiminin artması, hayvan hücrelerinde kas kasılması, belirli bileşiklerin salınması ve hücre bölünmesi gibi birçok cevaba neden olur. Çok sayıda hormonal ve çevresel uyaran bitki hücrelerinde sitozolik Ca^{2+} derişiminin artmasına neden olur ve çeşitli (örneğin ışığa cevap olarak yeşermek ile ilgili) sinyal yollarını tetikler (bakınız Şekil 39.4). Hücreler hem G–protein hem de tirozin kinaz yollarında Ca^{2+}'u ikinci haberci olarak kullanırlar.

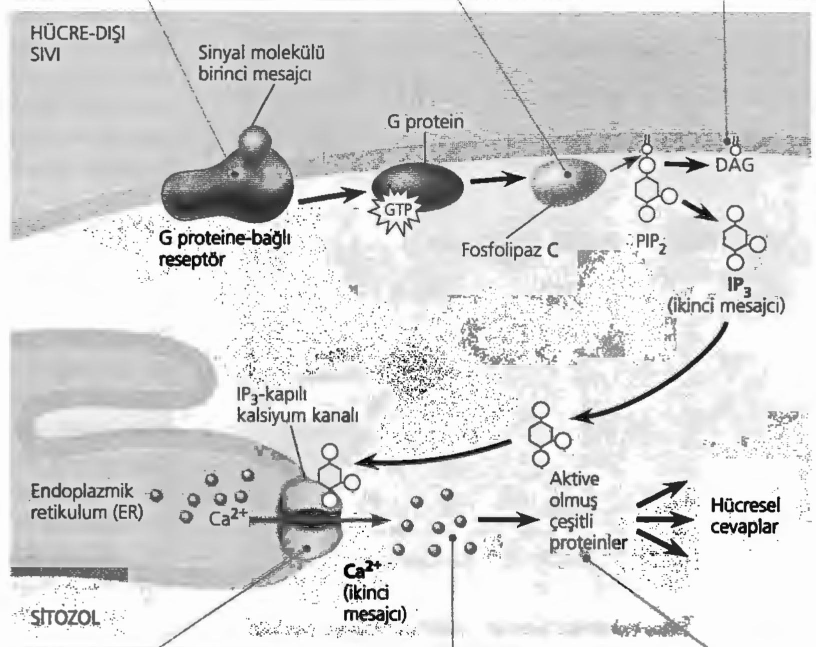
Hücreler daima bir miktar Ca^{2+} içermekle birlikte, bu iyon ikinci mesajcı olarak iş görebilir; çünkü, normal olarak bunun sitozoldeki derişimi hücre dışındaki derişiminden çok daha



▲ **Şekil 11.13 Bir hayvan hücresindeki kalsiyum iyonu konsantrasyonunun korunması.** Sitozoldeki Ca^{2+} konsantrasyonu (bej rengi) genellikle hücre-dışı sıvı ve ER'deki Ca^{2+} konsantrasyonlarından (mavi) çok daha düşüktür. Plazma zarında ve ER zarında yer alan ve ATP'den güç sağlayan protein yapısındaki pompalar Ca^{2+}'u sitozolden hücre-dışı sıvıya ve ER lümenine aktarır. Kemiozmosdan (bakınız Bölüm 9) güç sağlayan mitokondriyel pompalar ise, sitozoldeki Ca^{2+} konsantrasyonu önemli ölçüde arttığında, bu iyonları mitokondri içine pompalar.

azdır (**Şekil 11. 13**). Gerçekten de bir hayvanın kanındaki ve hücre-dışı sıvıdaki Ca^{2+} düzeyi sitozoldeki Ca^{2+} düzeyinden 10.000 kat daha fazladır. Kalsiyum iyonları çeşitli protein pompalar aracılığı ile aktif olarak hücre dışına ve sitozolden endoplazmik retikulum (ve bazı koşullar altında mitokondri ve kloroplastların) içine aktarılırlar. Sonuç olarak, ER içindeki kalsiyum derişimi genellikle sitozol içindekinden çok daha yüksektir. Sitozolik kalsiyum düzeyi çok düşük olduğu için, iyonların sayısındaki küçük bir değişiklik, kalsiyum derişiminde oldukça büyük bir değişikliği temsil eder.

Bir sinyal aktarım yolu ile iletilen sinyale cevap olarak, sitozolik kalsiyum düzeyi genellikle hücrenin ER'sinden Ca^{2+} salan mekanizmalar aracılığı ile yükselebilir. Kalsiyum salınmasına yol açan yollar, diğer ikinci mesajcıları içerir ki bunlar, **diaçilgliserol (DAG)** ve **inozitol trifosfat (IP_3)** tır. Bu iki mesajcı, plazma zarındaki belirli bir fosfolipid çeşidinin kırılmasıyla üretilir. **Şekil 11.14**, bunun nasıl gerçekleştiğini ve IP_3'ün ER'den kalsiyum salınmasını nasıl uyardığını göstermektedir. Bu yollarda IP_3 kalsiyumdan önce etki ettiği için, kalsiyum *"üçüncü mesajcı"* olarak düşünülebilir. Bununla birlikte bilim insanları sinyal aktarım yollarının protein yapısında olmayan bütün küçük bileşenleri için *ikinci mesajcı* terimini kullanırlar.



► **Şekil 11.14 Kalsiyum ve IP_3'ün sinyal yollarındaki görevleri.** Kalsiyum iyonları (Ca^{2+}) ve inozitol trifosfat (IP_3) sinyal aktarım yollarının birçoğunda ikinci mesajcı olarak iş görür. Bu şekilde gösterilen süreç, bir sinyal molekülünün G proteine-bağlı reseptöre bağlanmasıyla başlamaktadır. Bu yol, fosfolipaz C'yi aktive eden bir reseptör tirozin kinaz tarafından da başlatılabilir.

KAVRAM KONTROLÜ 11.3

1. Protein kinaz ve bunun sinyal aktarım yollarındaki rolü nedir?
2. Fosforilasyon şelalesi içeren bir sinyal aktarım yolu söz konusu olduğunda, hücrenin verdiği cevap nasıl sonlandırılır?
3. Şekil 11.6 ve Şekil 11.10' da gösterilenlere benzer herhangi bir sinyal aktarım yolundaki gerçek "sinyal" nedir? Bu bilgi hücrenin dışından içine nasıl iletilir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir ligandın reseptöre bağlanması ile fosfolipaz C'nin aktivasyonu sonucunda IP_3-kapılı kalsiyum kanalının sitozoldeki Ca^{2+} konsantrasyonu üzerine etkisi ne olur?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 11.4

Cevap: Hücre haberleşmesi transkripsiyonun ya da sitoplazmik aktivitelerin düzenlenmesine yol açar

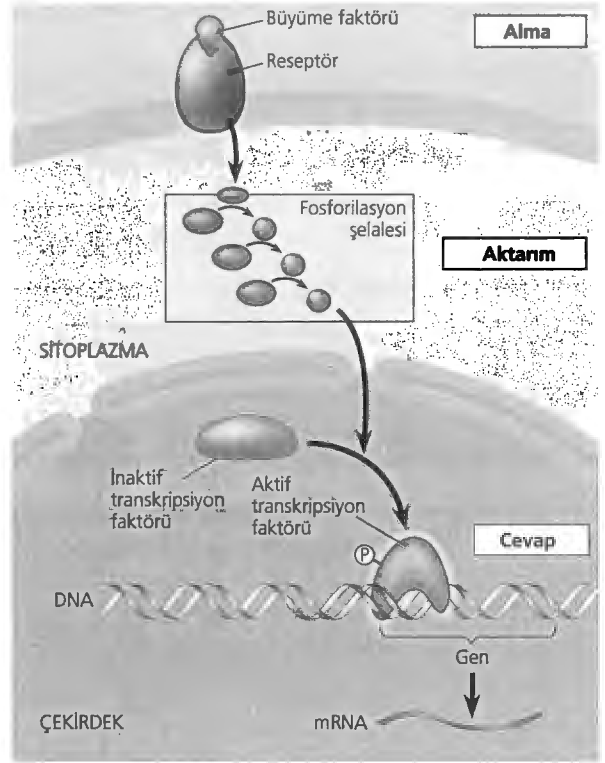
Şimdi artık dışarıdan gelen bir sinyale hücrenin gerçek cevabının ne olduğuna daha yakından bakabiliriz. Bir haberleşme yolundaki son basamağın niteliği nedir?

Sitoplazma ve Çekirdeğin Verdiği Cevaplar

Bir sinyal aktarım yolu, son aşamada, bir ya da daha fazla hücresel aktivitenin düzenlenmesine yol açar. Yolun sonundaki cevap, hücre çekirdeğinde ya da sitoplazmada gerçekleşebilir.

Birçok sinyal yolu genellikle çekirdekteki özgül genleri açıp kapatarak nihai protein sentezini düzenler. Aktive edilmiş steroid reseptöründe olduğu gibi (bakınız Şekil 11.9), bir haberleşme yolunda aktive edilmiş son molekül bir transkripsiyon faktörü olarak işlev görebilir. **Şekil 11.15**'de bir haberleşme yolunun, bir geni etkinleştiren transkripsiyon faktörünü nasıl aktive ettiği gösterilmiştir: Büyüme faktörü sinyaline verilen cevap, transkripsiyondur; yani sitoplazmada özgül bir proteine tercüme edilecek olan mRNA'nın sentezidir. Transkripsiyon faktörünün bir genl inaktif hale getirerek, düzenlediği başka durumlar da vardır. Bir transkripsiyon faktörü, genellikle çok sayıda farklı geni denetler.

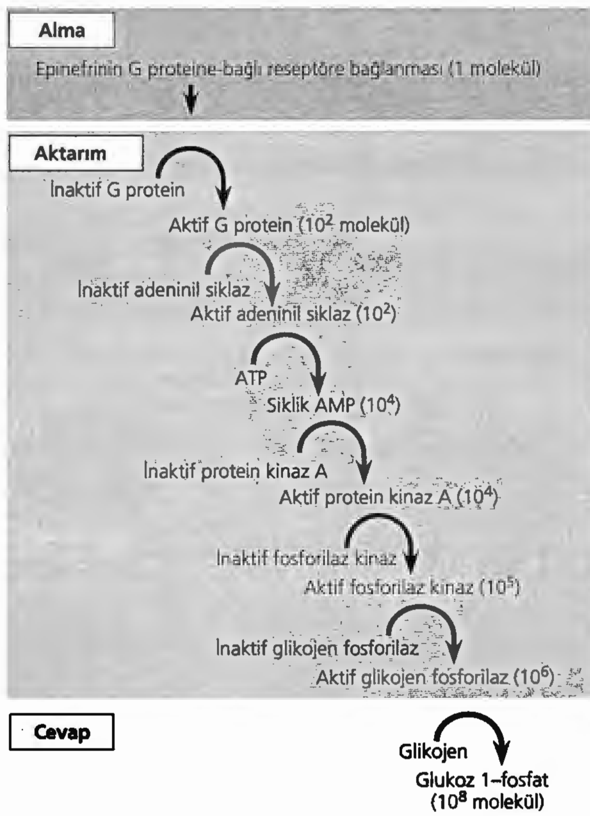
Bazı durumlarda bir sinyal yolu, çekirdek dışında işlev gören proteinlerin işlevlerini doğrudan etkileyerek bu proteinlerin *sentezini* değil, *aktivitelerini* düzenleyebilir. Örneğin, bir sinyal, plazma zarındaki bir iyon kanalının açılmasına ya da kapanmasına veya hücre metabolizmasında bir değişime neden olabilir. Daha önce tartıştığımız gibi, karaciğer



▲ **Şekil 11.15 Çekirdeğin sinyale verdiği cevaplar: özgül bir genin bir büyüme faktörü tarafından aktivasyonu.** Buradaki şema, hücre çekirdeğindeki gen aktivitesinin düzenlenmesine yol açan tipik bir sinyal yolunu basitleştirilmiş olarak temsil etmektedir. Büyüme faktörü denilen ve yerel bir düzenleyici olan başlangıç sinyal molekülü, Şekil 11.10'daki gibi, bir fosforilasyon şelalesini tetikler. (ATP molekülleri ve fosfat grupları gösterilmemiştir.) Dizideki en son kinaz fosforile olduğunda, çekirdeğe girer ve bir transkripsiyon faktörünü yani, gen-düzenleyici bir proteini aktive eder. Bu protein özgül genin (ya da genlerin) transkripsiyonunu stimule eder. Sonuçta ortaya çıkan mRNA, sitoplazmada belirli bir proteinin sentezini yönetir.

hücrelerinin epinefrin hormonunun getirdiği sinyale verdikleri cevap, enzim aktivitesini etkileyerek, hücresel enerji metabolizmasının düzenlenmesine yardım eder. Epinefrinin bağlanmasıyla başlayan bu haberleşme yolundaki son basamak, glikojen yıkımını katalizleyen enzimi aktive eder. **Şekil 11.16**, glikojenden glukoz 1-fosfat oluşumuna yol açan tüm basamakları göstermektedir. Her molekülün aktive edilmiş ve cevabın yükseltilmiş olduğuna dikkat ediniz. Bu konuya biraz sonra geri döneceğiz.

Sinyalleşme olayları enzimlerin kontrolüne ek olarak, diğer hücresel fiilleri ve hatta hücrenin tamamının aktivitelerini düzenleyebilir. Maya hücrelerinin çiftleşmesine yol açan süreçler (bakınız Şekil 11.2), hücrenin bütün olarak denetlenmesine ait bir örnek oluşturur. Maya hücreleri, hareketli değildir; bunların çiftleşme süreci, bir hücrenin yüzeyinde karşı cinsteki çiftleşme tipinde olan hücreye doğru local



▲ **Şekil 11.16 Sitoplazmada bir sinyale verilen cevap: glikojen yıkımının epinefrin tarafından stimulasyonu.** Bu sinyal sisteminde, epinefrin hormonu cAMP ve iki protein kinazın da dahil olduğu (bakınız Şekil 11.12) aktarım moleküllerini ardı ardına aktive etmek için, G-proteine bağlı bir reseptör aracılığı ile etki eder. En sonda aktive edilen protein, glikojenden glukoz 1-fosfat molekülleri halinde glukoz monomerlerini koparmak için inorganik fosfat kullanan, glikojen fosforilaz enzimidir. Bu yol hormonal sinyali büyütür: Bir reseptör protein yaklaşık 100 tane G protein molekülünü aktive eder ve bu yoldaki her enzim aktive edildiği anda, şelalede bir sonraki basamakta yer alan çok sayıda substrat molekülü üzerine etki edebilir. Bu şemada her basamaktaki aktive olmuş moleküllerin yaklaşık sayıları verilmiştir.

uzantıların gelişmesine bağlıdır. **Şekil 11.17**'de görüldüğü gibi, çiftleşme fatörünün bağlanması, diğer hücreye doğru yönelmiş bu uzantıya neden olur. Çiftleşme faktörü bağlandığı zaman, sinyal yolu kinazlarını aktive eder; bu kinazlar da hücre iskeletindeki mikrofilamentlerin uzamasını ve yönünü etkiler. Sinyal yolundaki kinazların aktivasyonu, bu yolla hücre iskeleti dinamikleri ile eşleştiği için, hücre uzantıları çiftleşme faktörünün en yüksek konsantrasyonda olduğu hücre zarı bölgelerinde ortaya çıkar. Neticede bu uzantılar, sinyal molekülünün kaynağı olan, zıt çiftleşme tipindeki hücreye doğru yönelirler.

Bu bölüm kapsamında buraya kadar anlatılan sinyal reseptörleri, aktarıcı moleküller ve ikinci mesajcılar, hem çekirdekte hem de sitoplazmadaki cevaplara yol açan çeşitli yollarda görev alırlar. Bu yolların bazıları, hücre bölünmesine yönelir. Hücre bölünmesindeki yolları başlatan moleküler mesajcılar arasında büyüme fatörleri ile çeşitli bitki ve hayvan hormonları yer alır. Büyüme faktörü yollarının Şekil 11.15'deki örnekte olduğu gibi hatalı çalışması, Bölüm 18'de inceleyeceğimiz kanser gelişiminde rol oynar.

Cevabın İnce-Ayarı

Cevap ister çekirdekte, isterse sitoplazmada gerçekleşsin, basitçe "açılma" ya da "kapanma" şeklinde ayarlanmak yerine, belirli noktalarda ince ayara tabi olur. Burada ince-ayar konusunu dört açıdan ele alacağız. İlk olarak, daha önce belirtildiği gibi, hücre yüzeyindeki başlangıç sinyali ile hücrenin cevabı arasındaki çok basamaklı sinyal yolu, sinyalin ve dolayısıyla cevabın büyütülmesi ile sonuçlanır. İkinci olarak, bu tip çok basamaklı bir yol, hücre cevabının düzenlendiği birçok farklı nokta içerir; böylece, cevabın özgüllüğüne yardım edilmiş ve diğer sinyal yolları ile eşgüdüm sağlanmış olur. Üçüncü olarak, tüm cevabın etkinliği, oluşumu bir arada tutan proteinler aracılığı ile artırılır. Son olarak, cevabın ince-ayarındaki kritik nokta sinyalin sonlandırılmasıdır.

Sinyalin Çoğaltılması

Karmaşık enzim şelaleleri, hücrenin bir sinyale verdiği cevabı çoğaltır. Şelaledeki her katalitik basamakta oluşturulan aktive edilmiş ürünlerin sayısı, bir önceki basamaktakilerden çok daha fazladır. Örneğin Şekil 11.16'da gösterilen epinefrinin tetiklediği yolda, her adenilil siklaz molekülü çok sayıda cAMP molekülünün oluşumunu katalizler, her protein kinaz A molekülü, bir sonraki basamağın kinaz moleküllerini fosforile eder ve bu böyle devam eder. Çoğaltma etkisi, bu proteinlerin tekrar inaktif hale gelmeden önce, çok sayıda substrat molekülünü etkilemeye yetecek süre içinde aktif formda kalmalarından kaynaklanır. Sinyalin çoğaltılması sonucunda, karaciğer ya da kas hücresinin yüzeyindeki reseptörlere bağlanmış olan az sayıdaki epinefrin molekülü, glikojenden yüz milyonlarca glukoz molekülü oluşturulmasına yol açar.

Hücre Haberleşmesinin Özgüllüğü ve Cevabın Koordinasyonu

Vücudunuzdaki iki farklı hücreyi düşünün; örneğin bunlar bir karaciğer hücresi ve bir kalp kası hücresi olsun. Her iki hücre de kan dolaşımınızla iletilişim içinde olduğu için, sürekli olarak birçok farklı hormon molekülü ve yakın çevredeki hücrelerin salgıladığı lokal düzenleyicilerle karşı karşıya kalır. Ancak, karaciğer hücresi bu sinyallerden bazılarına cevap verdiği halde, diğerlerine cevap vermez. Aynı şey kalp kası hücresi için de geçerlidir. Buna ek olarak, bazı sinyaller her iki hücrede de cevabı tetiklediği halde, verilen cevaplar birbirinden farklıdır. Örneğin epinefrin karaciğer hücresinde glikojen yıkımını uyardığı halde, kalp kası hücresinin epinefrine verdiği temel cevap, kalbin daha hızlı atmasına yol açan, kasılmadır. Bu farklılığın nedeni nedir?

▼ Şekil 11.17 **SORGULAMA**

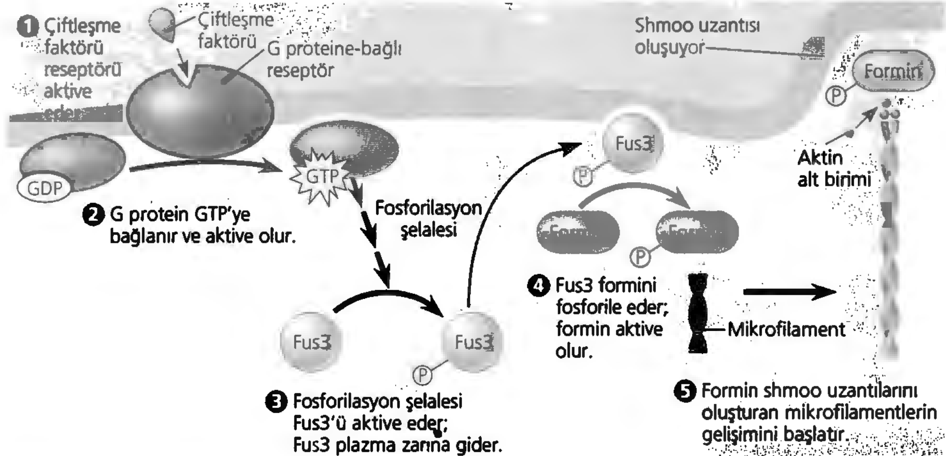
Çiftleşmekte olan maya hücrelerindeki yönlendirilmiş hücre büyümesi, sinyaller tarafından nasıl indüklenir?

DENEY Bir maya hücresi karşı çiftleşme tipindeki bir hücreden gelen çiftleşme faktörü moleküllerine bağlandığı zaman, bir sinyal yolu bu hücrenin muhtemel eşine doğru bir uzantı oluşturmasına neden olur. Bu uzantıyı oluşturan hücreye "shmoo" adı verilir. Bu isim 1950'lerdeki bir çizgi film karakterinden alınmıştır. Dina Matheos ve arkadaşları Princeton Üniversitesi'ndeki Mark Rose'un laboratuvarında çiftleşme faktörü sinyali ile asimetrik büyüme arasında nasıl bir ilişki olduğunu saptamaya çalıştılar. Daha önceki çalışmalarla, sinyal şelalesindeki kinazlardan biri olan Fus3'ün, aktivasyon sonucunda faktörün bağlandığı yere doğru hareket ettiği gösterilmiştir. Bu araştırıcıların yaptığı ön deneylerle tanımlanan formin proteininin, Fus3 kinazın fosforilasyon hedefi olan mikrofilamentlerin yapılanmasını yönettiği gösterilmiştir. Fus3 ve forminin shmoo oluşumundaki rolünü gözlemlemek için, araştırıcılar iki farklı mutant maya suşu geliştirdiler: Bunlardan biri kinaz içermiyondu (bu suşa ΔFus3 adı verildi), formin içermeyen diğer suş ise Δformin olarak adlandırıldı. Bu mutasyonların çiftleşme faktörü ile indüklenmiş hücre gelişimi üzerindeki etkisini gözlemlemek için, her iki suşun hücre duvarları önce yeşil floresan boya ile boyandı. Yeşile boyanmış bu hücreler daha sonra çiftleşme faktörü ile muamele edildi ve yeni sentezlenen hücre duvarını işaretleyen kırmızı floresan boya ile boyandı. Boyama işlemlerinden sonra elde edilen hücre görüntüleri, Fus3 ve formini ifade eden ve benzer muamelelere tabi tutulan (yaban tip) hücrelerin görüntüleri ile karşılaştırıldı.

BULGULAR Shmoo uzantılarına sahip görünen yaban tip suş hücrelerin duvarları kırmızıya boyanmış olarak bulundu. Bu durum asimetrik gelişimin göstergesiydi. Hem ΔFus3 hem de Δformin suşları shmoo oluşumu göstermedi ve bunların hücre duvarları hemen hemen uniform olarak sarıya boyanmıştı. Sarı renk yeşil ve kırmızı suşların kaynaşmasından kaynaklanmıştı. Bu sonuç, çiftleşme faktörüne maruz kalmamış hücrelerin karakteristiği olan simetrik üremenin göstergesiydi.



SONUÇ Fus3 ya da formin içermeyen suşlardaki benzer hatalar (shmoo oluşturma yeteneğinden yoksun olma) her iki proteininin de shmoo oluşumu için gerekli olduğunu düşündürdü. Bu sonuçları elde eden araştırıcılar burada görülen modeli önerdiler. Bu modele göre, alıcı hücrede zıt çiftleşme tipine doğru yönelmiş asimetrik bir gelişim indüklenmektedir.

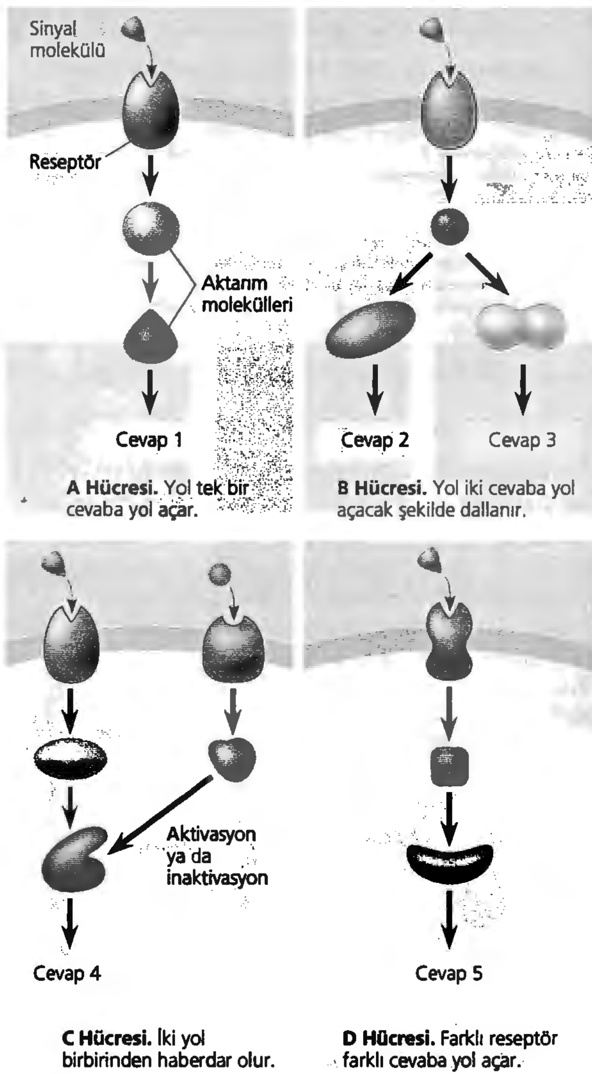


KAYNAK D. Matheos et al., Pheromone-induced polarization is dependent on the Fus3p MAPK acting through the formin Bni1p, *Jounal of Cell Biology* 165:99-109 (2004).

EĞER ÖYLE İSE? Bu çalışmadan elde edilen sonuçları ve önerilen modeli göz önünde bulundurarak, aktive olan Fus3 kinazı zar reseptörü ile bir araya gelme yeteneğinde olmayan bir hücreye ne olacağını düşünürsünüz?

Hücrelerin sinyallere verdikleri özgül cevapların açıklaması, hücreler arasındaki bütün farklılıkların açıklamasıyla aynı temele dayanır: Farklı hücre tipleri farklı gen setlerini çalıştırır, *farklı tipteki hücreler farklı protein setlerine sahiptir* (**Şekil 11. 18**). Belirli bir hücrenin bir sinyale verdiği cevap, bu hücrenin sahip olduğu sinyal reseptör proteinlerine, aktarım proteinlerine ve cevabı yerine getirmek için gereken proteinlere bağlıdır. Örneğin bir karaciğer hücresinin epinefrin sinyaline doğru cevabı verebilmesi, Şekil 11.16'da listelenmiş proteinlere ve glikojen üretimi için gereken proteinlere sahip olması ile mümkündür.

Dolayısıyla, aynı sinyale farklı cevaplar veren iki hücre, sinyali alan ve ona cevap veren bir ya da daha fazla protein açısından farklılık taşır. Şekil 11.18'de görüldüğü gibi, farklı yollar bazı ortak moleküllere sahip olabilirler. Örneğin A, B ve C hücreleri kırmızı renkte gösterilen sinyal molekülü için aynı reseptör proteini kullanırlar; diğer proteinlerdeki farklılıklar, bu hücrelerin farklı cevaplar vermesini sağlar. B hücresinde aynı sinyal tarafından tetiklenen yol, iki ayrı cevap oluşturacak şekilde dallanır. Bu tip dallanmış yollar genellikle, reseptör tirozin–kinazları (çok sayıda aktarım proteinini aktive eden) ya da ikinci mesajcıları (çok sayıda proteini düzenleyen) içerirler. C hücresinde ise, iki ayrı sinyal tarafından tetiklenen yollar tek bir cevap oluşturmak üzere kesişirler. Yolların dallanması ve yollar arasındaki etkileşim, vücuttaki farklı kaynaklardan gelen bilgiye hücrenin verdiği



▲ **Şekil 11.18 Hücre haberleşmesinin özgüllüğü.** Bir hücrenin sahip olduğu belirli proteinler bu hücrenin hangi sinyal moleküllerine cevap vereceğini ve cevabın niteliğini belirler. Bu şemadaki dört hücre aynı sinyal molekülüne (kırmızı) farklı şekillerde cevap verir; çünkü bunların herbiri farklı protein setlerine sahiptir. Aynı moleküllerin birden fazla yolda görev alabildiğine dikkat ediniz.

BAĞLANTI KUR *Şekil 11.14'deki (s.218) sinyal yolunu inceleyin ve yukarıdaki B hücresi için şematize edilen durumun bu yola nasıl uyarlanabileceğini açıklayın.*

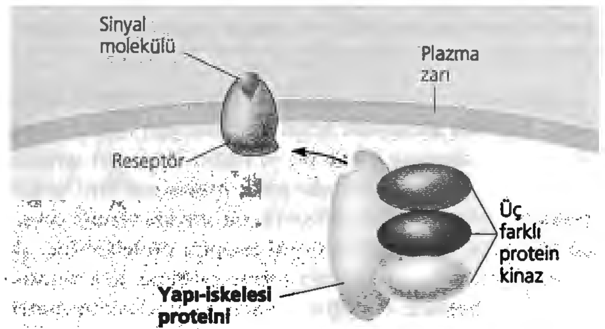
cevapların düzenlenmesi ve eşgüdümlü hale getirilmesinde önemlidir. (Kavram 11.5'de eşgüdüm hakkında daha fazla bilgi edineceksiniz.) Bunlara ek olarak, birden fazla yolda aynı proteinlerden bazılarının kullanılması, hücrenin yapması gereken farklı proteinlerin sayısında da ekonomi sağlar.

Hücre Haberleşmesinin Etkinliği: Yapı-İskelesi Proteinleri ve Sinyal Kompleksleri

Haberleşme yollarını gösteren Şekil 11.18'deki temsili çizimler (ve bu bölümde değinilen diğer yollara ait şemalar) çok basitleştirilmiş şekilde sunulmuştur. Şemalarda sadece birkaç aktarım molekülü gösterilmekte ve bunlar sitozole dağılmış halde temsil edilmektedir. Eğer gerçekteki durum böyle olsaydı, sinyal yollarının işleyişi çok yetersiz olurdu; çünkü aktarım moleküllerinin çoğu protein olup, proteinler viskoz yapıdaki sitozol içinde hızla difüze olmak için çok büyüktürler. Örneğin, belirli bir protein kinaz, kendi substratını nasıl bulur?

Yapı-iskelesi proteinlerinin varlığı, birçok durumda sinyal aktarımının etkinliğini belirgin olarak artırmaktadır. Yapı-iskelesi proteinleri, aktarımda görevli diğer proteinlerin aynı anda bağlandıkları büyük aktarım proteinleridir. Örneğin, fare beyin hücrelerinden saflaştırılmış olan bir yapı iskelesi proteini, uygun biçimde aktive edilmiş bir zar reseptörüne kendi üzerinde taşıdığı üç protein kinaz ile birlikte bağlanır ve özgül bir fosforilasyon şelalesinin başlamasını kolaylaştırır **(Şekil 11.19)**. Araştırıcıların beyin hücrelerinde saptadıkları yapı-iskelesi proteinleri, sinapslardaki sinyal yolları ağlarında görev yapan proteinleri *sürekli olarak* bir arada tutmaktadır. Bu sıkı işbirliği, protein-protein etkileşimleri difüzyon ile kısıtlı olmadığı için, hücreler arasındaki sinyal aktarımının hızını ve doğruluğunu artırır. Bunun da ötesinde, aktarım proteinlerinin aktivasyondaki dolaylı rolüne ek olarak, yapı-iskelesi proteinlerinin kendileri de diğer aktarım proteinlerinin bazılarını doğrudan aktive edebilir.

Sinyal yolları ilk keşfedildiğinde, bunların doğrusal ve bağımsız yollar olduğu düşünülmüştü. Hücresel iletişimin anlaşılması, sinyal-yolu bileşenlerinin çeşitli şekillerde birbirleri ile etkileştiklerinin bulunması ile ilerleme kaydetmiştir. Şekil 11.18'de görüldüğü gibi, bazı proteinler ya farklı hücre tiplerinde ya da aynı hücrede farklı zaman veya farklı koşullar altında, bir ya da daha çok yolda görev yapabilirler. Bu gözlemler, hücre haberleşmesi sürecindeki geçici –ya da



▲ **Şekil 11.19 Bir yapı-iskelesi proteini.** Burada görülen yapı-iskelesi proteini (pembe), aktive olmuş özgül bir zar reseptörüne ve üç farklı protein kinaza eşzamanlı olarak bağlanır. Bu fiziksel birliktelik bu moleküllerin sinyal aktarımı yapmasını kolaylaştırır ve bazı durumlarda da aktarım moleküllerini doğrudan aktive eder.

bazı durumlarda kalıcı- protein komplekslerinin önemini ortaya çıkarır.

Haberleşme yollarının dallanma ya da kesişme noktalarında görev alan aktarım proteinlerinin önemi, bu proteinlerin hatalı ya da eksik olduğu durumlarda ortaya çıkan sorunlarla belirginleşir. Örneğin, Wiskott-Aldrich sendromu (WAS) adı verilen kalıtsal bozuklukta, tek bir aktarım proteininin yokluğu, anormal kanama, egzama, enfeksiyonlara yatkınlık ve lösemi gibi farklı sonuçlara neden olur. Bu semptomların esasen bu proteinin bağışıklık sistemi hücrelerinde bulunmamasından kaynaklandığı düşünülmektedir. Normal hücreleri inceleyen bilim insanları, WAS proteininin hücre yüzeyinin hemen altında yerleştiğini bulmuşlardır. Bu protein, hem hücre iskeletinin mikroflamentleri hem de hücre yüzeyinden bilgi aktaran -ve aralarında bağışık hücre çoğalmasının düzenlenmesi de bulunan- haberleşme yollarının çeşitli bileşenleri ile etkileşim içindedir. Çok işlevli bu aktarım proteini, bağışık hücre davranışını kontrol eden karmaşık sinyal aktarım ağının hem bir dallanma noktası, hem de önemli bir kesişme noktasıdır. WAS proteininin yokluğunda, hücre iskeleti olması gereken şekilde organize olamamakta ve WAS belirtilerine yol açan sinyal aktarım aksaklıkları ortaya çıkmaktadır.

Sinyalin Sonlandırılması

Şekil 11.18'in daha basit olması için, hücre haberleşmesinin temel bileşenlerinden birisi olan *inaktivasyon* mekanizmalarını şekil üzerinde belirtmedik. Çok hücreli bir organizmadaki bir hücrenin gelen sinyallere cevap verebilecek yetenekte ve hazır halde kalabilmesi için, bu hücrenin haberleşme yollarındaki her moleküler değişikliğin sadece kısa bir süre kalıcı olması gerekir. Kolera örneğinde gördüğümüz gibi, haberleşme yolundaki bileşenlerden biri, herhangi bir aşamada aktif ya da inaktif halde bloke olursa, organizma açısından vahim sonuçlar ortaya çıkabilir.

Hücrenin yeni sinyalleri alabilme yeteneği, daha önceki sinyaller tarafından ortaya çıkarılan değişikliklerin geri döndürülebilmesine bağlıdır. Sinyal moleküllerinin reseptörlere bağlanması geri-dönüşümlüdür. Sinyal moleküllerinin dışarıdaki konsantrasyonu düştüğünde, herhangi bir anda az sayıda reseptör sinyal moleküllerine bağlı halde bulunur ve bağlı halde olmayan reseptörler inaktif formlarına geri döner. Hücresel cevap sadece, sinyal moleküllerine bağlı reseptör konsantrasyonunun belirli bir eşiğin üzerinde olması durumunda gerçekleşir. Aktif reseptörlerin sayısı bu eşiğin altına düştüğünde, hücresel cevap son bulur. Daha sonra, aktarım molekülleri de çeşitli yollarla kendi inaktif formlarına geri dönerler: G proteini içindeki GTPaz aktivitesi, bu proteine bağlı haldeki GTP'yi hidrolize eder; fosfodiesteraz enzimi cAMP'yi AMP'ye çevirir; protein fosfatazlar, fosforlanmış haldeki kinazları ve diğer proteinleri inaktive ederler ve bu böyle devam eder. Sonuçta hücre yeni bir sinyal için hazır hale gelir.

Bu bölümde, tek bir yoldaki sinyalin başlama ve sonlanmasındaki karmaşıklığı keşfettik ve sinyal yollarının birbirleriyle keşisme potansiyellerini gördük. Bir sonraki bölümde, hücrede özellikle önemli olan etkileşim içindeki yolları göreceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 11.4

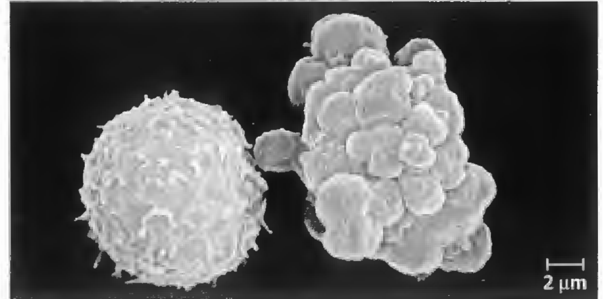
1. Nasıl oluyor da, hedef hücrenin tek bir hormon molekülüne verdiği cevap milyonlarca başka molekülü etkileyecek şekilde sonuçlanıyor?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer iki hücre farklı yapı-iskelesi proteinlerine sahipse, aynı sinyal molekülüne cevap verirken nasıl farklı davranabiliyor? Açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 216'daki protein fosfatazlarla ilgili tartışmayı tekrar gözden geçiriniz ve sayfa 215'deki Şekil 11.10'a bakınız. Bazı insan hastalıkları hatalı işlev gören protein fosfatazlarla ilgilidir. Bu proteinler sinyal yollarını nasıl etkilemektedir?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 11.5

Apoptozis çok sayıdaki hücre haberleşme yolunu eşgüdümlü hale getirir

Olmak ya da olmamak? Hücredeki en karmaşık sinyal yolları ağlarından bir tanesi Hamlet'in sorduğu bu soruyu sormak ve cevaplamak zorundadır. Enfekte olmuş, hasar görmüş ya da işlevsel ömrünün sonuna gelmiş hücreler, sıklıkla "programlanmış hücre ölümüne" uğrarlar. Kontrollü hücre intiharlarından en iyi anlaşılmış olanı **apoptozis**dir (bu sözcük Yunanca'da "düşme" anlamına gelir ve klasik Yunan şiirinde yaprakların dökülmesi anlamında kullanılmıştır). Bu süreçte, hücresel ajanlar DNA'yı, organelleri ve diğer sitoplazmik bileşenleri parçalar. Hücre büzülür ve loplu hale gelir (**Şekil 11.20**). Hücre kısımları veziküller içinde paketlenir ve özelleşmiş süpürücü hücreler bu vezikülleri içine alarak, geride hiç iz kalmayacak şekilde parçalarlar. Apoptozis komşu hücreleri hasardan korur. Apoptozis olmasaydı, ölmekte olan bir hücrenin parçalayıcı enzimleri dahil, bütün içeriği dışarıya sızacağı için, bu durum çevredeki hücreler üzerinde hasara neden olurdu.



▲ **Şekil 11.20 İnsan akyuvar hücresinin apoptozisi.** Normal bir akyuvar hücresi (solda) ile apoptozise uğrayan bir akyuvar hücresini (sağda) karşılaştırabiliriz. Apoptotik hücre büzülmekte ve loblar oluşturmaktadır. Bu loblar daha sonra zarla çevrili hücre parçaları halinde dağılır (renkli SEM).

Yuvarlak Solucan *Caenorhabditis elegans'daki Apoptozis*

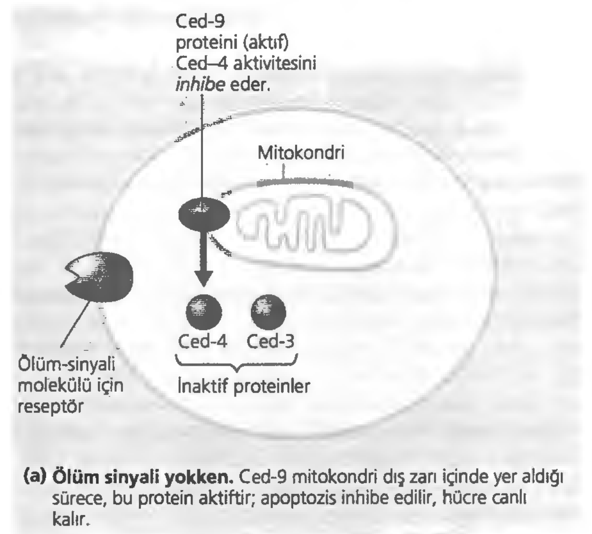
Embriyonik dönem, apoptozisin yaygın olduğu ve çok önemli rol oynadığı bir periyottur. Apoptozise neden olan moleküler mekanizmaların ayrıntısı küçük bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans* türünün embriyonik gelişimi üzerinde araştırılmıştır. Ergin solucan, sadece bin kadar hücre içerdiği için, araştırıcıların her bir hücrenin atasını çalışması mümkün olmuştur. Hücrelerin intihar etme zamanı *C. elegans*'ın normal gelişimi sırasında tamı tamına 131 kez gerçekleşmekte ve bu durum her solucanın hücre hattı ile tamamen aynı noktalara raslamaktadır. Solucanlarda ve diğer türlerde apotozisin tetiklenmesi, ölüme programlanan hücrelerdeki "intihar" proteinleri şelalelerini aktive eden sinyaller ile gerçekleşmektedir.

C. elegans üzerindeki genetik analizler, apoptozis için zorunlu proteinleri kodlayan *ced-3* ve *ced-4* (*ced* "cell death"=hücre ölümü anlamına gelmektedir) adı verilen iki anahtar gen olduğunu ortaya çıkarmıştır. Bu proteinler sırasıyla Ced-3 ve Ced-4 olarak adlandırılır. Bu iki protein ve apoptozis ile ilgili diğer proteinlerin çoğu devamlı olarak hücrelerde bulunmakla birlikte, inaktif formdadırlar. Dolayısıyla düzenleme, gen aktivasyonu ve protein sentezi aracılığı ile değil, protein aktivasyonu düzeyinde gerçekleşmektedir. *C. elegans*'ın mitokondri dış zarında yer alan ve Ced-9 denilen (*ced-9* geni ürünü) bir protein, apoptozisi teşvik eden sinyal yokluğunda bir fren gibi davranarak, temel apoptozis düzenleyicisi olarak iş görür (**Şekil 11.21**). Hücre, bir ölüm sinyali aldığında, bu frenleme ortadan kalkar ve apoptotik yol hücrenin DNA ve proteinlerini parçalayan proteaz ve nükleaz enzimlerini aktive eder. Apoptoziste görevli temel proteazlara, *kaspazlar* adı verilir. Nematodlardaki temel kaspaz Ced-3'tür.

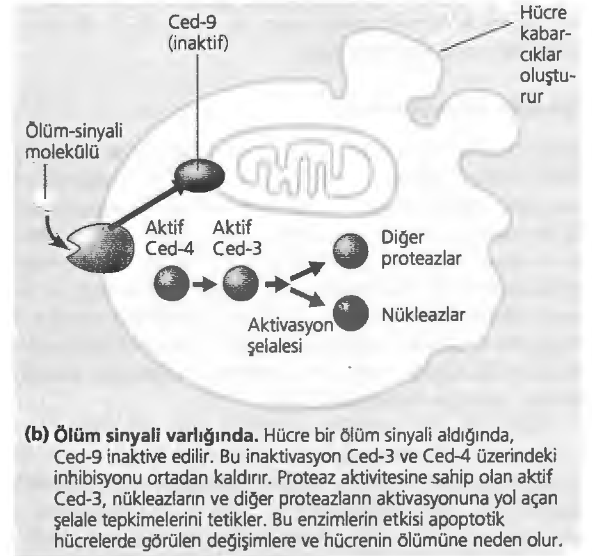
Apoptotik Yollar ve Bunları Tetikleyen Sinyaller

İnsanlar ve diğer memelilerde 15 farklı kaspazı içeren birkaç farklı yol apoptozisi gerçekleştirir. Hangi yolun kullanılacağı, hücre tipine ve apoptozisi başlatan özel sinyale bağlıdır. Temel yollardan bir tanesi, belirli mitokondriyel proteinleri içerir. Bu proteinler, mitokondri dış zarında porlar oluşturarak, dış zarın apoptozisi teşvik eden diğer proteinleri sızdırmasına neden olacak şekilde tetiklenirler. Dış zardan sızan proteinler arasında sitokrom *c*'nin bulunması sürpriz olmuştur. Bu protein sağlıklı hücrelerdeki mitokondriyel elektron taşınmasında iş görmekle birlikte (bakınız Şekil 9.15), mitokondri dışına salındığında, hücre ölüm faktörü olarak davranır. Memelilerdeki mitokondriyel apoptozis süreci, nematodlardaki Ced-3, Ced-4 ve Ced-9 proteinlerine benzer proteinleri kullanır. Bunlar, apoptotik sinyali aktarma yeteneğinde olan proteinler gibi değerlendirilebilir.

Apoptotik programa doğru giden anahtar niteliğindeki ana yollarda görev yapan aktarım proteinleri, farklı kaynaklardan gelen sinyalleri entegre eder ve hücreyi apoptotik yola yöneltir. Genellikle hücre dışından kaynaklanan bu sinyal, muhtemelen Şekil 11.21b'de gösterilene benzer şekilde, komşu hücre tarafından salınan bir ölüm-sinyali molekülüdür. Bir ölüm-sinyali ligandı, hücre yüzeyindeki bir reseptöre yerleştiğinde, bu bağlanma mitokondriyel yolu işe karıştırmadan, kaspazların ve apoptozisi gerçekleştiren diğer enzimlerin aktivasyonuna yol açar. Bu tip sinyal alma, aktarma ve cevap süreci, bu bölümde daha önce tartıştığımız sürece benzer. Bu klasik senaryonun farklı bir versiyonunda, apoptozise yol açabilen iki ayrı tip alarm sinyali, hücre-yüzeyi reseptöründen değil, hücrenin *içinden* kaynaklanır. Bu



(a) Ölüm sinyali yokken. Ced-9 mitokondri dış zarı içinde yer aldığı sürece, bu protein aktiftir; apoptozis inhibe edilir, hücre canlı kalır.



(b) Ölüm sinyali varlığında. Hücre bir ölüm sinyali aldığında, Ced-9 inaktive edilir. Bu inaktivasyon Ced-3 ve Ced-4 üzerindeki inhibisyonu ortadan kaldırır. Proteaz aktivitesine sahip olan aktif Ced-3, nükleazların ve diğer proteazların aktivasyonuna yol açan şelale tepkimelerini tetikler. Bu enzimlerin etkisi apoptotik hücrelerde görülen değişimlere ve hücrenin ölümüne neden olur.

▲ **Şekil 11.21 *C. elegans*'taki apoptozisin moleküler temeli.** Ced-3, Ced-4 ve Ced-9 proteinleri bu nematoddaki apoptozis ve apopotozisin düzenlenmesi için kritik önem taşırlar. Memelilerdeki apoptozis çok daha karmaşık olmakla birlikte, nematoddaki proteinlere benzer proteinler içerir.



▲ **Şekil 11.22 Faredeki pati gelişimi sırasında apoptozisin etkisi.** Fare, insan, diğer memeliler ve karasal kuşlarda el ve ayakları oluşturacak embriyonik bölge başlangıçta sert tabaka halinde bir yapıya sahiptir. Apoptozis parmaklar arasındaki hücreleri ortadan kaldırır; böylece parmaklar oluşur. Buradaki floresan elektron mikroskop görüntülerinde parlak sarımsı yeşil renkte görünen hücreler apoptozis geçirmektedir. Apoptozis, parmaklar arasındaki bölgelerin tepe kısımlarındaki hücrelerde başlar (solda), bu bölgelerdeki doku azaldıkça parmak uçları belirmeye başlar (ortada), parmak aralarındaki doku tamamen yok olduğunda, floresan boya görünmez olur (sağda).

sinyallerden biri çekirdekten gelir ve DNA'da tamir edilemeyecek kadar büyük hasar söz konusu olduğunda oluşturulur. İkinci sinyal ise, protein katlanmasında aşırı derecede hata söz konusu olduğunda, endoplazmik retikulumdan gelir. Memeli hücreleri iç ya da dış kaynaklardan aldıkları ölüm ya da yaşam sinyallerini bir şekilde entegre ederek, yaşamak-ya da-ölmek konusunda "karar verirler".

Hücrelerde mevcut intihar mekanizmaları, tüm hayvanların gelişimi ve varlığını sürdürmesi için vazgeçilmez niteliktedir. Hem memeli ve nematodların apoptozis genlerindeki benzerlikler, hem de apoptozisin çokhücreli funguslar ve hatta tekhücreli mayalarda gerçekleştiğinin gözlenmesi, bu süreçteki temel mekanizmanın ökaryotik evrimin erken döneminde ortaya çıktığını göstermektedir. Omurgalılarda sinir sisteminin normal gelişimi, bağışıklık sisteminin normal işleyişi, insanlardaki el ve ayaklarla, diğer memelilerdeki pençelerin normal morfogenezi için apoptozis şarttır (**Şekil 11.22**). Perde ayaklı ördek, kaz ve diğer su kuşlarında, gelişmekte olan parmaklar arasındaki apoptozis düzeyi, tavuk gibi perdesiz-ayaklı karasal kuşlardaki apaptozis düzeyinden daha düşüktür. İnsanlarda ise, apoptozisin hatalı olması, parmak aralarının perdeli olmasıyla sonuçlanır.

Parkinson ve Alzheimer gibi dejeneratif sinir sistemi hastalıklarında apoptozisin katkısı olduğuna ilişkin önemli kanıtlar vardır. Kanser de hücre intiharındaki başarısızlıktan kaynaklanabilir. Örneğin, insan melanoma vak'alarının bazıları *C. elegans* Ced-4 proteininin insanlardaki versiyonunun hatalı formları ile ilişkilidir. Dolayısıyla, apoptozise yönelen sinyal yollarının çok karmaşık olması sürpriz değildir. Ne de olsa, bir hücre için yaşamak- ya da-ölmek, tahmin edileceği gibi, en temel sorudur.

Bu bölümde ligand bağlanması, protein-protein etkileşimleri ve biçim değişiklikleri, etkileşim şelaleleri ve protein fosforilasyonu gibi hücre haberleşmesindeki genel mekanizmalar tanıtıldı. Kitaba devam ettikçe, hücre haberleşmesine ait çok sayıda örnekle karşılacaksınız.

KAVRAM KONTROLÜ 11.5

1. Embriyonik gelişim sırasında gerçekleşen apoptozise ait bir örnek veriniz ve bunun embriyo gelişimindeki rolünü açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Ne tip protein hataları gerekmediği zaman gerçekleşen apoptozise neden olabilir? Ne tip protein protein hataları gerektiği zaman gerçekleşmeyen apoptozise neden olabilir?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

11 BÖLÜM TEKRARI

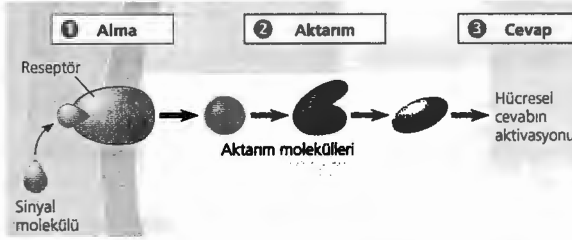
ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 11.1

Dışarıdan gelen sinyaller hücre içinde cevaplara dönüştürülür (ss. 206-210)

- **Sinyal aktarım yolları** maya hücrelerinin çiftleşmesi dahil, birçok süreç için çok önemlidir. Mikroplardaki haberleşme ile çok hücreli organizmalardaki haberleşme birçok ortak özellik taşır. Bu durum, sinyal mekanizmalarının evrimsel orijininin oldukça eski olduğunu gösterir. Bakteriler diğer hücreler tarafından salınan moleküllere bağlanarak, bakteri hücrelerinin yerel yoğunluğunu algılayabilirler (yetersayıyı algılama). Bazı durumlarda, bu gibi sinyaller bu hücrelerin biyofilmler içinde agregasyon yapmalarına yol açar.
- Yerel haberleşmede, hayvan hücreleri ya doğrudan temas ile ya da büyüme faktörleri ya da nörotransmitterler gibi **yerel (lokal) düzenleyiciler** salgılayarak haberleşebilirler. Hem hayvanlar hem de bitkiler, uzak-mesafeden haberleşmek için **hormonları** kullanırlar; hayvanlar sinyalleri elektriksel olarak da aktarabilirler.

- Earl Sutherland, epinefrin hormonunun hücreleri nasıl etkilediğini ortaya çıkardı. Zar reseptörlerine bağlanan diğer hormonlar gibi epinefrin de üç-aşamalı hücre-haberleşme yolunu tetikler:



? *Epinefrin gibi bir hormona hücrenin cevap verip vermeyeceğini belirleyen şey nedir? Hücrenin böyle bir hormona nasıl cevap vereceğini belirleyen şey nedir?*

KAVRAM 11.2

Uyarıyı Alma: Bir sinyal molekülü reseptör proteine bağlanır ve onun biçim değiştirmesine neden olur (ss. 210-214)

- Sinyal molekülü (**ligand**) ile reseptör arasındaki bağlanma son derece özgüldür. Sinyal aktarımının başlaması genellikle bir reseptördeki özgül biçim değişikliği ile gerçekleşir.
- Zarı-kateden hücre yüzeyi reseptörlerinin üç temel tipi vardır: (1) **G proteine-bağlı reseptörler (GPCR)** sitoplazmik **G proteinler** yardımıyla iş görürler. Ligandın bağlanması reseptörü aktive eder. Reseptör G proteini, G protein de bir başka proteini aktive eder. Böylece, sinyal aktarım yolu boyunca sinyal artırılmış olur. (2) **Reseptör tirozin kinazlar (RTK)**, sinyal moleküllerin bağlanmasına dimer oluşturarak ve daha sonra dimerdeki diğer monomerin sitoplazmik kısmındaki tirozinlere fosfat grupları ekleyerek cevap verirler. Fosforile olmuş farklı tirozinlere bağlanarak aktive olan aktarım proteinleri, bu reseptörün aynı anda çeşitli yolları tetiklemesine izin verir. (3) **Ligand-kapılı iyon kanalları** özgül sinyal moleküllerinin bağlanmasına cevap olarak açılıp, kapanır ve özgül iyonların zardan geçişini düzenlerler.
- Bu üç tip reseptörün aktivitesi hücrenin doğru çalışabilmesi açısından kritik öneme sahiptir. Anormal GPCRler ve RTKlar birçok insan hastalığı ile ilişkilidir.
- Hücre içindeki reseptörler sitoplazmada ya da çekirdekte yer alırlar. Hidrofobik ya da plazma zarını geçebilecek kadar küçük olan sinyal molekülleri hücre içindeki bu reseptörlere bağlanırlar.

? *G-proteine bağlı reseptör ile reseptör tirozin kinaz nasıl bir yapısal benzerlik taşır? Bu iki reseptör tipinin sinyal aktarım yollarını tetiklemesi hangi açıdan farklılık taşır?*

KAVRAM 11.3

Sinyal aktarımı: Moleküler etkileşim şelaleleri, sinyalleri reseptörlerden hücre içindeki hedef moleküllere ulaştırırlar (ss. 214-219)

- Bir sinyal aktarım yolunun her basamağında sinyal başka bir forma dönüştürülür ki, bu form genellikle bir proteinin biçim değiştirmesini içerir. Sinyal aktarım yollarının bir çoğunda bulunan fosforilasyon şelalelerindeki **protein kinazlar** dizide kendisinden sonra gelen kinaza fosfat grubu ekler. **Protein fosfataz** adı verilen enzimler ise fosfat gruplarını koparırlar. Fosforilasyon ile defosforilasyon arasındaki denge, sinyal aktarım yolundaki ardışık basamaklarda görev yapan proteinlerin aktivitesini düzenler.
- Küçük bir molekül olan **siklik AMP (cAMP)** ve Ca^{2+} iyonu gibi **ikinci mesajcılar** sitozolde hızla difüze olarak, sinyallerin çabucak yayılmasına yardım ederler. G proteinlerin çoğu ATP'den cAMP yapan **adenilil siklaz** enzimini aktive eder. Hücreler hem G protein, hem de tirozin kinaz yollarında Ca^{2+}'yi ikinci mesajcı olarak kullanırlar. Tirozin kinaz yolları diğer ikinci mesajcılar olan **diaçilgliserol (DAG)** ve **inozitol trifosfatı (IP_3)** da içerir. IP_3, Ca^{2+} seviyesinde daha sonraki artışı tetikleyebilir.

? *Protein kinaz ile ikinci mesajcı arasında ne fark vardır? Bu iki molekül tipi aynı sinyal aktarım yolunda iş görebilir mi?*

KAVRAM 11.4

Cevap: Hücre haberleşmesi transkripsiyonun ya da sitoplazmik aktivitelerin düzenlenmesine yol açar (ss. 219-223)

- Bazı yollar çekirdek cevabına yol açar: Özgül genler transkripsiyon faktörleri denilen proteinlerin aktivayonuyla, açılıp kapanır. Diğer yollardaki cevap, sitoplazmik düzenlemeyi içerir ki bu cevaplar arasında hücre iskeletinin yeniden düzenlenişi (hücre biçiminde değişikliklere yol açar) ya da enzim aktivitesindedeki değişiklikler bulunur.
- Hücresel cevaplar, sadece açılıp-kapanma şeklinde basit bir yolla gerçekleşmez. Bu cevaplar, sürecin birçok basamağında ince ayara tabi olur. Bir sinyal yolundaki her katalitik protein, bu yolun bir sonraki basamağındaki bileşeninin çok sayıda kopyasını aktive ederek, sinyali büyütür. Uzun yollardaki toplam büyütme milyon kez ve hatta daha fazla olabilir. Hücredeki özel protein kombinasyonları, hem aldığı sinyaller, hem de verdiği cevaplar açısından hücreye büyük bir özgüllük kazandırır. **Yapı-iskelesi proteinleri**, sinyal aktarımının etkinliğini artırır. Yollardaki dallanma ve yolların birbirinden haberdar olması sayesinde hücreye gelen sinyaler ve verilen cevaplar arasında eşgüdüm sağlanır. Ligandın bağlandığı yerden ayrılması ile sinyal cevabı hızla sonlandırılır.

? *Hangi mekanizmalar hücrenin bir sinyale verdiği cevabı sonlandırmasını ve yeni sinyallere cevap verebilme yeteneğini sürdürmesini sağlar?*

KAVRAM 11.5

Apoptozis çok sayıdaki hücre haberleşme yolunu eşgüdümlü hale getirir (ss. 223-225)

- Bir çeşit programlanmış hücre ölümü olan **apoptozis** sırasında hücre bileşenleri, komşu hücrelere zarar vermeksizin düzenli bir sıra içinde parçalanırlar. Bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans* üzerinde yapılan araştırmalar, apoptozisin embriyonik gelişim sırasında belirli zamanlarda gerçekleştiğini göstermiş ve bu süreçte iş gören sinyal yollarının moleküler ayrıntılarını ortaya çıkarmıştır. Mitokondri zarında bulunan bir protein (Ced-4) bir ölüm sinyali sonucunda salındığında, fren görevi yapar. Bu fren etkisinin ortadan kalkması apoptozisi gerçekleştiren asal proteazlar olan kaspazların ve nükleazların aktivasyonuna yol açar.
- İnsan ve diğer memeli hücrelerinde çeşitli apoptotik sinyal yolları bulunur. Bu yollar çeşitli şekillerde tetiklenebilir. En temel yollardan birinde, mitokondri dış zarında por oluşumu söz konusudur. Por oluşumu kaspazları aktive eden faktörlerin salınmasına yol açar. Bu cevaba yol açan sinyaller, hücrenin içinden ya da dışından kaynaklanabilir.

? *Mayalarda, nematodlarda ve memelilerde apoptozisi kontrol eden genler arasındaki benzerliği nasıl açıklarsınız?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Protein kinaz serilerini içeren fosforilasyon şelaleleri hücresel sinyal aktarımı için kullanışlıdır; çünkü
   a. bunlar türe özgüdür.
   b. bunlar daima aynı hücresel cevaba yol açarlar.
   c. bunlar başlangıç sinyalini büyük ölçüde artırırlar.
   d. bunlar fosfatazların zararlı etkilerini ortadan kaldırırlar.
   e. bu şelalelerde kullanılan moleküllerin sayısı ve çeşidi azdır.

2. Bir sinyal molekülü hangi reseptör tipine bağlandığında, zarın iki tarafındaki iyonların dağılımında doğrudan bir değişiklik ortaya çıkarır?
   a. reseptör tirozin–kinaz
   b. G–proteine–bağlı reseptör
   c. fosforile edilmiş reseptör tirozin–kinaz dimeri
   d. ligand-kapılı iyon kanalı
   e. hücre–içi reseptör
3. Reseptör tirozin–kinazlar nasıl aktive olur?
   a. agregasyon ve fosforilasyon ile
   b. IP_3'ün bağlanmasıyla
   c. fosforilasyon şelalesi ile
   d. GTP hidrolizi ile
   e. kanal proteinindeki konformasyon değişikliği ile
4. Testosteron gibi yağda çözünen bazı sinyal molekülleri tüm hücrelerin zarından geçer; ancak, sadece hedef hücreleri etkilerler. Bunun nedeni nedir?
   a. Sadece hedef hücreler uygun DNA parçalarına sahiptirler.
   b. Hücre-içi reseptörler sadece hedef hücrelerde bulunur.
   c. Hücrelerin çoğu Y kromozomundan yoksundur.
   d. Testosteron sinyalini aktaracak sitozolik enzimler sadece hedef hücrelerde bulunur.
   e. Testosteron sadece hedef hücrelerdeki transkripsiyon faktörlerini aktive edecek fosforilasyon şelalelerini başlatabilir.
5. Epinefrin → G–proteine–bağlı reseptör → G–protein → adenilil siklaz → cAMP yolunda "ikinci haberci" hangisidir?
   a. cAMP
   b. G protein
   c. GTP
   d. adenilil siklaz
   e. G–proteine–bağlı reseptör
6. Apoptozisde aşağıdakilerden hangisi yer almaz?
   a. DNA'nın parçalara ayrılması
   b. hücre-haberleşme yolları
   c. hücresel enzimlerin aktivasyonu
   d. hücre erimesi
   e. hücre içeriğinin süpürücü hücreler tarafından sindirilmesi

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

7. Epinefrinin karaciğer hücreleri üzerine etki edebilmesi için ikinci bir habercinin olması gerektiği fikrini Sutherland'a düşündüren gözlem nedir?
   a. Hücre özütüne eklenen kalsiyum miktarının enzim aktivitesi ile doğru orantılı olması
   b. Reseptör çalışmalarının epinefrinin ligand olduğunu göstermesi
   c. Parçalanmamış hücrelere sadece epinefrin eklendiğinde, glikojen yıkımının gerçekleşmesi.
   d. Epinefrin ve glikojen fosforilazın birlikte eklenmesiyle, glikojen yıkımının gerçekleşmesi
   e. Epinefrinin farklı hücre tipleri üzerinde farklı etkilere sahip olduğunun bilinmesi.
8. Aşağıdakilerden hangisinde protein fosforilasyonu söz konusu değildir?
   a. Hücre–dışı sinyal moleküllerin transkripsiyonu denetlemesi
   b. Enzim aktivasyonu
   c. G–proteine–bağlı reseptörlerin aktivasyonu
   d. Reseptör tirozin–kinazların aktivasyonu
   e. Protein–kinaz moleküllerinin aktivasyonu

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **ÇİZİNİZ** İnsan bağışıklık hücrelerinde iş gören aşağıdaki apoptotik yolu çiziniz. Fas adı verilen bir molekül, kendine özgü hücre-yüzeyi reseptörüne bağlandığına, bir ölüm sinyali alınmaktadır. Çok sayıda Fas molekülünün reseptörlere bağlanması, bunların kümeleşmesine neden olmaktadır. Bir araya gelmiş reseptörlerin hücre içindeki bölgelerine adaptör proteinler bağlanmaktadır. Bu adaptör proteinler inaktif kaspaz-8 moleküllerine bağlanmaktadır. İnaktif kaspaz-8, bu yolla aktif hale gelerek, kaspaz-3'ü aktive etmektedir. Aktive olan kaspaz-3 apoptozisi başlatmaktadır.
10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Birhücreli prokaryotlardaki hücrelerarası haberleşme sistemlerinin ortaya çıkışı ve kalıcı olmasında hangi evrimsel mekanizmalar rol oynamış olabilir?
11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Epinefrin, siklik AMP (cAMP) üretimini içeren sinyal aktarım yolunu başlatır ve hücrelerin en temel enerji kaynağı olan glikojenin glukoza yıkılmasına yol açar. Ancak glikojen yıkımı, epinefrinin ortaya çıkardığı dövüş-ya da-kaç cevabının sadece bir kısmını oluşturur. Epinefrinin vücut üzerindeki genel etkisi, enerji patlamasının yanı sıra, kalp hızının ve atikliğin artmasıdır. Kafeinin cAMP fosfodiesteraz aktivitesini bloke ettiği bilindiğine göre, kafein alınması sonucunda atiklik artışı ve uykusuzluk ortaya çıkışını açıklayacak bir mekanizma öneriniz.
12. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Yaşlanma sürecinin hücresel düzeyde başladığı düşünülmektedir. Belirli sayıdaki hücre bölünmesinden sonra hücrelerde ortaya çıkan değişiklikler arasında, büyüme faktörlerine ve diğer kimyasal sinyallere cevap verme yeteneğinin kaybolması da yer alır. Yaşlanma konusundaki araştırmaların büyük çoğunluğu bu gibi kayıpları anlamaya yönelik olup, nihaî amaç insan ömrünü önemli ölçüde uzatmaktır. Bununla birlikte, ulaşılması gereken amacın bu olmaması gerektiğini düşünenler de vardır. Eğer yaşam süresi büyük ölçüde artarsa, bunun sosyal ve ekolojik sonuçları ne olabilir?
13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yeni Ortaya Çıkan Özellikler Canlı olma özelliği, hücrede biyolojik düzeyde kendini gösterir. Son derece kontrollü bir süreç olan apoptozis, basit anlatımla bir hücrenin kendini yok etmesi olarak değerlendirilemez. Bu süreç yeni ortaya çıkan bir özelliktir. Bir hayvanın gelişimi ve işlevlerini gerektiği gibi yapabilmesinde apoptozisin nasıl bir rolü olduğunu ve bu tip programlanmış hücre ölümünün sinyal yollarının düzenli entegrasyonu ile nasıl ortaya çıktığını açıklayan kısa (yaklaşık 100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Ödevler Hücre Haberleşmesi: Alma • Hücre Haberleşmesi: Aktarım ve Cevap
Aktiviteler Hücre Haberleşmesine Genel Bakış • Alma • Sinyal Aktarım Yolları • Hücresel Cevaplar • Bir Sinyal Yolu Oluşturun
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

12

Hücre Döngüsü



▲ Şekil 12.1 **Bir hücrenin kromozomları hücre bölünmesi sırasında nasıl değişir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

12.1 Çoğu hücre bölünmesi genetik olarak özdeş yavru hücreler oluşturur

12.2 Hücre döngüsünde mitoz evresi ile interfaz birbirini izler

12.3 Ökaryotik hücre döngüsü moleküler kontrol sistemi ile düzenlenir

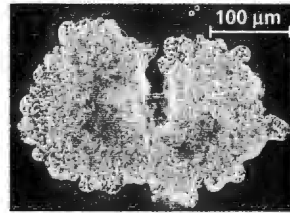
GENEL BAKIŞ

Hücre Döngüsünün Anahtar Rolleri

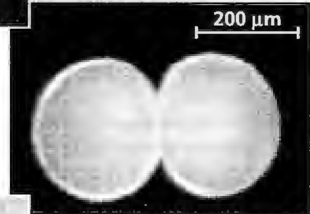
Organizmaların kendilerine benzer bireyler oluşturma yeteneği, onları cansız maddeden ayırt eden en belirgin özelliklerden birisidir. Bütün biyolojik işlevler gibi, sadece canlılara özgü olan bu yaratma yeteneği de, hücresel bir temele dayanır. Alman hekim Rudolf Virchow bu durumu 1855'de şöyle ifade etmiştir: "Hayvanların sadece hayvanlardan, bitkilerin de sadece bitkilerden ortaya çıkması gibi, nerede bir hücre varsa, orada daha önce yaşamış olan bir hücre bulunmak zorundadır." Virchow bu görüşünü, Latince *"Omnis cellula e cellua"* deyimi ile özetlemiştir. Bu deyim "Her hücre başka bir hücreden gelir" demektir. Canlılığın devamlılığı hücre üremesine, yani **hücre bölünmesine** bağlıdır. **Şekil 12.1**'deki floresan mikroskop görüntüleri, en alt soldan başlayarak en alt sağa doğru, bir hayvan hücresinin iki hücreye bölünmesi sırasında kromozomların geçirdiği evreleri göstermektedir.

Hücre bölünmesi canlıların yaşamında önemli roller oynar. Tek bir prokaryotik hücrenin bölünmesi organizmanın tümünü çoğaltmış olur. Aynı durum, tek hücreli ökaryotlar için de geçerlidir (**Şekil 12.2a**). Hücre bölünmesi aynı zamanda, çok-hücreli ökaryotların, örneğin döllenmiş yumurta gibi, tek bir hücresinin **Şekil 12b**'de görülene benzer iki-hücreli embriyo oluşturmalarını mümkün kılar. Böyle bir organizma tümüyle büyüdükten sonra da, hücre bölünmesinin görevi yenilenme ve tamir amacıyla devam eder. Normal ömrünü tamamlayarak ya da kesik ve yaralanma sonucunda ölen hücrelerin yenileriyle yer değiştirmesi bu yolla mümkün olur. Örneğin, bölünen kemik iliği hücreleriniz sürekli olarak yeni kan hücreleri yapar (**Şekil 12.1c**).

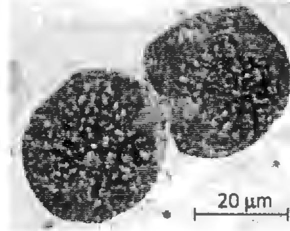
Hücre bölünmesi **hücre döngüsü**nün ayrılmaz bir parçasıdır. Hücre döngüsü bir hücrenin bölünen atasal hücreden ilk oluştuğu andan başlayarak, iki yavru hücre oluşturmak üzere kendi bölünmesine kadar geçen ömrünü kapsar. İki yavru hücreye aynı genetik maddenin aktarılması, hücre bölünmesinin en önemli işlevidir. Bu bölümde bu sürecin nasıl gerçekleştiğini öğreneceksiniz. Ökaryotlar ve bakterilerdeki hücre bölünmesinin mekanizmasını öğrendikten sonra, ökaryotik hücre döngüsünün ilerleyişini düzenleyen moleküler kontrol sistemini ve bu kontrol sisteminin aksaması durumunda neler olduğunu kavrayacaksınız. Hücre döngüsünün kontrolden çıkması, kanser oluşumunda asal bir rol oynar. Hücre biyolojisi içinde yer alan bu konu çok aktif bir araştırma alanıdır.



◄ **(a) Üreme.** Birhücreli ökaryot olan amip iki hücreye bölünmektedir. Yeni hücrelerin her biri bir organizma olacaktır (LM).



► **(b) Büyüme ve gelişme.** Bu mikrograf, döllenmiş denizkestanesi yumurtasının bölünerek oluşturduğu iki hücreli embriyoyu göstermektedir (LM).



◄ **(c) Doku yenilenmesi.** Bölünmekte olan bu kemik iliği hücreleri yeni kan hücreleri oluşturacaktır (LM).

▲ Şekil 12.2 **Hücre bölünmesinin işlevleri.**

KAVRAM **12.1**

Çoğu hücre bölünmesi genetik olarak özdeş yavru hücreler oluşturur

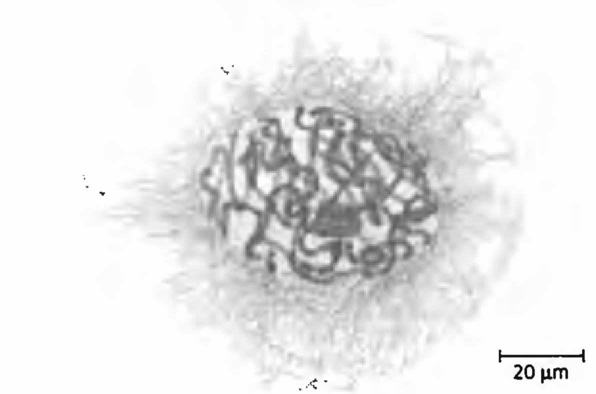
Hücre gibi kompleks bir birliğin çoğalması sadece ikiye ayrılma şeklinde gerçekleşmez; hücre genişleyerek ikiye ayrılan bir sabun köpüğü gibi basitçe ikiye bölünmez. Hem prokaryotik hem de ökaryotik hücre bölünmelerinin çoğu, birbirinin özdeşi olan genetik materyalin -DNA- iki yavru hücreye eşit olarak dağıtılmasını içerir. (Sperm ve yumurta hücrelerini oluşturan özel bir ökaryotik hücre bölünmesi tipi olan mayoz bir istisnadır.) Hücre bölünmesinin en dikkat çekici özelliği, DNA'nın bir nesilden diğerine doğrulukla geçirilmesidir. Bölünen bir hücre önce DNA'sını eşler, DNA kopyalarının her birini hücrenin iki zıt kutbuna gönderir ve ancak ondan sonra iki yavru hücreye ayrılır. Hayvan ve bitki hücrelerindeki hücre bölünmesi sırasında DNA'nın paylaştırılmasını anlattıktan sonra, bu sürecin diğer ökaryotlarda ve bakterilerde nasıl gerçekleştiğini de gözden geçireceğiz.

Genetik Maddenin Hücresel Organizasyonu

Bir hücrenin genetik bilgisini içeren DNA'ya **genom** adı verilir. Prokaryotik genom genellikle tek ve uzun bir DNA molekülü olmakla birlikte, ökaryotik genomlar genellikle çok sayıda DNA molekülü halindedirler. Bir ökaryotik hücredeki DNA'nın toplam uzunluğu çok fazladır. Örneğin, tipik bir insan hücresi yaklaşık 2 m boyunda DNA içerir. Bu uzunluk hücre çapının yaklaşık olarak 250.000 katıdır. Hücre genetik olarak özdeş iki yavru hücre oluşturmak üzere bölünmeden önce, bu DNA'nın tümünün kopyalanması yani replike olması ve iki kopyanın birbirlerinden ayrılması gerekir. Böylece, her yavru hücre genomun tam bir kopyasına sahip olur.

Bu kadar büyük miktardaki DNA'nın replikasyonu ve yavru hücrelere dağıtılması, DNA moleküllerinin **kromozomlar** halinde paketlenmiş olmasıyla mümkün olur. Kromozom terimi Yunanca *chroma* (=renkli) ve *soma* (=cisimler) sözcüklerinden türetilmiştir; çünkü bu yapılar mikroskobik inceleme sırasında kullanılan bazı boyalarla boyanırlar (**Şekil 12.3**). Her ökaryotik kromozom çeşitli proteinlerle bir arada bulunan, çok uzun ve doğrusal bir DNA molekülüne sahiptir (bakınız Şekil 6.9). Bu DNA üzerinde yüzlerce ya da binlerce gen bulunur. Genler bir organizmanın kalıtımla kazandığı özellikleri belirleyen birimlerdir. DNA ile bir arada bulunan proteinler, kromozom yapısının devamlılığını sağlar ve gen aktivitesinin kontrolüne yardım ederler. Kromozomların yapısal maddesi olan ve DNA ve proteinlerden oluşan bu kompleksin tümü, **kromatin** olarak adlandırılır. Biraz sonra göreceğiniz gibi, hücrenin bölünme süreci sırasında, bir kromozomun kromatini farklı yoğunluk dereceleri sergiler.

Her ökaryotik tür, kendine özgü sayıda kromozoma sahiptir ve bu kromozomlar o organizmanın her hücresinin çekirdeğinde yer alır. Örneğin, insan **somatik hücrelerinin** (üreme hücreleri haricindeki diğer bütün vücut hücreleri) çekirdeğinde 23'lü iki set halinde 46 kromozom vardır. 23 kromozomdan oluşan bu iki setin her biri, bir ebeveynden kalıtılır. Üreme hücreleri yani **gametler** -yumurta ve sperm hücreleri- ise, somatik hücrelerdekinin yarısı kadar sayıda kromozom içerirler. İnsanlar için bu sayı 23'dür. Somatik hücrelerdeki kromozom sayısı türler arasında büyük ölçüde değişiklik gösterir: Bu sayı lahana bitkisinde 18, şempanzede 48, filde 56, kirpide 90 ve bir alg türünde 148'dir. Şimdi bu kromozomların hücre bölünmesi sırasında nasıl davrandıklarını göreceğiz.

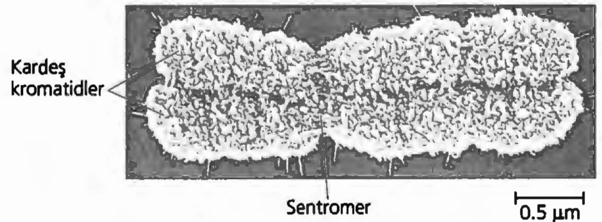


▲ **Şekil 12.3 Ökaryotik kromozomlar.** Bu mikrografta Afrika'da yetişen bir zambak bitkisinin hücre çekirdeğindeki kromozomları (mor renge boyanmış) görüyorsunuz. Çekirdek çevresindeki sitoplazmada görülen ince ipliksi yapılar hücre iskeletidir. Bu hücre bölünmeye hazırlanmaktadır (LM).

Ökaryotik Hücre Bölünmesi Sırasında Kromozomların Dağıtımı

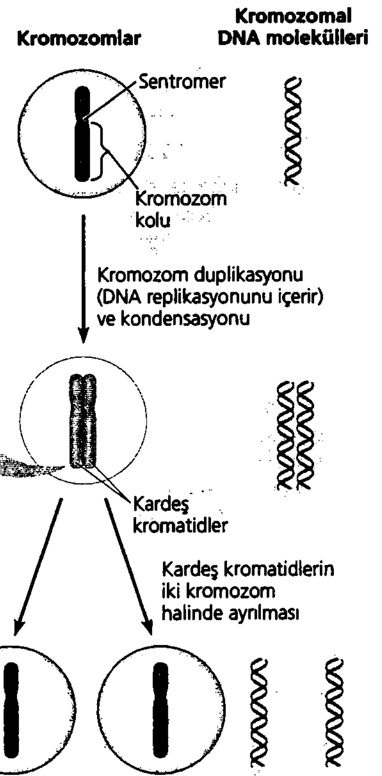
Bir hücre bölünmediği sırada ve hatta hücre bölünmesine hazırlık aşamasında DNA'sını eşlerken, her kromozom uzun, ince bir iplik halindedir. Bununla birlikte, DNA replikasyonundan sonra, hücre bölünmesinin bir aşaması olarak kromozomlar yoğunlaşır: Her kromatin ipliği, yoğun biçimde kıvrılıp katlanır; böylece kromozomlar ışık mikroskobunda görebileceğimiz kadar kısa ve kalın hale gelir.

Kendini eşlemiş her kromozom, orijinal kromozomun birbirine bağlı kopyaları halinde iki tane **kardeş kromatid** içerir (**Şekil 12.4**). Birbirinin özdeşi DNA moleküllerini içeren iki kromatid, *kohezin* adı verilen protein kompleksleri aracılığı ile başlangıçta boylu boyunca birbirlerine tutunmuş haldedir. Bu tutunma *kardeş kromatid kohezyonu* olarak bilinir. Her kardeş kromatid, **sentromer** adı verilen bir bölge



▲ **Şekil 12.4 Yüksek oranda kondense olmuş ve kendini eşlemiş bir insan kromozomu (SEM).**

ÇİZİNİZ *Bu mikrografta görülen kromozomdaki kardeş kromatidlerden birini daire içine alınız.*



▶ **Şekil 12.5 Hücre bölünmesi sırasında kromozomların duplikasyonu ve yavru hücrelere bölüştürülmesi.**

? ❷. şıktaki kromozomun kaç tane kromatid kolu vardır?

❶ Bir ökaryotik hücredeki çok sayıda kromozomdan biri burada henüz duplike olmamış haliyle temsil edilmektedir. Bu kromozom normal halinde bir DNA molekülü ve buna bağlı proteinlerden oluşan uzun, ince bir kromatin ipliği şeklinde olmakla birlikte, kolaylık olması açısından bu çizimde kondense olmuş durumda gösterilmiştir.

❷ Kendini eşleyen kromozom iki kardeş kromatid içerir. Bunlar kardeş kromatid kohezyonu aracılığı ile boylu boyunca bir arada tutulurlar. Her kromatid, DNA molekülünün bir kopyasına sahiptir.

❸ Mekanik ve moleküler süreçler kardeş kromatidleri iki kromozoma ayırır ve bunları iki yavru hücreye bölüştürür.

içerir. Bu bölge kromatidlerden birinin diğer kardeş kromatide en yakından tutunduğu özgül DNA dizilerini içerir. Sentromerik DNA dizilerine bağlı proteinler bu tutunmaya aracılık eder ve eşleşmiş ve kondense olmuş kromozom bu tutunma sayesinde dar bir "bel bölgesi" kazanır. Sentromerin her iki tarafındaki kromatid kısmı *kol* olarak ifade edilir. Kondense olmamış ve kendini eşlememiş kromozom tek bir sentromer ve iki kol içerir.)

Hücre bölünmesi sürecinin daha sonraki evrelerinde duplike olmuş her kromozomdaki iki kardeş kromatid, birbirinden ayrılır ve hücrenin her iki ucunda oluşan iki yeni çekirdek içine gider. Kardeş kromatidler birbirinden ayrıldığı anda, artık kardeş kromatidler olarak değil, bağımsız kromozomlar olarak değerlendirilir. Dolayısıyla, her yeni çekirdek atasal hücrenin sahip olduğu kromozom setinin aynısına sahip olur (**Şekil 12.5**). **Mitoz**, çekirdek içindeki genetik maddenin bölünmesi demektir. Bu olayın hemen arkasından sitoplazma bölünmesi yani **sitokinez** gerçekleşir. Başlangıçtaki tek hücre, onun genetik özdeşi olan iki hücre haline gelir.

İnsanın hayat döngüsünü nesiller boyunca takip ederek, kromozom sayısının ne olduğu sorusuna cevap arayalım. Siz, her ebeveyninizden 23 adet olmak üzere, 46 tane kromozomu kalıtım ile kazandınız. Babanızdan gelen bir sperm hücresi ile annenizden gelen yumurta hücresi, döllenmiş yumurta yani zigot oluşturmak üzere birleştiğinde, ortaya çıkan tek hücrenin çekirdeğinde bu kromozomlar bir araya gelirler. Sizin şu andaki vücudunuzu oluşturan 200 trilyon somatik hücre mitoz ve sitokinez aracılığı ile ortaya çıkmıştır. Aynı süreçler, ölü ya da hasar görmüş hücreleri yenileriyle değiştirmek için devam etmektedir. Buna karşılık, atasal hücrenin sadece yarısı kadar kromozom sayısına sahip, özdeş olmayan yavru hücreler oluşturan ve **mayoz** adı verilen bir başka hücre bölünmesi ile gametler–yumurta ya da sperm–oluşturursunuz. İnsanlardaki mayoz sadece genç gonadlarda (yumurtalık ya da testisler) gerçekleşir. Her nesilde mayoz, kromozom sayısını 46'dan (iki setten) 23'e (tek sete) düşürür. Döllenme sonucunda iki gamet kaynaşır ve kromozom sayısı tekrar 46'ya çıkar. Yeni bireyin her somatik hücresinin çekirdeğindeki kromozom sayısı, mitoz ile 46 olarak korunur. Bölüm 13'de mayozun üreme ve kalıtımda nasıl rol aldığını daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz. Bu bölümün devamında ökaryotlardaki mitoz ve hücre döngüsünün geri kalan kısmı üzerine odaklanacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 12.1

1. Kendini eşlemiş bir kromozomda kaç tane kromatid vardır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Tavuğun somatik hücrelerinde 48 kromozom vardır. Tavuk, her ebeveyninden kalıtım yoluyla kaç kromozom alır? Tavuğun her gametinde kaç tane kromozom vardır? Tavuk yavrusunun her somatik hücresinde kaç tane kromozom olacaktır?

KAVRAM 12.2

Hücre döngüsünde mitoz evresi ile interfaz birbirini izler

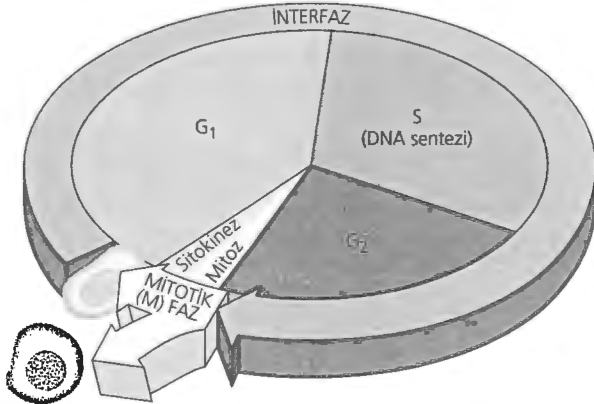
Alman anatomist Walter Flemming 1882 yılında, mitoz ve sitokinez sırasında kromozomların davranışlarını ilk kez gözlemlemesine olanak veren boyalar geliştirdi. (*Mitoz* ve *kromatin* terimlerini ilk olarak kullanan da Flemming'dir.) Flemming, iki hücre bölünmesi arasındaki periyotta hücrenin sadece büyüdüğünü zannetti. Ancak şimdi artık, hücre yaşamının bu aşamasında birçok önemli olayın gerçekleştiğini biliyoruz.

Hücre Döngüsünün Evreleri

Mitoz, hücre döngüsünün sadece bir kısmını kapsar (**Şekil 12.6**). Gerçekten de **mitotik (M) faz**, hem mitozu hem de sitokinezi kapsar ve genellikle hücre döngüsünün en kısa parçasıdır. Mitotik hücre bölünmesini, çok daha uzun bir evre olan **interfaz** izler. Bu evre, döngünün yaklaşık %90'nını kapsar. İnterfaz sırasında hücre büyür ve bölünme için kromozomlarını kopyalar. İnterfaz, bazı alt evrelere ayrılır: **G_1 fazı** ("birinci ara"), **S fazı** ("sentez") ve **G_2 fazı** ("ikinci ara"). Bu üç alt evre sırasında hücre, hem proteinlerini hem de mitokondri ve endoplazmik retikulum gibi sitoplazmik organellerini çoğaltarak, büyür. Bununla birlikte kromozomlar sadece S fazı sırasında kendilerini eşlerler. (DNA sentezi, Bölüm 16'da işlenecektir.) Dolayısıyla, hücre büyür (G_1), kromozomlarını kopyalarken (S) büyümeye devam eder, hücre bölünmesi için hazırlıklarını tamamlarken (G_2) daha çok büyür ve bölünür (M). Yavru hücreler, daha sonra bu döngüyü tekrarlayabilirler.

Belirli bir insan hücresi 24 saatte bir bölünme geçirebilir. Bu sürenin 1 saatten az kısmını M fazı, 10-12 saatini ya da yaklaşık olarak yarısını ise S fazı kapsar. Geri kalan süre ise G_1 ve G_2 fazları arasında bölünmüştür. Bizim örneğimizdeki G_2 fazı genellikle 4-6 saat, G_1 fazı ise yaklaşık 5-6 saat sürer. Farklı hücre tiplerinde süre açısından en fazla değişkenlik gösteren evre G_1'dir. Çok hücreli organizmalardaki bazı hücreler ya çok seyrek bölünür, ya da hiç bölünmezler. Bu hücreler, zamanlarını G_1 (ya da bununla ilişkili G_0) fazında organizmadaki görevlerini yaparak (örneğin, sinir hücresi impulsları taşıyarak) geçirirler.

Mitozu beş evreye ayırmak gelenek olmuştur: **profaz, prometafaz, metafaz, anafaz** ve **telofaz**. Mitozun son evreleri ile çakışan sitokinez, mitotik fazı tamamlar. Bundan



▲ **Şekil 12.6 Hücre döngüsü.** Bölünen bir hücrede mitotik (M) faz büyüme periyodu olan interfazı izler. İnterfazın ilk kısmı G_1 olup, bunu kromozomların duplike olduğu S fazı izler; interfazın son kısmı G_2'dir. M fazında mitoz yavru kromozomları yavru çekirdeklere dağıtır, sitokinez ise iki yavru hücre oluşturacak şekilde sitoplazmayı bölüştürür. G_1, S ve G_2'nin bağıl süreleri değişiklik gösterebilir.

sonraki sayfalarda yer alan **Şekil 12.7**, bir hayvan hücresinde bu aşamaları göstermektedir. Bu şekli dikkatle inceleyiniz.

Mitotik İğ İplikleri: *Yakından Bakış*

Mitozdaki birçok olay profaz sırasında sitoplazma içinde oluşmaya başlayan **mitotik iğ iplikleri** aracılığı ile gerçekleşir. Bu yapı mikrotübülleri ve bunlarla bir arada bulunan proteinleri içeren liflerden oluşur. Mitotik iğ iplikleri oluşurken, hücre iskeletinin diğer mikrotübülleri kısmen çözülür ve ortaya çıkan materyal, mitotik iğ ipliklerini oluşturmak için kullanılır. İğ ipliklerinin mikrotübülleri daha fazla sayıda tubulin alt biriminin eklenmesiyle uzar (polimerizasyon), alt birimlerin kaybedilmesi ile kısalır (depolimerizasyon) (bakınız Tablo 6.1).

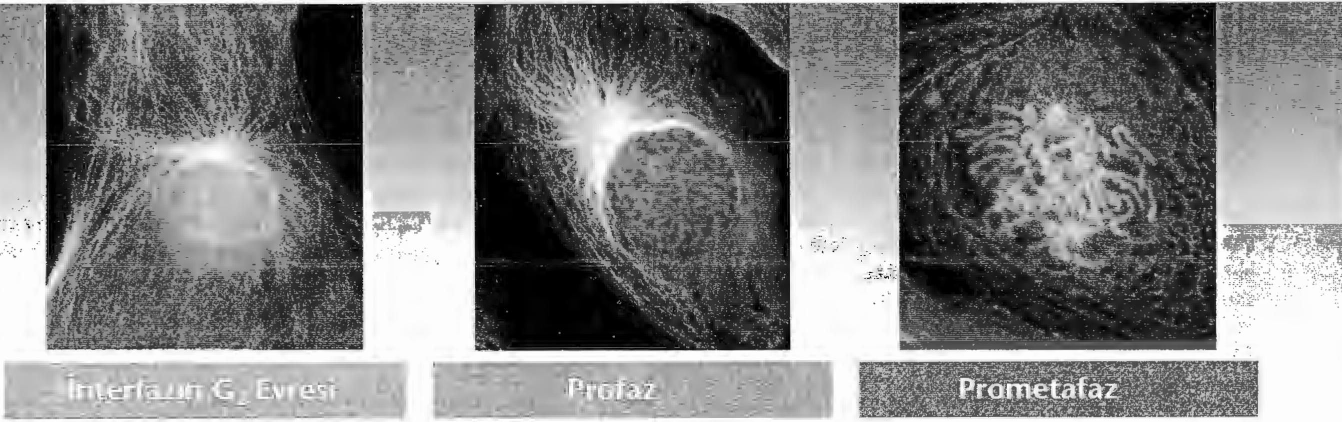
Hayvan hücrelerinde iğ ipliklerindeki mikrotübüllerin bir araya gelişi, hücre döngüsü boyunca hücredeki mikrotübüllerin organizasyonunu gerçekleştiren ve **sentrozom** adı verilen hücre kısmında başlar. (Sentrozom aynı zamanda *mikrotübül-organize-edici merkez* olarak adlandırılır.) Sentrozomun merkezinde bir çift sentriyol bulunur; ancak sentriyoller, hücre bölünmesi için zorunlu olmayan yapılardır. Bir hayvan hücresindeki sentriyoller lazer ışığı ile yok edilirse, mitoz sırasında yine de iğ iplikleri oluşur. Bitki hücrelerinde sentriyol bulunmadığı halde, mitotik iğ iplikleri oluşur.

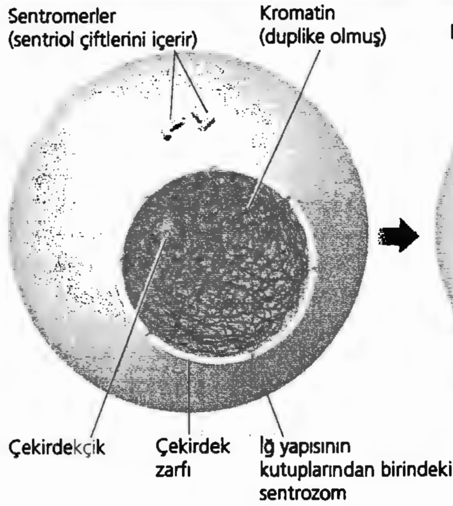
Hayvan hücrelerindeki interfaz sırasında sentrozom kendini eşleyerek, çekirdeğin yanında bir arada kalan iki adet sentrozom oluşturur. Mitozun profaz ve prometafaz evrelerinde iğ ipliklerinin mikrotübülleri uzamaya başladığında, iki sentrozom birbirinden uzaklaşmaya başlar. Prometafazın sonunda, iki sentrozom hücrenin zıt kutuplarında yer alır. Her sentrozomdan, radyal şekilli kısa mikrotübül demetleri halindeki bir **aster** uzar. İğ yapısı sentrozomları, iğ ipliklerinin mikrotübüllerini ve asterleri içerir.

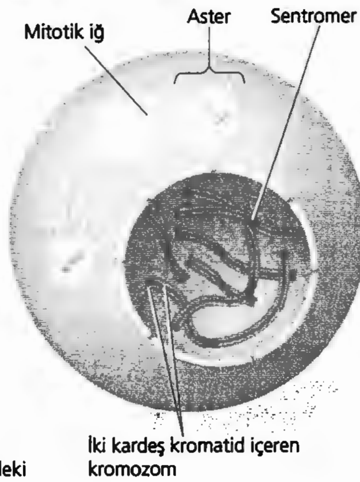
Duplike olmuş bir kromozomdaki iki kardeş kromatidin her biri bir **kinetokor**a sahiptir. Bu yapı proteinlerle birlikte bulunan sentromerdeki kromozomal DNA'nın özgül kısımlarından oluşur. Kromozomun iki kinetokoru birbirlerine zıt yönlere doğru bakarlar. Prometafaz sırasında iğ ipliği mikrotübüllerinden bazıları kinetokorlara tutunur; bunlara kinetokor mikrotübülleri denir. (Kinetokora tutunmuş olan mikrotübüllerin sayısı türler arasında değişiklik gösterir. Bu sayı mayada 1 iken, bazı memeli hücrelerinde 40 ya da daha fazladır.) Kromozom kinetokorlarından biri mikrotübüller tarafından "yakalandığında", bu kromozom mikrotübüllerin başlangıcını oluşturan kutba doğru çekilmeye başlar. Bununla birlikte bu hareket, zıt kutuptan çıkan mikrotübüllerin diğer kinetokora tutunmasıyla frenlenir. Bundan sonra gerçekleşen olay bir halat-çekme yarışına benzer. Kromozom, önce bir yöne, daha sonra diğer yöne doğru öne arkaya hareket eder ve en sonunda hücrenin iki kutbu arasındaki orta noktada kalır. Kendini eşlemiş tüm kromozomların sentromerleri metafazda iki kutup arasındaki iğ ipliklerinin orta noktasında yer alan düzlem üzerinde sıralanırlar. Bu düzlem **metafaz plağı** olarak adlandırılır ve gerçek değil hayalî bir

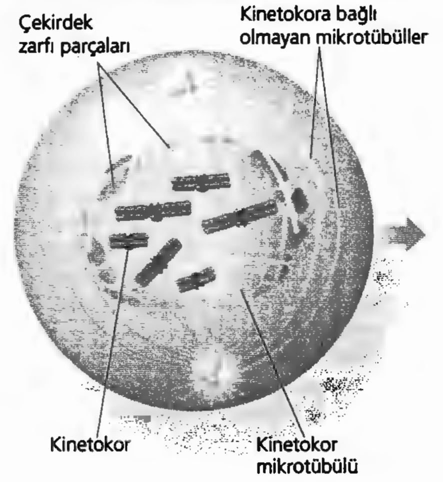
▼ **Şekil 12.7**

İnceleme Bir Hayvan Hücresindeki Mitoz



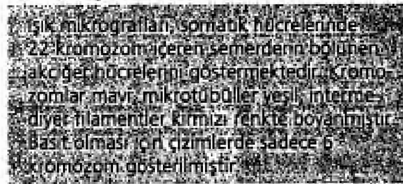






İnterfazın G_2 Evresi

- Çekirdek zarfı çekirdeği çevreler.
- Çekirdek bir ya da birden fazla çekirdekçik içerir.
- Sentrozom duplike olarak iki sentrozom oluşturur. Hayvan hücrelerindeki sentrozomlar iğ mikrotübüllerinin organize edildiği bölgelerdir. Her sentrozom iki adet sentriyol içerir.
- S fazı sırasında duplike olan kromozomlar tek tek görünmez; çünkü henüz kondense olmamışlardır.



Işık mikrografları, somatik hücrelerinde 22 kromozom içeren semenderin bölünen akciğer hücrelerini göstermektedir. Kromozomlar mavi, mikrotübüller yeşil, intermediyer filamentler kırmızı renkte boyanmıştır. Basit olması için çizimlerde sadece 6 kromozom gösterilmiştir.

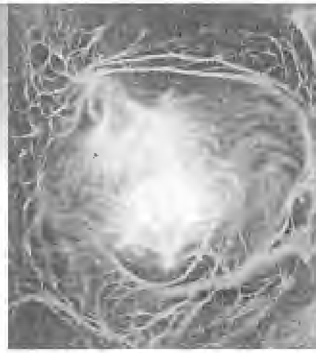
Profaz

- Kromatin iplikleri sıkıca kıvrılıp, ışık mikroskobunda görülebilen tek tek kromozomlar halinde kondense olurlar.
- Çekirdekçikler kaybolur.
- Duplike olmuş her kromozom sentromerlerinden birbirine tutunmuş özdeş iki kromatid şeklinde görünür. Bazı türlerdeki kardeş kromatidler kollardaki kohezinler (kardeş kromatid kohezyonu) aracılığı ile boylu boyunca birleşmişlerdir.
- Mitotik iğ (biçiminden ötürü bu ismi alır) oluşmaya başlar. İğ yapısı sentrozomlar ve bunlardan uzanan mikrotübüllerden oluşur. Sentrozomlardan radyal şekilde uzanan daha kısa mikrotübüller asterler ("yıldızlar") olarak adlandırılır.
- Sentrozomlar aralarındaki mikrotübüllerin uzaması nedeniyle birbirinden uzaklaşır.

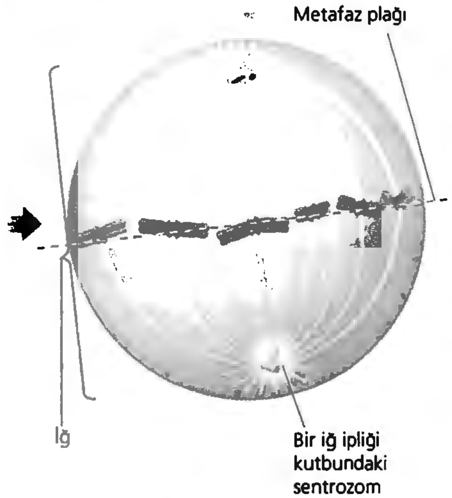
Prometafaz

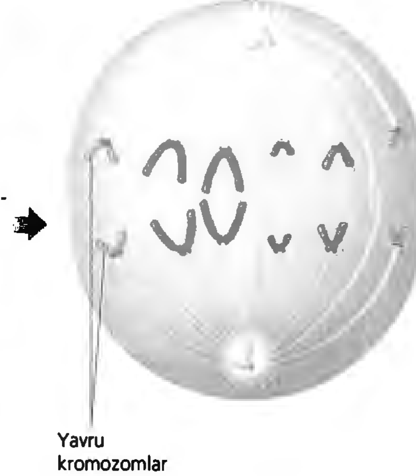
- Çekirdek zarfı parçalanır.
- Her sentrozomdan uzanan mikrotübüller çekirdek alanını istila eder.
- Kromozomlar daha kondense hale gelir.
- Her kromozomdaki iki kromatidin her biri şimdi artık bir kinetokora sahiptir. Kinetokor, sentromerdeki özelleşmiş proteinlerden oluşur.
- Bazı mikrotübüller kinetokora tutunarak, "kinetokor mikrotübülleri" haline gelirler ve kromozomları öne arkaya çekmeye başlarlar.
- Kinetokora bağlı olmayan mikrotübüller iğ yapısının zıt kutbundan uzanan diğer mikrotübüllerle etkileşirler.

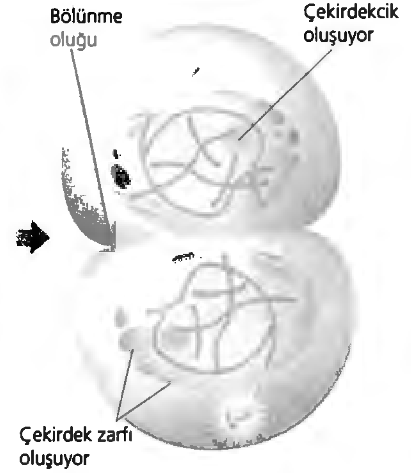
? *Prometafaz çiziminde kaç tane DNA molekülü vardır? Her kromozomda kaç DNA molekülü vardır? Her kromozomda kaç tane ikili sarmal vardır? Her kromatidde kaç tane ikili sarmal vardır?*


Metafaz | Anafaz | Telofaz ve Sitokinez







Metafaz

- Sentrozomlar artık hücrenin zıt kutuplarındadır.
- Kromozomlar iğ yapısının kutuplarından eşit uzaklıktaki *metafaz plağında* toplanırlar. Kromozomların sentromerleri metafaz plağı üzerinde yer alır.
- Her kromozomdaki kardeş kromatidlerin kinetokorları, zıt kutuplardan gelen kinetokor mikrotübüllerine tutunur.

Anafaz

- Mitozun en kısa evresi olan anafaz genellikle birkaç dakika sürer.
- Anafaz, kohezin proteinleri koparıldığı zaman başlar. Bu olay her çiftteki kardeş kromatidlerin aniden ayrılmasına izin verir. Böylece her kromatid bağımsız bir kromozom haline gelir.
- Serbest kalan yavru kromozomlar, kendilerine bağlı mikrotübüllerin kısalması sayesinde hücrenin zıt uçlarına doğru hareket etmeye başlarlar. Bu mikrotübüller sentromer bölgesine bağlı olduğu için, önce kromozomların sentromerleri hareket eder (yaklaşık olarak 1mm/dak).
- Kinetokora bağlı olmayan mikrotübüllerin uzaması nedeniyle hücrenin boyu uzar.
- Anafazın sonunda hücrenin her iki ucu eşit sayıda -ve tam set halinde- kromozoma sahip olur.

Telofaz

- Hücre içinde iki yavru çekirdek oluşur. Atasal hücrenin çekirdek zarfı parçalarından ve iç-zar sisteminin diğer kısımlarından kaynaklanan çekirdek zarfları ortaya çıkar.
- Çekirdekçikler yeniden görünür hale gelir.
- Kromozomlar daha az kondense hale gelir.
- Artakalan iğ mikrotübülleri depolimerize olur.
- Mitoz, yani bir çekirdeğin genetik olarak özdeş iki çekirdeğe bölünme işlemi artık tamamlanmıştır.

Sitokinez

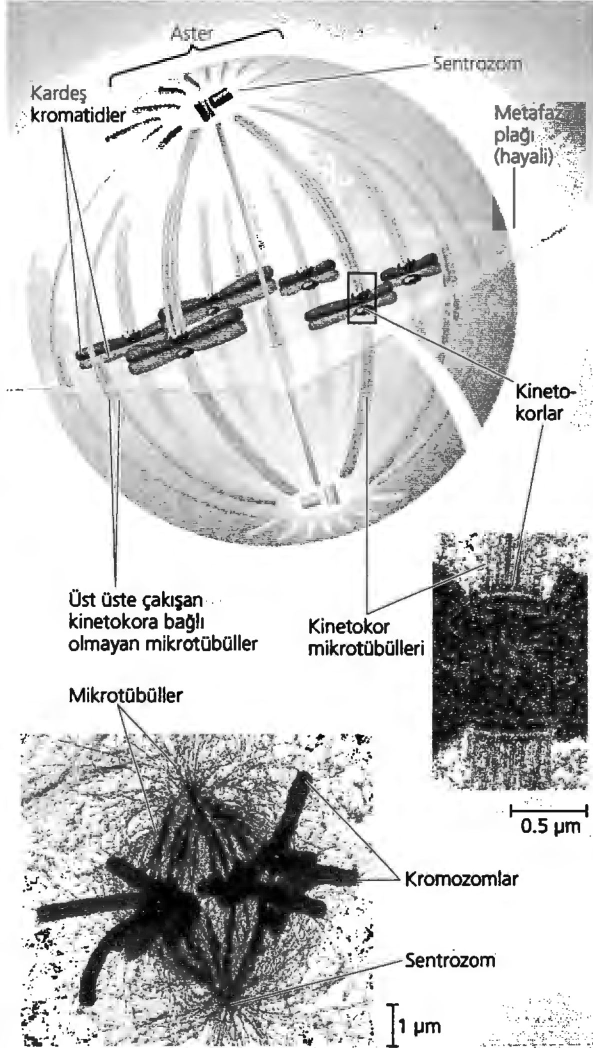
- Sitoplazma bölünmesi genellikle geç telofazda başlar; böylece mitozun bitişinden kısa süre sonra iki yavru hücre ortaya çıkar.
- Hayvan hücrelerindeki sitokinez sırasında oluşan bölünme oluğu hücreyi ortadan ikiye ayırır.



BioFlix Mitoz konusu üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** sitesindeki Çalışma Alanının Ziyaret Ediniz.

yapıdır (**Şekil 12.8**). Bu arada, kinetokorlara tutunmamış olan mikrotübüller uzamayı sürdürür ve metafaz evresinde iğ oluşumunun zıt kutbundan uzanan ve kinetokora tutunmamış diğer mikrotübüllerle üst üste çakışarak etkileşirler. (Bazen bunlara "polar" mikrotübüller adı verilir.) Metafaz sırasında, asterlerdeki mikrotübüller de uzar ve plazma zarı ile temas ederler. Böylece iğ yapısı tamamlanmış olur.

Tamamlanmış iğ yapısı ile bunun anafaz sırasındaki işlevi uyum içindedir. Her kromozomun kardeş kromatidlerini bir arada tutan kohezinler, *separaz* adı verilen enzim tarafından yıkılır yıkılmaz anafaz başlar. Birbirlerinden ayrılan kromatidler, tam olarak olgunlaşmış kromozomlar olarak hücrenin zıt uçlarına doğru hareket ederler.



▲ **Şekil 12.8 Metafazdaki mitotik iğ iplikleri.** Her kromozomun iki kardeş kromatidine ait kinetokorlar zıt yönlere bakar. Burada görülen her kinetokor en yakındaki sentrozomdan uzanan bir kinetokor mikrotübülleri kümesine tutunmuştur. Kinetokora bağlı olmayan mikrotübller metafaz plağında birbirleri üzerinden aşarlar (TEM).

ÇİZİNİZ *Alttaki mikrograf üzerinde metafaz plağının yerini bir çizgi ile belirtiniz. Bir asteri daire içine alınız. Anafaz başladığında kromozomların hangi yönlere doğru hareket edeceklerini gösteren oklar çiziniz.*

Kromozomların kutuplara doğru hareketi sırasında kinetokor mikrotübülleri nasıl iş görürler? Bunu açıklamak üzere önerilen iki mekanizmanın da motor proteinleri içerdiği görülmektedir. (Motor proteinlerin bir objeyi mikrotübül boyunca nasıl hareket ettirdiğini gözden geçirmek için Şekil 6.21'e bakınız.) 1987'de yapılan akıllıca bir deney, kinetokorlardaki motor proteinlerin kromozomu mikrotübüller boyunca "yürüttüğünü" ve bu sırada mikrotübüllerin kendilerine ait kinetokor uçlarındaki motor proteinleri geride bıraktıktan sonra, depolimerize olduğunu göstermiştir (**Şekil 12.9**). (Bu olayın "Pacman" mekanizması olarak adlandırılma nedeni, bir bilgisayar oyununda yolu üzerindeki noktaları yiyerek hareket eden karaktere benzemesidir.) Buna karşılık, farklı hücre tipleri ya da farklı türlere ait hücrelerle çalışan diğer araştırıcılar, iğ ipliklerinin kutuplarında yer alan motor proteinlerin kromozomları olta ipini sarar gibi çektiklerini ve mikrotübüllerin bu proteinleri geride bıraktıktan sonra depolimerize olduklarını gösterdiler. Şu andaki genel görüş, her iki mekanizmanın da kullanıldığı ve bunların katkılarının hücre tipleri arasında farklılık taşıdığıdır.

Bölünen bir hayvan hücresinde, kinetokora bağlı olmayan mikrotübüller anafaz sırasında hücre boyunun uzamasından sorumludurlar (bakınız Şekil 12.5). Zıt kutuplardan çıkan kinetokora bağlı olmayan mikrotübüller metafaz sırasında birbirleri üzerinden aşarlar (bakınız Şekil 12.8). Anafaz sırasında, üst üste çakışan kısımlar azalır; çünkü mikrotübüllere tutunmuş olan motor proteinler ATP'den sağlanan enerjiyi kullanarak bunları birbirinden uzaklaştırır. Mikrotübüller birbirinden uzaklaştıkça, bunların iğ kutupları da hücrenin boyunu uzatacak şekilde, birbirinden uzaklaşır. Aynı anda, mikrotübüllerin boyu da üst üste çakışan kısımlarının uçlarına eklenen yeni tubulin birimleri nedeniyle uzar. Sonuç olarak, mikrotübüller üst üste çakışmaya devam eder.

Anafaz sonunda duplike kromozom grupları, boyu uzamış olan atasal hücrenin zıt kutuplarına ulaşmıştır. Telofaz sırasında çekirdek yeniden oluşur. Sitokinez genellikle anafaz ya da telofaz sırasında başlar ve iğ yapısı mikrotübüllerin depolimerize olmasıyla yıkılır.

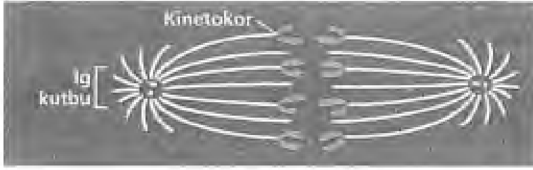
Sitokinez: *Yakından Bakış*

Hayvan hücrelerinde sitokinez, **bölünme** adı verilen bir süreç ile gerçekleşir. Bölünmenin ilk işareti, hücre yüzeyinde metafaz plağının yakınında çok derin olmayan bir oluğun oluşmaya başlamasıdır (**Şekil 12.10a**). Bu oluğun sitoplazmaya bakan tarafında, miyozin proteini molekülleri ile bir arada bulunan aktin mikroflamentlerinin oluşturduğu, kasılabilen bir halka bulunur. Aktin mikrofilamentleri miyozin molekülleri ile etkileşerek, bu halkanın kasılmasına neden olur. Bölünen bir hücrenin mikrofilament halkasının kasılması bir çekme halatına benzer. Bölünme oluğu, atasal hücre ikiye bölünerek birbirlerinden tamamen ayrılmış iki hücre oluşturana kadar derinleşir. Bu hücrelerin her biri kendine ait çekirdek, sitozol, organel ve diğer hücre-altı yapılara sahiptir.

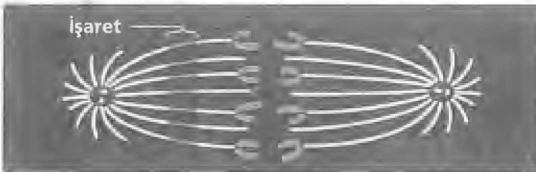
▼ **Şekil 12.9** **SORGULAMA**

Kinetokor mikrotübülleri anafaz sırasında hangi uçtan kısalır?

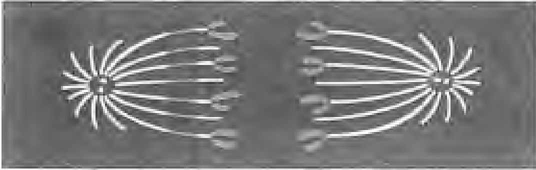
DENEY Wisconsin Üniversitesi'nde çalışan Gary Borisy ve ekibi, kinetokor mikrotübüllerinin mitoz sırasında kinetokor tarafındaki ucundan mı, yoksa kromozomlar kutuplara doğru hareket ederken kutup ucu tarafından mı depolimerize olduklarını belirlemek istedi. Önce erken anafazdaki domuz böbrek hücrelerinin mikrotübüllerini sarı floresan boya ile işaretlediler.



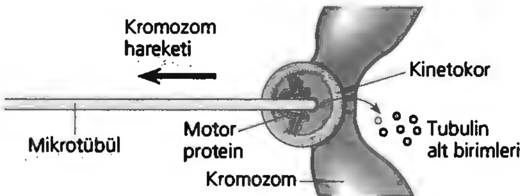
Daha sonra kinetokor mikrotübüleri üzerinde iğ kutuplarından birisi ile kromozomlar arasında saptadıkları bir bölgeyi, mikrotübülleri sağlam bırakacak şekilde, lazer kullanarak ortadan kaldırdılar (aşağıya bakınız). Anafaz ilerledikçe, işaretli kısmın her iki tarafında mikrotübül boyundaki değişiklikleri izlediler.



BULGULAR Kromozomlar kutuplara doğru hareket ederken, işaretin kinetokor tarafında yer alan mikrotübül segmentlerinin boyu kısaldı, buna karşılık iğ kutbu tarafındaki segmentler aynı boyda kaldı.



SONUÇ Bu tip hücrede anafaz sırasındaki kromozom hareketi ile kinetokor mikrotübüllerinin boyunun iğ kutupları tarafındaki kısımlardan değil, kinetokor uçları tarafından kısalması arasında bir korelasyon vardır. Bu deney ile anafaz sırasında, tubulin alt birimlerinin mikrotübülün kinetokor ucu tarafından depolimerize olmasıyla, bir kromozomun mikrotübül boyunca yürütüldüğü hipotezi desteklenmiş oldu.



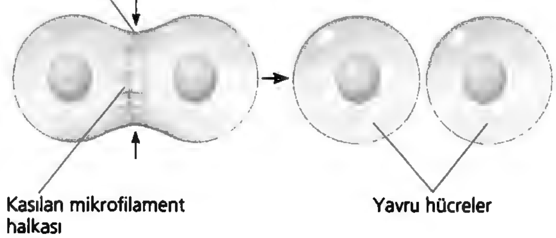
KAYNAK G. J. Gorbsky, P. J. Sammak, and G. G. Borisy, Chromosomes move poleward in anaphase along stationary microtubules that coordinately disassemble from their kinotochore ends, *Journal of Cell Biology* 104:9-18 (1987).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer bu deney, kromozom hareketinin temel nedeni kutuplarda "oltanın sarılmasına" benzer bir mekanizma olan bir hücre tipi ile yapılsaydı, işaretin kutuplara göre hareketi nasıl olurdu? Mikrotübüllerin boyu nasıl değişirdi?

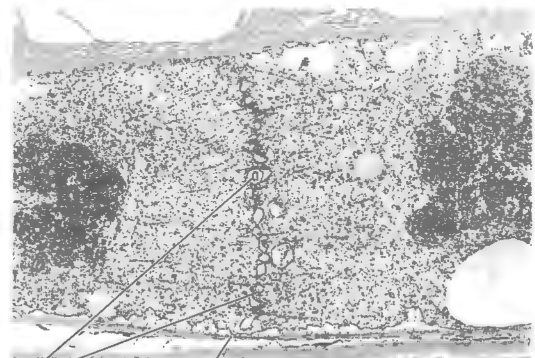
▼ **Şekil 12.10 Hayvan ve bitki hücrelerindeki sitokinez.**

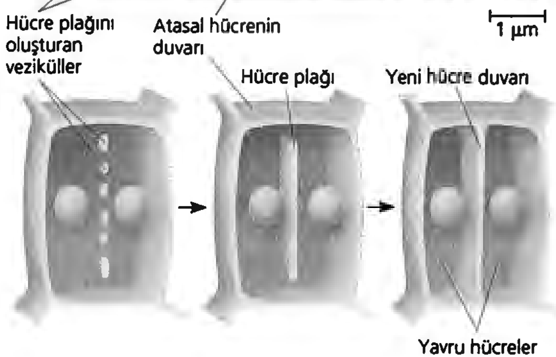
(a) Hayvan hücresindeki bölünme (SEM)





(b) Bitki hücresindeki hücre plağı oluşumu (TEM)







❶ **Profaz.** Kromatin kondense oluyor ve çekirdekçik kayboluyor. Mikrografta henüz görünmese de mitotik iğ oluşmaya başlıyor.

❷ **Prometafaz.** Kromozomlar artık görünür hale gelmiştir; her kromozom yan yana uzanan iki tane özdeş kardeş kromatidden oluşur. Prometafazın daha sonraki aşamasında çekirdek zarfı parçalanacaktır.

❸ **Metafaz.** İğ oluşumu tamamlanmış ve kinetokorlarından mikrotübüllere tutunan kromozomlar metafaz plağı üzerinde yer almışlardır.

❹ **Anafaz.** Her kromozomun kromatidleri ayrılmış ve yavru kromozomlar hücrenin uçlarına doğru hareket etmektedir. Bu hareket kromozom kinetokorlarının bağlı olduğu mikrotübüllerin boylarının kısalması ile gerçekleşir.

❺ **Telofaz.** Yavru çekirdekler oluşmaktadır. Bu arada sitokinez başlamıştır: Sitoplazmayı ikiye bölecek olan hücre plağı atasal hücrenin çeperine doğru gelişmektedir.

▲ **Şekil 12.11 Bir bitki hücresindeki mitoz.** Buradaki ışık mikrografları soğan kökü hücrelerindeki mitozu göstermektedir.

Duvar içeren bitki hücrelerinde sitokinez tamamen farklıdır. Bu hücrelerde bölünme oluğu yoktur. Bunun yerine, telofaz sırasında Golgi aygıtından kaynaklanan veziküller, mikrotübüller boyunca ilerleyerek, hücrenin ortasında bir **hücre plağı** oluştururlar (**Şekil 12.10b**). Veziküller içinde taşınan hücre duvarı materyalleri hücre plağında birikir. Böylece duvar büyür. Hücre plağı, bunun çevresindeki zarın plazma zarı ile kaynaşmasına kadar genişler. Her biri kendi plazma zarına sahip, iki yavru hücre ortaya çıkar. Bu arada iki yavru hücre arasında, hücre plağının içerdiği maddelerden kaynaklanan yeni duvar oluşur.

Şekil 12.11 bölünen bir bitki hücresine ait mikrografları göstermektedir. Bunları incelerken mitoz ve sitokinezi yeniden gözden geçirmiş olacaksınız.

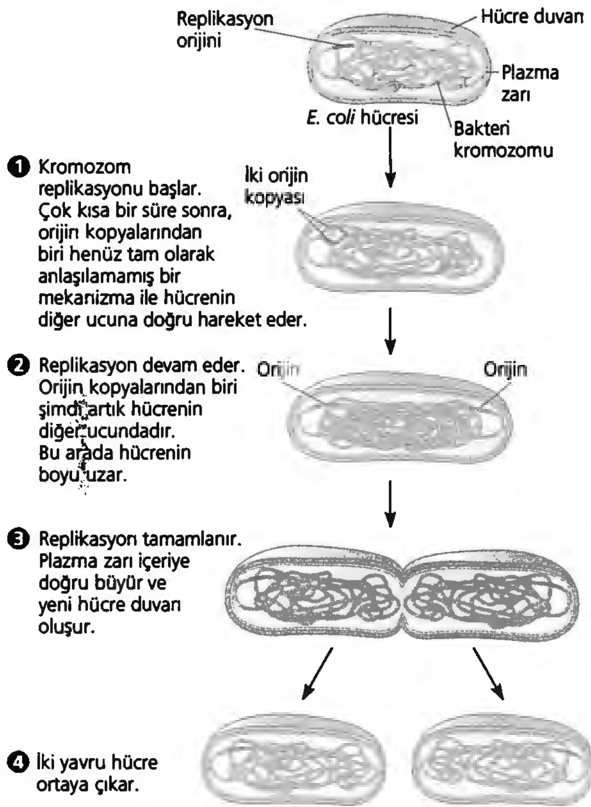
Bakterilerdeki İkiye Bölünme

Prokaryotlardaki (bakteriler ve archaea) çoğalma bir hücrenin büyüyerek, kabaca iki katına çıkması ve iki hücre oluşturacak şekilde bölünmesiyle gerçekleşir. Amip gibi birhücreli ökaryotlar için de geçerli olan bir tip hücre çoğalması, **ikiye bölünme** olarak adlandırılır (**Şekil 12.2a**). Bununla birlikte, ökaryotlardaki çoğalma süreci mitozu içerdiği halde, prokaryotlarda mitoz süreci yoktur.

Bakteriyel genlerin çoğu, çembersel bir DNA molekülü ve proteinlerden oluşan tek bir *bakteriyel kromozom* üzerinde yer alırlar. Bakteriler ökaryotik hücrelerden daha küçük ve basit olmalarına rağmen, genomlarının doğru olarak replike olması ve genom kopyalarının iki yavru hücreye eşit olarak dağıtılması kaçınılmaz bir problemdir. Örneğin *Escherichia coli* bakterisinin kromozomu, hücre boyunun 500 katı uzunluktadır. Böyle uzun bir kromozomun hücre içindeyken büyük ölçüde kıvrılıp, katlanmış olması gerekir ve gerçekte var olan durum da budur.

E. coli'de hücre bölünmesi, bakteriyel kromozomal DNA'nın replike olmasıyla birlikte başlar. Replikasyon, kromozom üzerindeki **replikasyon orijini** adı verilen ve iki orijin oluşturan özgül bölgede başlar. Kromozom replike olmayı sürdürürken, orijin hızla hücrenin zıt ucuna doğru hareket eder (**Şekil 12.12**). Replikasyon sırasında hücrenin boyu da uzar. Replikasyon tamamlanıp bakteri yaklaşık olarak başlangıçtaki boyutlarının iki katına çıktığında, plazma zarı içeri doğru çöker ve atasal *E. coli*'yi iki yavru hücreye böler. Böylece her hücre genomun tamamını kalıtmış olur.

Replikasyon orijinlerinin floresan mikroskopta yeşil ışıma veren moleküllerle işaretlenmesini sağlayan modern DNA tekniklerini (bakınız Şekil 6.3) kullanan araştırıcılar, bakteriyel kromozomların hareketini doğrudan doğruya gözlemleyebilmiştir. Ökaryotik kromozomların, mitozun anafaz evresinde sentromer bölgelerinden tutunarak kutuplara doğru hareket etmeleri, bakteriyel kromozom hareketinin kalıntısı olarak değerlendirilebilir. Ancak bakteriler, görünürde mitotik iğ ipliklerinden ve hatta mikrotübüllerden yoksundur. Üzerinde çalışılan bakteri türlerinin çoğunda, iki replikasyon orijini ya hücrenin zıt uçlarında ya da bir başka özgül bölgede sona erer ve muhtemelen bu kısma bir ya da daha fazla protein ile tutunmuş haldedir. Bakteriyel kromozomların nasıl hareket ettikleri, özgül lokasyonu nasıl oluşturdukları ve korudukları halen tam olarak anlaşılamamıştır. Bununla birlikte, önemli roller oynayan çeşitli proteinler tanımlanmıştır: Bunlardan biri, ökaryotik aktine benzer ve hücre bölünmesi sırasında bakteriyel kromozomu hareket ettirir. Tubulin ile akraba olan bir başka proteinin ise, plazma zarının içeri doğru çökmesini ve yavru hücrelerin ayrılmasını sağladığı görülmektedir.

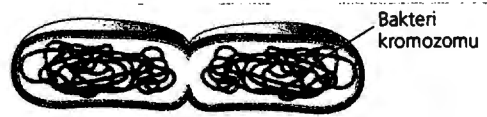


▲ **Şekil 12.12 Bakterilerdeki hücre bölünmesi.** Burada görülen *E.coli* bakterisi çembersel yapılı tek bir kromozoma sahiptir.

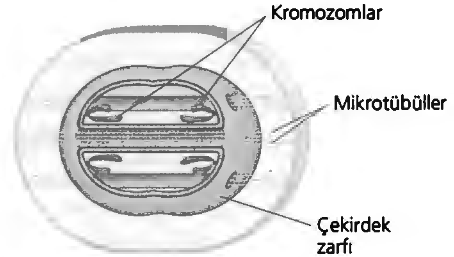
Mitozun Evrimi

EVRİM Dünya üzerindeki prokaryotlar ökaryotlardan bir milyardan fazla yıl önce ortaya çıktıklarına göre, mitozun daha basit bakterilerdeki hücre çoğalması mekanizmalarından evrimleştiğini varsayabiliriz. Bakterilerin ikiye bölünmesinde iş gören bazı proteinlerin mitozda görev alan ökaryotik proteinlere benzemesi gerçeği, bu hipotezi desteklemektedir.

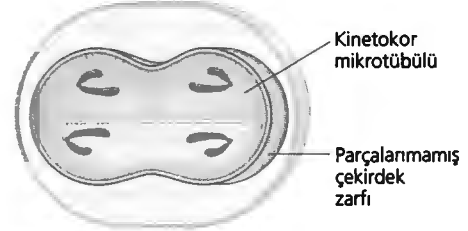
Ökaryotlar daha büyük genomlara ve çekirdek zarfına sahip olacak şekilde evrimleştiklerinde, bugünkü bakterilerde görülen atasal ikiye bölünme süreci bir şekilde mitozun ortaya çıkmasına öncülük etmiştir. **Şekil 12.13** farklı organizma gruplarındaki farklı hücre bölünme tiplerini göstermektedir. Bu süreçler atasal türlerde kullanılan mekanizmalara benzerlik taşıyabilir ve dolayısıyla, muhtemelen ilk ortaya çıkmış olan bakterilerde gerçekleşen ikiye-bölünmeye-benzer süreçten mitozun evrimleştiği basamaklara benzeyebilir. Muhtemel ara basamaklardan iki tanesi, günümüzdeki bazı birhücreli ökaryotlarda -dinoflagellatlar, diyatomeler ve bazı mayalar- bulunan alışılmadık çekirdek bölünmesi tipleri ile temsil edilmektedir. Çekirdek bölünmesindeki bu iki modelin, evrimsel zaman içinde nispeten değişmeden kalan atasal mekanizmalardaki durum olduğu düşünülmektedir. Ökaryotik hücrelerin çoğunda gerçekleşenin aksine, bu iki hücre bölünmesi tipinde de, çekirdek zarfı parçalanmadan kalır.



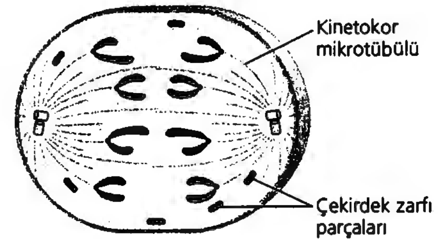
(a) Bakteriler. Bakterilerdeki ikiye bölünme sırasında, yavru kromozomların orijinleri hücrenin zıt uçlarına doğru hareket eder. Mekanizması henüz anlaşılamamış olsa da, bazı proteinler yavru kromozomları plazma zarının özgül bölgelerine sabitliyor olabilir.



(b) Dinoflagellatlar. Dinoflagellatlar adı verilen tek-hücreli protistada kromozomlar hücre bölünmesi sırasında parçalanmadan kalan çekirdek zarfına tutunurlar. Mikrotübüller sitoplazma içindeki tüneller aracılığı ile çekirdekten geçerler; böylece çekirdeğin konumu güçlendirilmiş olur. Çekirdek bakterilerdeki ikiye bölünmeyi andıran bir süreç ile bölünür.



(c) Diyatomeler ve bazı mayalar. Tek-hücreli protista ve diyatomelerin iki ayrı grubunda ve bazı mayalarda da çekirdek zarfı hücre bölünmesi sırasında parçalanmadan kalır. Bu organizmalarda mikrotübüller çekirdek içinde iğ oluşturur. Mikrotübüller kromozomları ayırır ve çekirdek iki yavru çekirdeğe bölünür.



(d) Ökaryotların çoğunluğu. Bitki ve hayvanları içeren diğer ökaryotlarda, iğ yapısı çekirdek dışında oluşur ve çekirdek zarfı mitoz sırasında parçalanır. Mikrotübüller kromozomları ayırır, daha sonra iki tane çekirdek zarfı oluşur.

▲ **Şekil 12.13 Çeşitli organizma gruplarındaki hücre bölünme mekanizmaları.** Günümüzde yaşayan bazı tek-hücreli ökaryotlar mitozun evrimindeki ara basamaklara benzer hücre bölünmesi mekanizmalarına sahiptir. (a) şıkkı hariç diğer şematik çizimlerde hücre duvarları gösterilmemiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 12.2

1. Şekil 12.8'deki şemada kaç tane kromozom görülmektedir? Bunlar duplike olmuş mudur? Kaç tane kromatid görülmektedir?
2. Hayvan ve bitki hücrelerindeki sitokinezi karşılaştırınız.
3. Kinetokora bağlı olmayan mikrotübüllerin işlevi nedir?
4. Ökaryotik hücre bölünmesindeki tubulin ve aktinin rolleri ile bakteriyel ikiye bölünmedeki aktin-benzeri ve tubulin-benzeri proteinlerin rollerini karşılaştırınız.
5. **BAĞLANTI KUR** Aktin ve tubulin başka hangi işlevleri yapar? Bu işlevleri yaparken hangi proteinlerle etkileşirler? (Şekil 6.21a ve Şekil 6.27a'yı gözden geçiriniz.)
6. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir kromozom hücre döngüsünün hangi evrelerinde iki tane özdeş kromatidden oluşur?

KAVRAM **12.3**

Ökaryotik hücre döngüsü moleküler kontrol sistemi ile düzenlenir

Bitki ya da hayvanın değişik kısımlarındaki hücre bölünmesinin zamanlaması ve hızı normal büyüme, gelişme ve hayatta kalış için kritik önem taşır. Hücre bölünmesinin sıklığı, hücrenin tipine göre değişir. Örneğin, insanlardaki deri hücreleri yaşam süresi boyunca sık sık bölünmelerine rağmen, karaciğer hücreleri bölünme yetenekleri saklı kalmak şartıyla, bu yeteneği söz gelişi bir yarayı tamir etmek gerektiğinde kullanırlar. Olgunlaşmış sinir ya da kas hücreleri gibi çok özelleşmiş hücreler ise, yetişkin bir insanda hiç bölünmezler. Hücre döngüsündeki bu farklılıklar, moleküler düzeydeki düzenlenmenin bir sonucudur. Bu düzenlenme mekanizmaları, sadece normal hücrelerin hayat döngülerinin anlaşılması açısından değil, kanser hücrelerinin normal kontrollerden nasıl kaçtıklarının anlaşılması açısından da yoğun bir ilgi çekmektedir.

Sitoplazmik Sinyaller İçin Kanıt

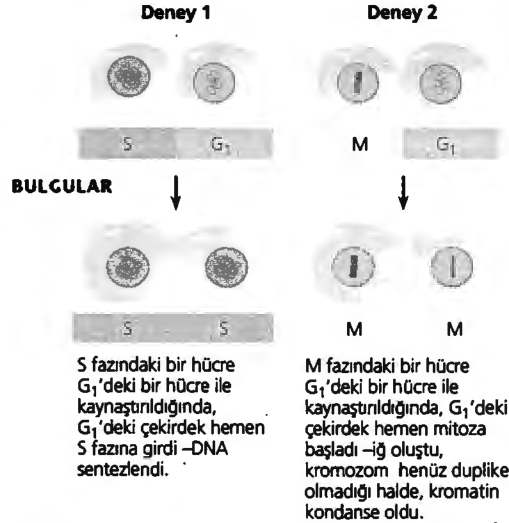
Hücre döngüsünü kontrol eden nedir? Bu soruyu yanıtlamak üzere öne sürülebilecek akılcı hipotezlerden biri, hücre döngüsündeki her olayın, basit bir metabolik süreçte olduğu gibi, bir sonraki olaya yol açması olabilir. Bu hipoteze göre, örneğin S fazındaki kromozom replikasyonu G_2 fazı sırasındaki hücre büyümesine, hücre büyümesi de kaçınılmaz olarak mitozun başlamasına neden olabilir. Ancak, iç ya da dış denetime tabi olmayan bir yol öneren bu hipotez doğru değildir.

1970'li yılların başında yapılan çeşitli deneyler bu hipoteze alternatif bir başka hipotezin ortaya atılmasına yol açmıştır: Buna göre hücre döngüsü sitoplazmada mevcut bazı kimyasal sinyaller tarafından yürütülür. Bu hipotezi destekleyen güçlü kanıtlar memeli hücre kültürleri ile yapılan deneylerden elde edilmiştir. Bu deneylerde, hücre döngüsünün farklı fazlarındaki iki hücre, iki çekirdekli tek bir hücre oluşturacak şekilde

▼ **Şekil 12.14** **SORGULAMA**

Sitoplazma içindeki moleküler sinyaller hücre döngüsünü regüle eder mi?

DENEY Colorada Üniversitesi'indeki araştırıcılar hücrenin hücre döngüsü içindeki ilerleyişinin sitoplazmik moleküller tarafından kontrol edilip edilmediğini merak ettiler. Bunu araştırmak için, hücre döngüsünün farklı fazlarında olan memeli hücre kültüründeki hücreleri kaynaştırmak üzere indüklediler. Bu şekilde yapılmış deneylerden iki tanesi burada gösterilmiştir.



SONUÇ G_1'deki bir hücre ile hücre döngüsünün S ya da M fazındaki bir hücrenin kaynaştırılmasıdan elde edilen sonuçlar, S ya da M fazı sırasında sitoplazmada bulunan moleküllerin, bu fazların ilerleyişini kontrol ettiğini görtermiştir.

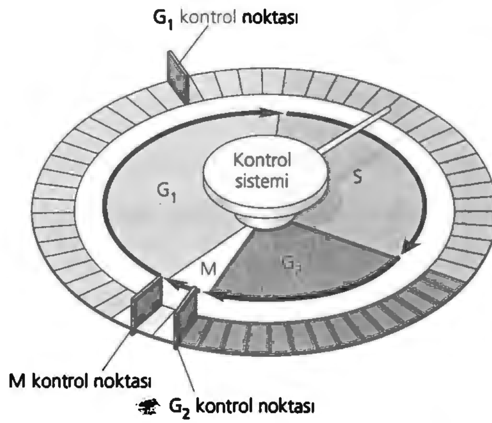
KAYNAK R. T. Johnson and P. N. Rao, Mammalian cell fusion: Induction of premature chromosome condensation in interphase nuclei, *Nature* 226: 717-722 (1970).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer fazların ilerleyişi sitoplazmik moleküllere bağlı olmayıp, her faz bir önceki tamamlandığında başlasaydı, sonuçlar nasıl değişecekti?

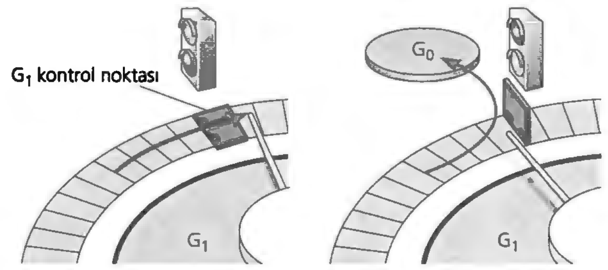
birbirleriyle kaynaştırılmıştır. Eğer başlangıçtaki hücrelerden birisi S fazında, diğeri de G_1 fazında ise, G_1 fazındaki çekirdek, birinci hücrenin sitoplazmasında bulunan kimyasallar tarafından uyarılmışçasına hemen S fazına girer. Benzer şekilde, mitoz (M fazı) geçirmekte olan bir hücre, hücre döngüsünün herhangi bir fazındaki (G_1 fazı bile olsa) bir başka hücre ile kaynaştırılırsa, ikinci çekirdek hemen kromatinini yoğunlaştırıp, iğ ipliklerini oluşturarak, mitoza girer (**Şekil 12.14**).

Hücre Döngüsünün Kontrol Sistemi

Hem Şekil 12.14'de görülen hem de hayvan hücreleri ve mayalarla yapılan diğer deneyler, hücre döngüsündeki ardışık olayların ayrı bir **hücre döngüsü kontrol sistemi** tarafından yönetildiklerini göstermiştir. Bu sistem, hücrede döngüsel olarak iş gören molekül grupları olup, hücre döngüsündeki kritik olayları hem tetiklemekte, hem de eşgü-



▲ **Şekil 12.15 Hücre döngüsü kontrol sistemi için mekanik analoji.** Hücre döngüsünü gösteren bu şemada dairenin çevresindeki yassı "kaldırım taşları" art arda gerçekleşen olayları temsil etmektedir. Otomatik yıkama makinesindeki kontrol aygıtına benzer şekilde, hücre döngüsü kontrol sistemi de kendi içinde mevcut bir saat ile ilerler. Bununla birlikte, bu sistem burada üç tanesi gösterilmiş olan (kırmızı) çeşitli kontrol noktalarında iç ve dış denetimlere tabidir.



(a) Eğer hücre G_1 kontrol noktasında bir devam-et sinyali alırsa, hücre döngüsü devam eder.

(b) Eğer hücre G1 kontrol noktasında bir devam-et sinyali almazsa, hücre döngüsünden çıkar ve bölünmenin olmadığı G_0 durumuna geçer.

▲ **Şekil 12.16 G_1 kontrol noktası.**

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer hücre, kontrol noktasını dikkate almaz ve hücre döngüsüne devam ederse sonuç ne olur?*

dümlü hale getirmektedir. Hücre döngüsü kontrol sistemi, otomatik çamaşır makinesindeki kontrol aygıtı ile karşılaştırılabilir (**Şekil 12.15**). Çamaşır makinesinin zaman ayarı aygıtı gibi, hücre döngüsü kontrol sistemi de kendi içinde mevcut bir saat aracılığı ile kendi kendine çalışır. Bununla birlikte, makinenin döngüsünün hem iç (tamburun su ile dolu olduğunu algılayan sensör gibi) hem de dış (başlama mekanizmasının aktivasyonu gibi) kontrollere tabi olmasına benzer şekilde, hücre döngüsü de iç ve dış sinyaller tarafından belirli kontrol noktalarında denetlenir.

Hücre döngüsündeki bir **kontrol noktası**, dur ve devam et sinyallerinin döngüyü düzenleyebildiği kritik bir noktadır. (Sinyaller, Bölüm 11'de anlatılan çeşitli sinyal aktarım yolları aracılığı ile hücre tarafından algılanır.) Hayvan hücreleri genellikle hücre döngüsünü kontrol noktalarında durduran, içsel dur sinyallerine sahiptir. Birçok sinyal, hücresel teftiş mekanizmaları tarafından belirlenen kontrol noktalarında tescil edilir. Bu sinyaller, ulaşılan noktaya kadar tamamlanmış olan kritik hücresel süreçlerin doğrulukla gerçekleşip gerçekleşmediğini ve dolayısıyla hücre döngüsünün devam edip edemeyeceğini rapor ederler. Daha sonra tartışacağımız gibi, kontrol noktaları hücrenin dışından gelen sinyalleri de tescil ederler. Üç temel kontrol noktası G_1, G_2 ve M fazlarında bulunur (bakınız Şekil 12.15).

Birçok hücre için en önemli kontrol noktasının G_1 olduğu görülür (memeli hücrelerinde bu nokta "kısıtlama noktası" olarak adlandırılır). Eğer hücre G_1 kontrol noktasında "devam et" sinyalini alırsa, genellikle G_1, S, G_2 ve M fazlarını tamamlar ve bölünür. Eğer hücre bu noktada "devam et" sinyalini almazsa, döngüden çıkar ve **G_0 fazı** adı verilen bölünmeme durumuna geçer (**Şekil 12.16**). İnsan vücudundaki hücrelerin çoğu G_0 fazındadır. Daha önce de belirtildiği gibi, çok özelleşmiş sinir ve kas hücreleri asla bölünmezler. Karaciğer hücreleri gibi bazı hücreler ise, örneğin yaralanma sırasında salınan büyüme faktörleri gibi belirli çevresel sinyalleri aldıklarında, G_0 fazından hücre döngüsüne "geri çağrılırlar".

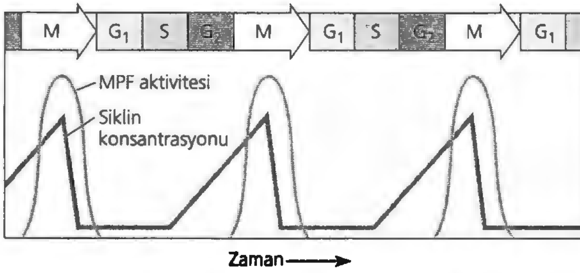
Hücre döngüsündeki kontrol noktalarının nasıl çalıştıklarını anlayabilmek için öncelikle hücre döngüsü kontrol sisteminde ne tip moleküllerin bulunduğunu (hücre döngüsü saatinin moleküler temeli) ve hücrenin bu döngüde ne şekilde ilerlediğini bilmemiz gerekir. Saati durduran ya da devam ettiren iç ve dış kontrol sinyallerini ancak bu şekilde anlayabiliriz.

Hücre Döngüsü Saati: Siklinler ve Sikline-Bağımlı Kinazlar

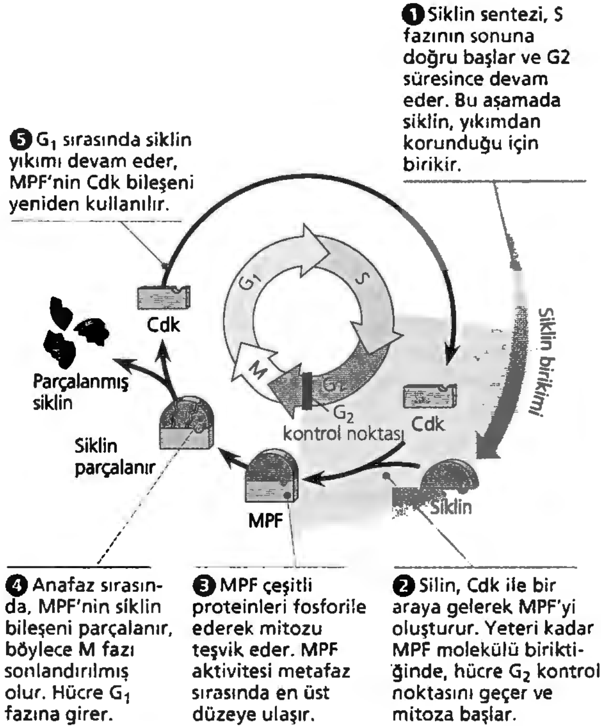
Hücre döngüsünü kontrol eden moleküllerin miktarlarındaki ve aktivitelerindeki ritmik dalgalanmalar, hücre döngüsündeki ardışık olayların hızını belirler. Bu düzenleyici moleküller iki temel protein tipindedirler: protein kinazlar ve siklinler. Protein kinaz enzimleri diğer proteinleri fosforlayarak, onları aktive ya da inaktive ederler (bakınız Bölüm 11). Belirli protein kinazlar G_1 ve G_2 kontrol noktalarında "devam et" sinyali veren moleküllerdir.

Büyümekte olan bir hücrede, hücre döngüsünü yürüten kinazlar sabit bir derişimde bulunurlar. Ancak bunlar, çoğu zaman inaktif formdadırlar. Böyle bir kinazın aktif forma geçmesi için, bir **sikline** bağlanması gerekir. Siklin proteinine bu adın verilme nedeni, hücre içindeki derişiminin döngüsel olarak dalgalanmasıdır. Bu gereksinimden ötürü bu kinazlara **siklin-bağımlı kinazlar** ya da **Cdk**'lar adı verilir. Bir Cdk'nın aktivitesi onun siklin partnerinin derişimindeki değişikliklere göre artar ya da azalır. Bir sonraki sayfada görülen **Şekil 12.17a**, ilk keşfedilen (kurbağa yumurtalarında) ve **MPF** adı verilen siklin-Cdk kompleksinin dalgalanan aktivitesini göstermektedir. MPF aktivitesindeki yükselmelerin, siklin derişimindeki artışlarla çakıştığına dikkat ediniz. Siklin düzeyi, S ve G_2 fazlarında artar ve daha sonra M fazı sırasında aniden düşer.

MPF kısaltmasındaki harfler "maturation-promoting factor" terimindeki sözcüklerin baş harflerinden gelmektedir. Bu terim "olgunlaşmayı-hızlandıran faktör" anlamına



(a) Hücre döngüsü sırasında MPF aktivitesindeki ve siklin konsantrasyonundaki dalgalanma



(b) Hücre döngüsünün düzenlenmesine yardımcı olan moleküler mekanizmalar

▲ **Şekil 12.17 G_2 kontrol noktasında hücre döngüsünün moleküler kontrolü.** Hücre döngüsü basamaklarının zamanlaması siklin-bağımlı kinazların (Cdks) aktivitesindeki ritmik dalgalanma ile sağlanır. Burada, hayvan hücrelerindeki G_2 kontrol noktasında devam et sinyali olarak davranan ve mitozdaki olayları tetikleyen MPF adlı siklin-Cdk kompleksi üzerine odaklanıyoruz.

? *(b)'deki şemada görülen olayların (a)'daki grafiğin "Zaman" ekseni ile nasıl ilişiki içinde olduğunu açıklayınız.*

gelmekle birlikte, MPF'yi "M-fazını ilerleten faktör" (M-phase promoting factor) olarak düşünebiliriz; çünkü bu faktör, G_2 kontrol noktasını geçen hücrenin M fazına girmesini tetikler (**Şekil 12.17b**). G_2 sırasında biriken siklinler, Cdk molekülleriyle bir araya geldiklerinde ortaya çıkan MPF kompleksi, çeşitli proteinleri fosforlayarak, mitozu başlatır. MPF hem doğrudan bir kinaz gibi, hem de diğer kinazları aktive ederek dolaylı yoldan etki eder. Örneğin, mitozun prometafaz evresinde çekirdek zarfının parçalanmasını teşvik eden çekirdek laminasındaki (bakınız Şekil 6.9) çeşitli proteinlerin fosforilasyonuna neden olur. MPF'nin profaz sırasındaki kromozom kondensasyonu ve iğ yapısının oluşumundaki moleküler olaylarla ilgisi olduğuna dair herhangi bir kanıt yoktur.

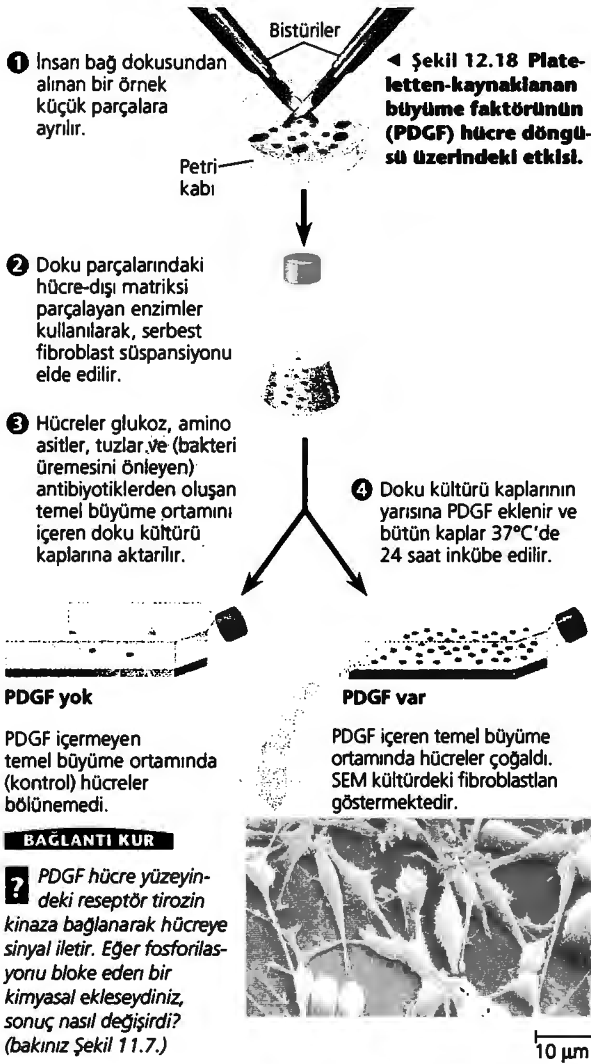
Anafaz sırasında MPF, kendi yapısındaki siklini yıkmasına yol açacak bir süreç başlatarak, kendisini devre dışı bırakır. MPF'nin siklin olmayan kısmı, yani Cdk, bir sonraki turun S ve G_2 fazlarında sentezlenen yeni siklin molekülleri ile birleşerek MPF'nin parçası haline gelene kadar hücre içinde inaktif formda kalır.

Hücrenin G_1 kontrol noktasındaki davranışı, siklin-Cdk protein kompleksleri tarafından düzenlenir. Hayvan hücrelerinin bu kontrol noktasında iş gören en az üç Cdk proteini ve birkaç farklı siklin içerdiği görülür. Farklı siklin-Cdk komplekslerinin dalgalanan aktiviteleri, hücre döngüsündeki bütün aşamaların kontrolünde başrolü oynar.

Dur ve Devam Et Sinyalleri: Kontrol Noktalarındaki İç ve Dış Sinyaller

Günümüzde bilim insanları, hücrenin içinden ve dışından kaynaklanan sinyallerle, bu sinyallere siklin-bağımlı kinazlar ve diğer proteinler tarafından verilen cevaplar arasındaki bağlantıları kuran yolları araştırmaktadır. İç sinyallere ait bir örnek, üçüncü önemli kontrol noktasında, yani M fazının kontrol noktasında gerçekleşir. Kardeş kromatidlerin ayrıldığı anafaz, kromozomların metafaz plağındaki iğ ipliklerine uygun biçimde tutunmalarına kadar başlamaz. Araştırıcılar, iğ ipliklerinin mikrotübüllerine tutunmamış kinetokorlar bulunduğu sürece, kardeş kromatidlerin anafazı geciktirecek şekilde bir arada kaldıklarını bulmuşlardır. Ancak tüm kromozomların kinetokorlarının doğru biçimde iğ ipliklerine tutunması tamamlandıktan sonra, uygun regülatör protein kompleksi aktif hale gelir. (Bu durumda, regülatör molekül bir Cdk-siklin kompleksi değildir; bunun yerine çeşitli proteinlerden oluşan farklı bir kompleks iş görür.) Aktive olan kompleks kohezinleri yıkan separaz enzimini aktive ederek, kardeş kromatidlerin ayrılmasına izin veren moleküler, olaylar zincirini başlatır. Bu mekanizma yavru hücrelerin eksik ya da fazla kromozoma sahip olmamasını garanti altına alır.

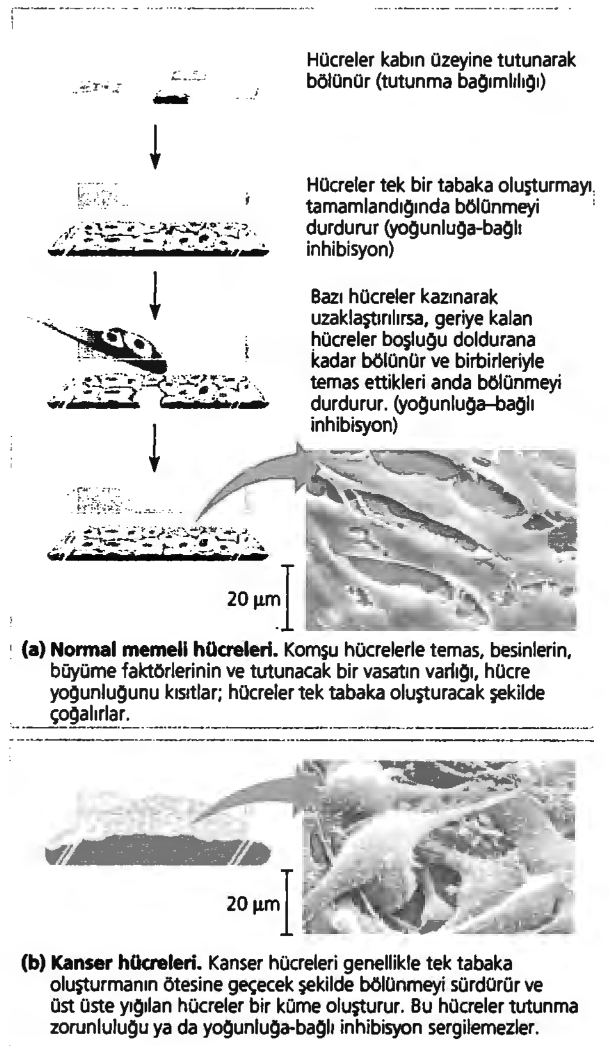
Hayvan hücre kültürleri ile çalışan araştırıcılar, hücre bölünmesini etkileyen çeşitli kimyasal ve fiziksel dış etmenleri tanımlamayı başarmışlardır. Örneğin, zorunlu bir besinden yoksun olan bir kültür ortamında, hücreler bölünemez. (Bu olgu, su musluğu kapalı olan otomatik araba yıkama makinesini çalıştırmaya uğraşmak ile analogdur; bu örnekteki makinenin içindeki sensör, su gereksinen aşamanın ötesine geçilmesine izin vermeyecektir.) Hatta bütün diğer koşullar uygun olduğunda bile, memeli hücrelerinin birçoğu ancak üreme ortamında özgül üreme faktörleri varsa bölünürler. Bölüm 11'de belirtildiği gibi, **büyüme faktörü** belirli vücut hücreleri tarafından diğer hücreleri bölünmeye sevk etmek üzere salınan bir proteindir. Araştırıcılar 50'den fazla büyüme faktörü keşfetmiştir. Farklı hücre tipleri, belirli bir ya da birkaç çeşit büyüme faktörüne özgül olarak cevap verir.



◄ **Şekil 12.18 Platelettten-kaynaklanan büyüme faktörünün (PDGF) hücre döngüsü üzerindeki etkisi.**

BAĞLANTI KUR

? *PDGF hücre yüzeyindeki reseptör tirozin kinaza bağlanarak hücreye sinyal iletir. Eğer fosforilasyonu bloke eden bir kimyasal ekleseydiniz, sonuç nasıl değişirdi? (bakınız Şekil 11.7.)*



(a) Normal memeli hücreleri. Komşu hücrelerle temas, besinlerin, büyüme faktörlerinin ve tutunacak bir vasatın varlığı, hücre yoğunluğunu kısıtlar; hücreler tek tabaka oluşturacak şekilde çoğalırlar.

(b) Kanser hücreleri. Kanser hücreleri genellikle tek tabaka oluşturmanın ötesine geçecek şekilde bölünmeyi sürdürür ve üst üste yığılan hücreler bir küme oluşturur. Bu hücreler tutunma zorunluluğu ya da yoğunluğa-bağlı inhibisyon sergilemezler.

▲ **Şekil 12.19 Hücre bölünmesinin yoğunluğa-bağlı inhibisyonu ve tutunma bağımlılığı.** Çizimlerdeki hücreler orantısız olarak büyük gösterilmiştir.

Büyüme faktörlerine ait bir örnek *plateletten–kaynaklanan büyüme faktörü*dür (platelet–derived growth factor= *PDGF*). Bu büyüme faktörü platelet (trombosit) adı verilen kan hücreleri tarafından yapılır. **Şekil 12.18**'de şematize edilen deney, PDGF'nin bağ dokusu hücreleri olan fibroblastların kültür ortamında bölünmesi için gerekli olduğunu göstermiştir. Fibroblastların plazma zarı üzerinde PDGF reseptörleri vardır. PDGF moleküllerinin bu reseptörlere (reseptör tirozin kinazlar; Bölüm 11'e bakınız) bağlanması, hücrelerin G_1 kontrol noktasını geçerek bölünmelerine izin veren bir sinyal–aktarım yolunu tetikler. PDGF sadece hücre kültürünün yapay koşullarında değil, hayvan vücudundaki fibroblastları da bölünmek üzere uyarır. Bir yaralanma durumunda, trombositler çevrelerine PDGF salarlar. Bunun sonucunda gerçekleşen fibroblast bölünmesi, yaranın iyileşmesine yardımcı olur..

Dışarıdan gelen fiziksel bir etmenin hücre bölünmesi üzerindeki etkisi **yoğunluğa–bağlı inhibisyon** olgusunda açıkça görülür. Yoğunluğa–bağlı inhibisyon, çok kalabalıklaşan hücrelerin bölünmeyi durdurmaları olayıdır (**Şekil 12.19a**). Çok uzun yıllar önce gözlemlendiği üzere, kültürü yapılan hücreler kültür kabının iç yüzeyinde tek bir tabaka oluşturana kadar normal olarak bölünürler ve bu noktaya ulaştıklarında bölünmeyi durdururlar. Bu tabakada yer alan hücrelerden bir kısmı, kültür ortamından uzaklaştırılırsa, açık kalan kısmın çeperindeki hücreler yeniden bölünmeye başlar ve bu açık alanı doldururlar. Takip eden çalışmalar, hücre yüzeyinde yer alan bir proteinin yandaki bir hücre üzerinde bulunan partnerine bağlanması sonucunda her iki hücreye büyümenin inhibe edilmesi yönünde bir sinyal gönderildiğini ve büyüme faktörleri mevcut olmasına rağmen, bu hücrelerin hücre döngüsüne yönelmesini önlediğini göstermiştir.

Birçok hayvan hücresi bir yere **tutunma zorunluluğu** (anchorage dependence) duyarlar (bakınız Şekil 12.19a). Bu gibi hücreler bölünmek için kültür kabının yüzeyi ya da dokudaki hücre-dışı matriks gibi bir yere tutunmak zorundadır-

lar. Yapılan deneylerde, plazma zarındaki proteinleri ve bunlara bağlı hücre iskeleti elemanlarını içeren yollar aracılığı ile hücre yoğunluğu gibi bu tutunmanın da, hücre döngüsünü kontrol eden sistem için bir sinyal olduğu gösterilmiştir.

Yoğunluğa-bağlı inhibisyon ve tutunma zorunluluğu hem vücut dokularında hem de doku kültüründe işlev görmekte ve hücre büyümesinin optimum yoğunlukta ve yerde gerçekleştiğini kontrol etmektedir. Aşağıda tartışacağımız gibi kanser hücreleri, ne yoğunluğa-bağlı inhibisyon ne de tutunma zorunluluğu gösterirler (**Şekil 12.19b**).

Kanser Hücrelerinde Hücre Döngüsünün Kontrolü Kaybolmuştur

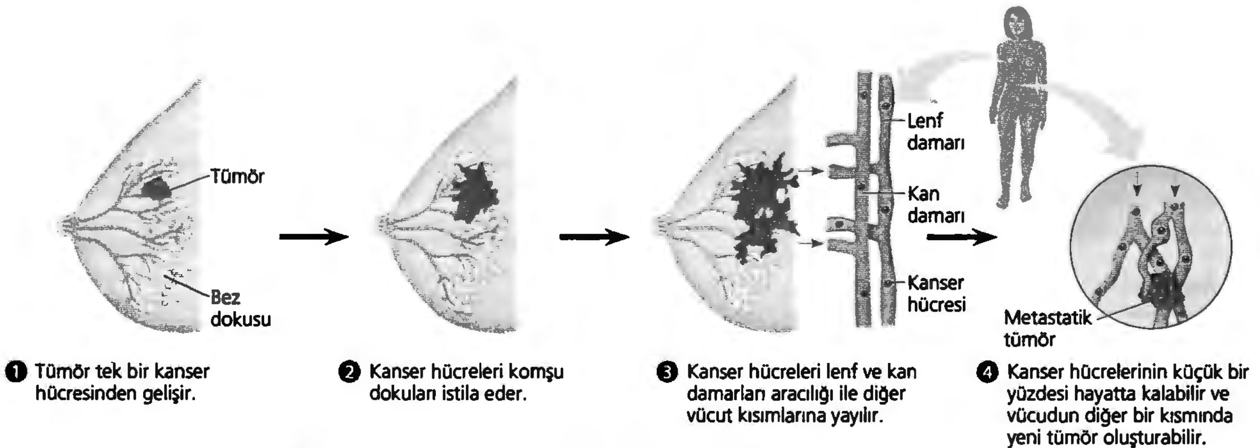
Kanser hücreleri hücre döngüsünü düzenleyen sinyalleri dinlemezler. Bunlar aşırı ölçüde bölünerek, diğer dokuları istila ederler. Eğer bu durum gözden kaçırılırsa, organizma ölür.

Kültürde üreyen kanser hücreleri, büyüme faktörleri tükendiğinde bölünmeyi durdurmazlar. Bu davranışı açıklayan en mantıklı hipotez, kanser hücrelerinin büyümek ve bölünmek için kültür ortamında büyüme faktörlerinin bulunmasına gereksinim duymadıklarıdır. Bunlar ya gerekli büyüme faktörünü kendileri yapmakta, ya da büyüme faktörü ortamda bulunmasa bile, bu faktörün sinyalini hücre döngüsü kontrol sistemine taşıyan haberleşme yolunda bir anormallik taşımaktadırlar. Bir başka ihtimal, hücre döngüsü kontrol siteminin anormal olmasıdır. Bütün bu senaryolarda anormalliğin temel nedeni hemen hemen daima, bir ya da daha fazla gendeki değişiklik sonucunda işlevleri değişmiş protein ürünlerdir ki bu durum, hücre döngüsünün kontrolünü bozar.

Normal hücrelerle kanser hücreleri arasında hücre döngüsündeki düzensizlikleri yansıtan başka farklılıklar da vardır. Eğer herhangi bir anda kanser hücreleri bölünmeyi durdururlarsa, bunu normal kontrol noktalarında değil, rastgele noktalarda yaparlar. Bunun da ötesinde, kültürü yapılan kanser hücreleri sürekli olarak besin maddeleriyle desteklendikleri sürece, sonsuz sayıda bölünebilirler; bu hücrelerin "ölümsüz" olduğu söylenir. Buna ait en çarpıcı örneklerden birisi, 1951 yılından beri kültürde üretilmekte olan hücre hattıdır. Bu hattaki hücreler HeLa hücreleri olarak adlandırılır; çünkü bunların başlangıç kaynağı Henrietta Lacks adlı bir kadından alınan tümördür. Buna karşılık kültürde üretilen normal memeli hücrelerinin hemen hemen hepsi bölünmeyi durdurup, yaşlanıp ölmeden önce sadece 20–50 kez bölünürler. (Bu olayın muhtemel nedenini Bölüm 16'da DNA replikasyonunu tartışırken göreceğiz.)

Kanser hücrelerinin bu anormal davranışı, vücut içinde gerçekleştiğinde felakete neden olur. Bu sorun herhangi bir dokudaki tek bir hücrenin **transformasyona** uğramasıyla başlar. Transformasyon süreci, normal bir hücreyi kanser hücresine dönüştürür. Vücudun bağışıklık sistemi değişim geçirmiş bir hücreyi istilacı olarak tanır ve normalde onu ortadan kaldırır. Bununla birlikte, eğer bu hücre yok edilmekten kurtulursa, bir **tümör** oluşturmak üzere çoğalabilir. Herhangi bir doku içindeki anormal hücre kütlesine tümör adı verilir. Eğer başka bir bölgede hayatta kalmaları için gerekli genetik ve hücresel değişiklikler çok az ise, anormal hücreler başlangıç noktalarında kalabilirler. Bu durumdaki tümöre **iyi-huylu (bening) tümör** denir. İyi-huylu tümörlerin birçoğu önemli sorunlara neden olmazlar ve ameliyatla tümüyle çıkarılabilirler. Buna karşılık **kötü-huylu (malignant) tümör** genetik ve hücresel değişiklikler nedeniyle yeni dokulara yayılmalarını sağlayan hücreler içerir ve bir ya da birkaç organın işlevlerini bozar. Kötü-huylu tümörü olan bir kimsenin kanser olduğu söylenir. **Şekil 12.20** meme kanserinin gelişmesini göstermektedir.

Kötü-huylu tümör hücrelerinde gerçekleşen değişiklikler aşırı derecede üremenin yanı sıra, başka sonuçlara da yol açar. Bu hücreler alışılmadık sayılarda kromozom taşıyabilir.



▲ **Şekil 12.20 Kötü huyu meme tümörünün gelişimi ve metastaz yapması.** Kötü huylu (kanserli) tümör hücreleri kontrolsüz olarak gelişerek hem komşu dokulara hem de lenf ve kan damarları yoluyla vücudun diğer kısımlarına yayılabilir. Kanser hücrelerinin başlangıç bölgesi dışına yayılmasına metastaz denir.

Ancak bunun transformasyonun nedeni mi yoksa etkisi mi olduğu günümüzde tartışma konusudur. Bunların metabolizmaları bozulmuş olup, her türlü yıkıcı faaliyet içindedirler. Hücre yüzeylerindeki anormal değişikliklerden ötürü, komşu hücrelerle ve hücre-dışı matriksle bağlantılarını kaybederler. Dolayısıyla, yakındaki dokulara yayılırlar. Kanser hücreleri kan damarlarının tümöre doğru gelişmesine neden olan sinyal molekülleri salabilirler. Az sayıda tümör hücresi başlangıç tümörden ayrılarak, dolaşım sistemindeki kan damarları ve lenf kanalları içine girerek, vücudun diğer kısımlarına yayılabilir, orada çoğalır ve yeni tümörler oluştururlar. Kanser hücrelerinin başlangıç bölgesinden uzaktaki yerlere yayılması **metastaz** olarak adlandırılır (bakınız Şekil 12.20).

Lokalize olmuş bir tümör, kanser hücrelerinin DNA'sında normal hücre DNA'sından çok daha fazla hasar ortaya çıkaran yüksek–enerjili radyasyon ile tedavi edilebilir; çünkü kanser hücrelerinin büyük bir çoğunluğu bu tür hasarları tamir etme yeteneğinden yoksundur. Bilinen ya da şüphe duyulan metastatik tümörlerin tedavisinde, aktif olarak bölünmekte olan hücreler üzerine toksik etkili olan ilaçlar kullanılır ve kemoterapide kullanılan bu ilaçlar kan dolaşımı aracılığı ile uygulanır. Tahmin edebileceğiniz gibi, kemoterapötik ilaçlar hücre döngüsünün özgül basamaklarında etkilidir. Örneğin, Taxol adlı ilaç mikrotübül depolimerizasyonunu engelleyerek mitotik iğ ipliklerini bloke eder; böylece aktif olarak üreyen hücrelerin metafazı geçişi önlenmiş olur. Kemoterapinin yan etkileri sık sık bölünen normal hücreler üzerindeki etkilerinden ileri gelir. Örneğin mide bulantısı, kemoterapinin bağırsak hücreleri; saç dökülmesi ise saç folikül hücreleri üzerindeki etkilerinden kaynaklanır. Enfeksiyona duyarlılığının nedeni ise, bağışıklık sistemi hücreleri üzerindeki etkilerdir.

Geçtiğimiz birkaç on yıl içinde araştırıcılar, hücre haberleşme yolları ve bunların işlev bozukluğu söz konusu olduğunda hücre döngüsü üzerindeki etkilerinin kanser oluşumuna nasıl neden olduğu konusunda çok miktarda yararlı bilgi ürettiler. Belirli tümörlerdeki DNA'nın dizi analizinin hızla yapılabilmesi gibi moleküler tekniklerin kullanılması sonucunda, kanser tedavisi artık "kişiye özgü" hale gelmeye başlamıştır. Meme kanseri, buna ait iyi bir örnek oluşturur. Bölüm 11 ve 12'de anlatılan süreçler üzerinde yapılan temel araştırmalar meme kanserinin oluşumundaki moleküler olayları daha iyi anlamamızı sağlamıştır. Hücre döngüsünü etkileyen sinyal yollarında görevli proteinlerin, meme kanserlerinde genellikle değişikliğe uğramış olduğu bulunmuştur. Bu gibi proteinlerin düzeylerinin ve dizilerinin analizi, hekimlerin bazı bireylerdeki kanserleri tedavi etmede daha başarılı olmalarına olanak vermiştir (**Şekil 12.21**).

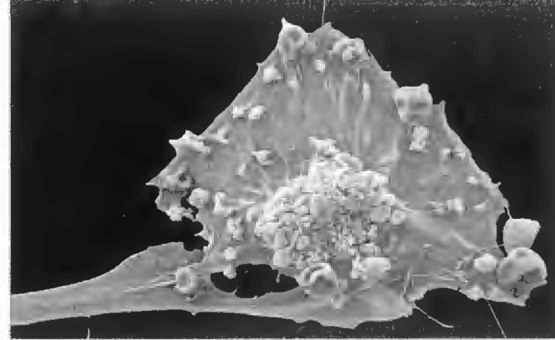
Kanser oluşumu konusunda öğrendiğimiz en önemli ders, bu sürecin ne kadar karmaşık olduğudur. Bu konuda keşfedilmesi gereken daha pek çok şey vardır. Kanser hücreleri hakkında cevaplanmamış çok sayıda soru olmasının nedeni, belki de normal hücrelerin nasıl işlediği hakkında daha öğreneceğimiz çok şey olmasıdır. Canlının yapısal ve işlevsel birimi olan hücre, araştırıcıları gelecekte de meşgul edecek birçok sır saklamaktadır.

▼ Şekil 12.21

ETKİ

Meme Kanseri Tedavisindeki İlerlemeler

Aşağıda görülen meme kanseri hücresi gibi kanser hücreleri, kanserle ilişkili özgül proteinlerin dizisindeki ya da düzeyindeki değişikliklere bakmak için, DNA dizileme ve diğer moleküler tekniklerle analiz edilirler. Örneğin, meme kanseri hücrelerinin kabaca %20-25'i HER2 adı verilen hücre-yüzeyi reseptör tirozin kinaza anormal derecede yüksek miktarda sahip olup, bu hücrelerin çoğu, hücre bölünmesini tetikleyebilen hücre-içi östrojen reseptör molekülü (ER) sayısında artış sergilerler. Laboratuvar bulgularına dayanarak, bir hekim özgül proteinin işlevini bloke eden bir molekül ile (HER2 için Herceptin, ERler için tamoxifen) kemoterapi önerebilir. Bu ajanların kullanıldığı tedaviler, hayatta kalma oranlarını artırmış ve kanserin tekrarını azaltmıştır.



NEDEN ÖNEMLİ? Yaklaşık olarak her sekiz kadından biri, kadınlar arasında en sık görülen kanser olan meme kanserine yakalanmaktadır. Tüm dünyadaki meme kanseri sıklığı her yıl artış göstermekle birlikte, bu hastalıktan kaynaklanan ölüm oranı hem Amerika Birleşik Devletleri'nde hem de diğer ülkelerde azalmaktadır. Bu durum muhtemelen erken teşhis ve gelişmiş tedavinin bir sonucudur. Bunun da ötesinde meme kanseri üzerindeki çalışmalardan öğrendiklerimiz, diğer kanser tiplerinin gelişimi ve tedavisi konusundaki bilgilerimizi de artırmaktadır.

EK KAYNAK F. J. Esteva and G. N. Hortobagyi, Gaining ground on breast cancer, *Scientific American* 298: 58-65 (2008).

BAĞLANTI KUR Bölüm 11'deki reseptör tirozin kinazlar ve hücre-içi reseptörler (Şekil 11.7 ve 11.9 ss. 212-214) konusunu tekrar gözden geçiriniz. Bu reseptörlerin hücre bölünmesini nasıl tetikleyebileceğini genel hatlarıyla açıklayınız.

KAVRAM KONTROLÜ 12.3

1. Şekil 12.14'deki 2 no'lu deneyde ortaya çıkan çekirdekler, niçin farklı miktarlarda DNA içermektedir?
2. MPF, bir hücrenin G_2 fazı kontrol noktasını geçip mitoza girmesine nasıl izin verir? (bakınız Şekil 12.17.)
3. Vücudunuzdaki hücrelerin çoğu hangi fazda bulunuyor?
4. İyi huylu tümör ile kötü huylu tümörü karşılaştırarak, farklarını belirtiniz.
5. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 12.18'deki deneyi kanser hücreleri ile yapsaydınız ne olurdu?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

12 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

- Birhücreli organizmalar **hücre bölünmesi** ile çoğalırlar; çok hücreli organizmalar döllenmiş yumurtanın gelişmesi, büyüme ve tamir için hücre bölünmesine bağımlıdırlar. Hücre bölünmesi hücre döngüsünün bir parçasıdır. **Hücre döngüsü** bir hücrenin hayatının başlangıcından yavru hücrelere bölünmesine kadar gerçekleşen sıralı olaylar dizisidir.

KAVRAM 12.1

Çoğu hücre bölünmesi genetik olarak özdeş yavru hücreler oluşturur (ss. 229-230)

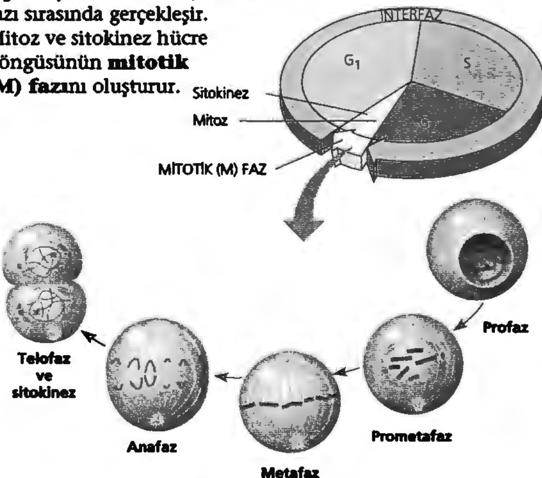
- Bir hücrenin genetik maddesi (DNA) olan **genom kromozomlar** arasında bölüştürülmüştür. Her ökaryotik kromozom, bir DNA molekülü ve bununla bir arada bulunan birçok proteinden oluşur. Bu proteinler kromozom yapısının korunmasına ve gen aktivitesinin kontrol edilmesine yardım ederler. DNA ve proteinlerden oluşan bu kompleks **kromatin** olarak adlandırılır. Kromozomun kromatini, farklı zamanlarda farklı kondensasyon düzeylerinde bulunur. Hayvanlardaki **gametler** bir set kromozom içerirken, **somatik hücrelerde** iki kromozom seti bulunur.
- Hücreler bölünmeden önce genetik maddelerini replike eder ve her yavru hücrenin DNA'nın bir kopyasını almasını garanti altına alırlar. Hücre bölünmesi için hazırlanan kromozomlar kendilerini eşler ve özdeş iki **kardeş kromatid** içerir. Kardeş kromatidler kohezyon ile boylu boyunca bir arada tutulur ve kromatidler üzerindeki **sentromer** adı verilen kısıtlı bir bölge aracılığı ile sıkıca birbirlerine tutunurlar. Bu kohezyon kırıldığında hücre bölünmesi sırasında kromatidler birbirinden ayrılarak, yeni yavru hücrelerin kromozomları haline gelirler. Ökaryotik hücre bölünmesi **mitoz** (çekirdek bölünmesi) ve **sitokinezden** (sitoplazma bölünmesi) oluşur.

? *Kromozom, kromatin ve kromatid terimleri arasındaki farkı belirtiniz.*

KAVRAM 12.2

Hücre döngüsünde mitoz evresi ile interfaz birbirini izler (ss. 230-238)

- Bölünmeler arasında bir hücre **interfazdadır**. İnterfaz G_1, **S** ve G_2 fazlarını içerir. İnterfaz sırasında hücre büyür; fakat DNA replikasyonu sadece S (sentez) fazı sırasında gerçekleşir. Mitoz ve sitokinez hücre döngüsünün **mitotik (M) fazını** oluşturur.



- **Mitotik iğ iplikleri** mikrotübüllerden oluşan bir yapıdır; bu yapı mitoz sırasında kromozom hareketini kontrol eder. Hayvan hücrelerinde iğ iplikleri **sentrozomlardan** çıkar ve iğ mikrotübülleri ile **asterleri** içerir. Bazı iğ mikrotübülleri kromozomların **kinetokorlarına** tutunur ve kromozomları **metafaz plağına** ulaştırırlar. Anafazda kardeş kromatidler birbirinden ayrılır ve motor proteinler bunları kinetokor mikrotübülleri boyunca hücrenin zıt kutuplarına doğru hareket ettirir. Bu arada, zıt kutuplardan çıkan ve kinetokorlara tutunmayan mikrotübüller birbirleri üzerinden kayarak, hücrenin boyunu uzatırlar. Telofazda hücrenin zıt uçlarında genetik olarak birbirinin özdeşi olan yavru çekirdekler oluşur.
- Mitozu genellikle sitokinez izler. Sitokinez sırasında hayvan hücrelerinde **bölünme oluğu**, bitki hücrelerinde ise **hücre plağı** ortaya çıkar.
- Bakterilerdeki **ikiye bölünme** sırasında kromozom replike olur ve yavru kromozomlar aktif olarak birbirinden uzaklaşır. Bakterilerdeki ikiye bölünmede iş gören bazı proteinler ökaryotik aktin ve tubulin ile akrabadır.
- Prokaryotlar ökaryotlardan bir milyardan fazla yıl önce ortaya çıktıkları için, mitoz muhtemelen prokaryotik hücre bölünmesinden evrimleşmiştir. Bazı birhücreli ökaryotlar bugün yeryüzünde var olan ökaryotların atalarındaki hücre bölünmesi mekanizmalarına benzer mekanizmalarla bölünürler. Bu gibi mekanizmalar mitozun bakteriyel ikiye bölünmeden evrimleşmesindeki ara basamaklar olabilir.

? *Kromozomlar interfazın üç alt fazından hangisinde ve mitozun hangi aşamasında tek DNA molekülü halinde bulunurlar?*

KAVRAM 12.3

Ökaryotik hücre döngüsü moleküler kontrol sistemi ile düzenlenir (ss. 238-243)

- Sitoplazmada bulunan sinyal molekülleri hücre döngüsünün ilerleyişini düzenler.
- **Hücre döngüsü kontrol sistemi** moleküler bir temele sahiptir. Düzenleyici proteinlerdeki döngüsel değişiklikler bir moleküler saat gibi iş görürler. Burada görevli anahtar moleküller, **siklinler** ve **siklin-bağımlı kinazlardır (Cdks)**. Bu moleküler saat, devam et sinyali alınana kadar hücre döngüsünün nerede duracağını belirleyen **kontrol noktalarına** sahiptir. Hücre kültürü, araştırıcıların, hücre bölünmesinin moleküler ayrıntılarını çalışmalarını mümkün kılmıştır. Hem iç hem de dış uyarılar, sinyal-aktarım yolları aracılığı ile hücre döngüsünü kontrol noktalarında denetlerler. Hücrelerin birçoğu hücre bölünmesinde **yoğunluğa-bağlı inhibisyon** ve bir yere **tutunma zorunluluğu** sergiler.
- Kanser hücreleri, normal hücre döngüsü kontrolünden kurtulur ve tümörler oluşturacak şekilde kontrolsüz olarak bölünürler. **Kötü-huylu** tümörler çevredeki dokuları istila eder ve bu tümörlerden ayrılan hücreler vücudun diğer kısımlarında da ikincil tümörler oluşturacak şekilde **metastaz** yapabilirler. Hücre döngüsü ve hücre haberleşmesi konusundaki son gelişmeler ve DNA dizileme teknikleri kanser tedavisinde ilerlemelere yol açmıştır.

? *Hücre döngüsü kontrol sisteminde iş gören G_1, G_2 ve M kontrol noktaları ile devam et sinyallerinin önemini açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAMA

1. Bir mikroskop aracılığı ile hücrenin orta kesiti boyunca bir hücre plağı oluşmaya başladığını ve hücre plağının her iki tarafında çekirdeklerin yeniden oluştuğunu gözlemliyorsunuz. Bu hücre büyük olasılıkla,
   a. sitokinez sırasındaki bir hayvan hücresidir.

b. sitokinez sırasındaki bir bitki hücresidir.
c. hücre döngüsünün S fazında olan bir hayvan hücresidir.
d. bölünen bir bakteri hücresidir.
e. metafazdaki bir bitki hücresidir.

2. Vinblastine kanser tedavisinde kullanılan standart bir kemoterapatik ilaçtır. Bu ilaç mikrotübüllerin bir araya gelişiyle ilgili olduğuna göre etkisini ne şekilde gösterir?
a. İğ iplikleri oluşumunun engellenmesi.
b. Düzenleyici proteinlerin fosforilasyonunun inhibisyonu
c. Siklin üretiminin baskılanması.
d. Miyozin denatürasyonu ve bölünme oluğu oluşumunun inhibisyonu
e. DNA sentezinin inhibisyonu

3. Kanser hücresi ile normal hücre arasındaki farklardan birisi,
a. kanser hücresinin DNA sentezleyememesidir.
b. kanser hücresinin hücre döngüsünün S fazında tutuklanmış olmasıdır.
c. kanser hücrelerinin sıkıca bir araya paketlenmelerine rağmen, bölünmeye devam etmeleridir.
d. kanser hücrelerinin yoğunluğa-bağlı inhibisyon nedeniyle doğru biçimde işlev yapamamalarıdır.
e. kanser hücrelerinin sürekli olarak hücre döngüsünün M fazında olmalarıdır.

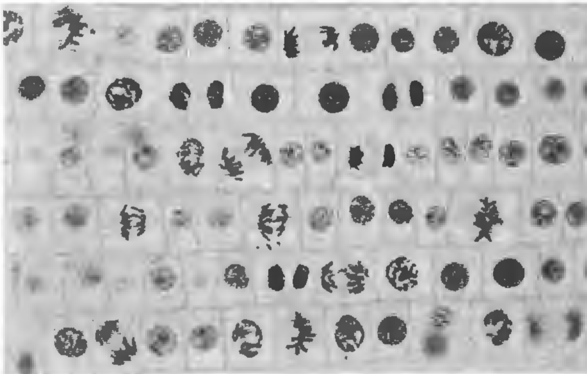
4. Mitoz sonunda MPF miktarının düşüş nedeni,
a. protein kinazın (Cdk) parçalanmasıdır.
b. Cdk sentezindeki azalmadır.
c. siklinin yıkılmasıdır.
d. siklinin birikmesidir.
e. DNA sentezlenmesidir

5. Bazı organizmaların hücrelerinde mitoz sitokinez olmaksızın gerçekleşir. Bunun sonucunda aşağıdakilerden hangisi ortaya çıkar?
a. Birden fazla çekirdek içeren hücreler
b. Normalden daha küçük boyutlu hücreler
c. Çekirdek içermeyen hücreler
d. Kromozomların yıkılması
e. S fazı olmayan hücre döngüsü

6. Aşağıdakilerden hangisi mitoz sırasında *gerçekleşmez*?
a. Kromozomların kondensasyonu
b. DNA replikasyonu
c. Kardeş kromatidlerin ayrılması
d. İğ ipliklerinin oluşumu
e. İğ kutuplarının ayrılması

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

7. Soğan kök ucunda bölünen hücreleri gösteren aşağıdaki mikrografta, profazda, prometafazda, metafazda, anafazda ve telofazda olan hücreleri tanımlayınız. Her aşamada gerçekleşen temel olayları açıklayınız.



8. Mitotik olarak aktif bir dokudaki belirli bir hücre diğer hücrelerin yarısı kadar DNA içermektedir. Bu hücre büyük olasılıkla,
a. G_1'dedir.
b. G_2'dedir.
c. profazdadır.
d. metafazdadır.
e. anafazdadır.

9. Cytochalasin B adlı ilaç, aktinin işlevini bloke eder. Hayvan hücrelerinde cytochalasin B tarafından en fazla aksatılacak olay aşağıdakilerden hangisidir?
a. İğ oluşumu
b. İğ ipliklerinin kinetokorlara tutunması
c. DNA sentezi
d. Anafaz sırasında hücre boyunun uzaması
e. Bölünme oluğunun oluşumu ve sitokinez

10. **ÇİZİNİZ** İnterfaz, mitozun her aşaması ve sitokinez sırasında bir ökaryotik kromozomun görünümlerini çiziniz. Çekirdek zarfını ve eğer varsa kromozomlara tutunmuş olan mikrotübülleri çizerek, belirtiniz.

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Mitoz sonucunda ortaya çıkan yavru hücreler atasal hücre ile aynı sayıda kromozoma sahip olurlar. Kromozom sayısını korumanın bir başka yolu, ilk önce hücre bölünmesini gerçekleştirmek, daha sonra da her yavru hücredeki kromozomları replike etmektir. Bu yolun hücre döngüsünün organizasyonunda diğeri kadar iyi olacağını düşünür müsünüz? Evrimin böyle bir alternatife niçin izin vermediğini düşünüyorsunuz?

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Mikrotübülün her iki ucu da alt birim eklenmesine ve çıkarılmasına uygundur. Bunların bir ucu ("+" uç) diğer uçtan("-" uç) daha hızlı polimerize ve depolimerize olur. İğ mikrotübüllerinde artı uçlar iğin merkezinde, eksi uçlar ise kutuplardadır. Mikrotübüller boyunca hareket eden motor proteinler ya artı uca ya da eksi uca doğru yürümek üzere özelleşmişlerdir. Bu proteinler sırasıyla artı-uca yönelen ve eksi-uca yönelen proteinler olarak adlandırılır. Kromozom hareketi ve anafaz sırasındaki iğ değişikliklerini öğrendiğinize göre, (a) kinetokor mikrotübüllerinde ve (b) kinetokora bağlı olmayan mikrotübüllerde ne tip motor proteinler bulunacağını tahmin ediniz.

13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yaşamın Genetik Temeli Canlılığın devamlılığı DNA formundaki kalıtsal bilgiye dayanır. Mitoz sürecinin bu kalıtsal bilgiyi genetik olarak özdeş yavru hücrelerin oluşumu sırasında doğrulukla nasıl bölüştürdüğü hakkında kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

BioFlix ile Öğrenme Mitoz: Mitoz ve Hücre Döngüsü • Mitozun Mekanizması • Hayvanlar, Bitkiler ve Bakterilerdeki Hücre Bölünmesinin Karşılaştırılması
Aktiviteler Hücre Döngüsü • Mitoz ve Sitokinez Animasyonları • Mitozun Evreleri • Hücre Döngüsünün Dört Fazı • Kanserin Nedenleri
Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Ü N İ T E

Genetik

Joan A. Steitz

ile röportaj



RNA, Joan Steitz'in gözde molekülüdür; ve bu molekülün yapısı ve işlevleri üzerine yapmış olduğu çalışmalar, genetiği moleküler düzeyde anlamamıza çok önemli katkıları olmuştur. Minnesota'da yetişmiş olan Dr. Steitz, Antioch Koleji Kimya bölümünden mezun olduktan sonra, Harvard Biyokimya ve Moleküler Biyoloji Bölümünde Ph.D. unvanını almıştır ve oradaki James D. Watson'un laboratuvarında çalışmıştır. Onun birçok ödül ve şeref payesi arasında Bilim Ulusal Madalyası, Gairdner Uluslararası Ödülü ve 12 fahri doktorası vardır. Kendisi, Bilim Ulusal Akademisi ve Tıp Enstitüsü üyesidir. 1970 yılından beri Yale Üniversitesinde öğretim üyesi ve araştırmacı olarak çalışmakta olup Moleküler Biyofizik ve Biyokimyanın çok değerli profesörüdür. Aynı zamanda Howard Hughes Tıp Enstitüsünün araştırmacısıdır.

Moleküler genetik çalışmaya nasıl başladınız?

Kolejin üçüncü yılında, MIT'deki birlikte yapılan bir iş sırasında, ilk olarak DNA'nın yapısını öğrendim. DNA'nın lisede öğrenmiş olduğum kızıl saçlar, buruşuk tohumlu bezelyeler ve benzerleri ile birlikte tüm genetik için moleküler temel olabileceği fikri ile büyülendim. Ondan sonra, Almanya'da yurtdışı öğrencisi olarak moleküler biyoloji laboratuvarında çalıştım. Ama yine de tıpa gitmeye karar verdim.

Bir araştırma laboratuvarına başkanlık yapan bayan hiç görmediğimden dolayı Ph.D. programına başvurmadım; ve onu yapabileceğim aklıma yatmadı. Fakat, bazı bayan hekimlerin olduğunu biliyordum ve onun için tıpa başvurdum ve Harvard'a kabul edildim. Ancak, girmeden önceki yazın, Minnesota Üniversitesinde hücre biyologu olan Joe Gall'ın laboratuvarındaki çalışmayı sonlandırdım. İlk kez kendi projem olmuştu ve onu çok sevmiştim. 1 Ağustos'ta, hiçbir zaman laboratuvar başkanı olamayacağımın artık umurumda olmayacağına karar verdim; artık araştırma yapmak istiyordum. İyi ki, tıp fakültesinden Harvard'daki yüksek lisans programına geçişi başarabildim.

Jim Watson'ın yüksek lisans öğrencisi olarak öğrenciliğiniz nasıl sona erdi?

Tüm hücresel organellerin mitokondri gibi DNA'ya sahip olup olmadığıyla ilgili sorularla ilgilendim. İlk olarak bir hücre biyologu ve meşhur bir mikroskopistin yanında çalışmak için girişimde bulundum; o kendi laboratuvarının köşesinde biyokimya için bir benç ayırmıştı ve kendi laboratuvarının uygun olabileceğini kabul etti. Ancak daha sonra, bana beni fazla cesaretlendirmeyen bir görüş sundu ve dedi ki "fakat sen bayansın. Evlenip çocuk sahibi olduğun zaman ne yapacaksın?" Onun ofisinden dışarıya çıkmadan önce gözyaşlarımı zar zor tuttum. Daha sonra, tez danışmanı olarak ikinci tercihim olan Jim Watson'un yanına gittim. Onun kursunda çok iyiydim ve o beni laboratuvarına kabul etti. Böylece onun bayan olan ilk yüksek lisans öğrencisi oldum, aylar sonrasına kadar hiçbir şey keşfetmedim.

Watson'ın laboratuvarında olmak nasıldı?

O zaman, yani 1964'de Watson'ın laboratuvarı çok heyecan verici bir yerdi. DNA'daki genlerin komplementar RNA'ya transkripsiyonu yapıldığı (transkripsiyon denen işlem) ve messenger RNA denen RNA'nın (mRNA) ribozomlar tarafından proteine tercüme edildiği (translasyon) bilinmekteydi. Bazı virüslerin kendi genomlarında DNA yerine RNA'ya sahip olduklarının bilinmesine karşın, mRNA'nın yanı sıra bilinen diğer hücresel RNA çeşitleri sadece transfer RNA (tRNA) ve ribozomal RNA (rRNA) idi. Fakat yüksek lisans yapmaya başladığım zaman, henüz genetik kodu- yani mRNA'daki nükleotid dizilerinin proteindeki amino asit dizilerine nasıl karşılık geldiği- ya da transkripsiyonun ve translasyonun nasıl gerçekleştiği konusunda pek fazla şey bilmiyorduk.

Jim, bilimsel toplantılara gideceğinde ve geri döndüğü zaman, herkes salonda onun etrafında toplanır ve yeni olan şeyleri araştırırdı. Bizzat katılmış olduğum uluslar arası biyokimya kongresinde genetik kodun çözümlenmiş olduğunu duyduğumuz zamanki heyecanı hayal edin! Ya da laboratuvarımızda çalışan birinin, protein sentezinin başlamasında işlev gören özel bir tRNA çeşidini keşfettiğini. Olaylar, çok çok hızlı oluyordu! Ortamda şiddetli bir rekabet vardı fakat bu, paradoksal olarak meslektaşlar arasındaydı- transkripsiyon ve translasyonun mekanizması üzerinde çalışan ve hepsi birbiriyle temas halinde olan üç ya da dört laboratuvar vardı.

Yüksek lisans öğrencisiyken araştırma konunuz neydi?

Ben, *E. coli* bakterisini enfekte eden R17 denen ve henüz yeni keşfedilmiş olan bir virüs üzerinde çalıştım. Diğer basit virüsler gibi R17 de protein kılıfının içerisinde az miktarda nükleik aside sahipti. O çağ boyunca, moleküler biyologlar, gerçekte basit olan şeyler üzerinde çalışılmadıkça yaşamın moleküler temelini asla anlayamayacağımıza şiddetle inanıyordu. Böylece sadece üç tane gene sahip olan virüs (daha sonra dört gen olduğu bulundu), çalışmak için mükemmel şeydi.

R17'nin nükleik asidi, yani genomu, RNA'dır. Bu RNA, bakteri hücreleri içerisine girdiğinde yaklaşık bir saat sonra virüsün 10.000 kopyası meydana gelir. Onun için, bu hücrelerin içerisinde pek çok şey oluyor. A-protein denen virüs proteinini çalıştım. Tezimde A-proteinini tanımladım ve onun geninde eğer mutasyonlar olursa ne olduğunu araştırdım: Siz elektron mikroskobunda normal görünen virüs partiküllerine sahipsiniz fakat bakteriyi enfekte edemezler. Buradan, virüsün hücreye tutunması için A-proteinine ihtiyacı olduğu sonucuna vardım.

Yüksek lisansı tamamladıktan sonra ne yaptınız?

Ondan sonra evlendim; kocam, Cambridge Üniversitesinde Medical Research Council (MRC) da doktora sonrası çalışma yapmamı ayarladı; burası yapısal ve moleküler biyoloji çalışmaları için herkesin gitmek istediği bir yerdi. Jim Watson, Francis Crick'e yazarak benim için bir yer bulmasını istedi; fakat ben Cambridge'e vardığımda Francis benim kütüphane çalışması yapmamı önerdi. Bununla birlikte sonunda, laboratuvar projesi için bençte küçük bir alan buldum.

Fred Sanger'in laboratuvarı yakındı ve o RNA'nın sekansının çıkarılması için kendi yöntemi üzerinde çalışıyordu. Fred'in laboratuvarındaki insanlar arasında birçok alış veriş vardı; ve onlar, R17'nin genomunun sekansıyla çok ilgilendiler. Çünkü bu genom çok küçük olduğundan, üzerinde çalışmak için gerçektende iyi bir moleküldü. İşlev gören ribozoma bağlı mRNA'nın gerilmiş olan belirli bir kısmının nasıl izole edileceğine ilişkin bir yöntemi tanımlayan bir makale daha önce yayınlanmıştı: Siz mRNA-ribozom kompleksini korunmasız olan RNA'yı yıkan bir enzim olan ribonükleaz ile muamele ederseniz ribozoma bağlı olduğu için korunan yaklaşık 30 nükleo-

tid uzunluktaki mRNA'lar dışında kalan mRNA kısımları yıkılır. Üstlendiğim proje, R17 RNA'ya bağlanan (normal virüs enfeksiyonunda mRNA olarak işlev görür) ribozomlar yapmaktı; bu koşullar altında onlar protein sentezini başlatacak fakat protein zinciri uzamayacaktı ve ondan sonrada ribozoma-bağlı RNA segmentleri elde edilecekti. Ondan sonra, translasyonun başladığı yerdeki bu RNA kısımlarının sekansını belirleyecektim. Diğer insanlar, bu projeyi düşündü ve reddetti. Onların hepsi doktora sonrası çalışma yapan erkek bireylerdi çocukları ve eşleri vardı ve iki yıl içinde daimi statülü işler için görüşme yapmalarının gerektiğini bilmekteydiler; ve bu projenin çabuk başarı şansı küçüktü. Başka birinin laboratuvarında araştırma pozisyonundan daha yüksek konumda çalışamayacağımı düşündüğümden riskli projeyi üstlenme konusunda kendimi özgür hissetim. (Böylece, kadın olmak benim ilkin bilimsel kariyerimin iki en önemli kararımı belirledi: Watson'un laboratuvarında çalışmayı sonlandırmak ve Cambridge'deki projemi seçmek.)

Başlangıçta, o zamanlar üç tane olduğu bilinen R17 genlerinin RNA nükleotid sekanslarını belirledim. Bu sekanslar, mRNA'da "başlama kodonu" (tercüme edilen ilk nükleotid üçlüsü) olarak bilinen AUG içeriyordu. Ve AUG'yi takip eden sekanslar, genetik koda göre protein sekansları konusunda bilinen şeylere uymaktaydı. Biz aynı zamanda virüs genomundaki genler arasında boşluklar olduğunu belirledik. Ve virüs RNA'sının bazen ikincil yapısına katlandığını ve bu durumun kaç tane ribozomun belirli bir başlama yerinde bulunacağını düzenlemede önemli olduğunu belirledik. Cambridge'deki bu çalışma- ve Birleşik Devletlerde bayanlar için daha iyi akademik fırsatlar- Yale Üniversitesinde öğretim üyeliği konumuma yol açtı.

Yale Üniversitesine gittiğinizde ilk büyük keşfiniz neydi?

Ribozomların, bağlanıp translasyonu başlattığı mRNA üzerindeki bölgelere nasıl yerleştiklerini araştırdım. Cambridge Üniversitesinde, ribozomların R17 RNA'ya bağlandıkları yerlerdeki 30-nükleotidlik üç sekansı çalışmıştım; fakat ribozomların virüsün 3500 nükleotidinden bu sekansları üzerine nasıl odaklandığı henüz açık değildi. Bir fikir, pürince zengin gerilmiş mRNA parçasının, translasyonun gerçektende başlayacağı yerin hemen yukarısında, bakterilerin küçük ribozomal alt birimindeki rRNA molekülünün 3' ucu ile baz-çifti oluşturmasıdır. Böylece, bu hipotezi test etmeye giriştim. Bir süre sonra, "16S" rRNA molekülünün ucu ve ribozomlara bağlanan mRNA bölgeleri arasında gerçektende fiziksel etkileşim olduğuna ilişkin doğrudan kanıtlar elde ettim. Böylece, tRNA ve mRNA arasındaki RNA-RNA baz eşleşmeleri ile birlikte bu RNA-RNA baz eşleşmesi, polipeptid oluşumunun başlamasının temelidir.

Siz daha sonra ökaryotik mRNA'ya döndünüz. Bakterilerle karşılaştırdığınızda ökaryotik hücrelerdeki mRNA üretimi bakımından ne gibi farklılıklar vardır?

Temel farklılık, insanlar ve diğer ökaryotların genlerinde tercüme edilmeyen yani kesintiye uğrayan nükleik asit bölgelerinin olmasından gelmektedir. *İntron* denen bu kesintiler, tercüme edilmeden önce RNA transkriptinden kaldırılması gerekir. Fakat bu konuyla ilgilendiğimde bunu bilmiyorduk. O dönemde, bildiğimiz bütün şey, ökaryotik genlerden transkripsiyonla elde edilen RNA'nın sadece %5-10'nunun mRNA olarak çekirdekten dışarıya çıktığıydı. Bu durum benim ilgimi çekti ve bunu çalışmak için çalışmamı prokaryotlardan ökaryotlara çevirmeye karar verdim. Daha sonra, intronlar keşfedildiği zaman RNA'nın kaybına ilişkin neden açığa kavuştu- ancak ekstra RNA nasıl kaldırıldı. mRNA yapmak için, bir şekilde intronlar dikkatlice ortadan kaldırılması ve kodlamayı yapan parçaların tekrardan birleştirilmesi gerekir- bu işleme RNA splaysı denir.

"Öğrenciyken RNA üzerinde çalışmaya başladım ve o benim favori molekülüm olmaya devam etmektedir!"

RNA splaysı hakkında o zamandan beri neler öğrendiniz?

En önemli moleküler oyuncular, RNA intronlarının uçlarındaki sekanslar ile baz çiftleri oluşturan küçük RNA molekülleridir. Bu baz eşleşmeleri, snRNPler ("snurp" diye telafuz edilir) ve diğer proteinler gibi RNA-protein alt birimlerinden yapılmış *spliceosom* denen ribozom büyüklüğünde makinelerin oluşmasını başlatır. Spliceosom, intronları kaldırır ve protein kodlayan parçaları tekrar birleştirir. Böylece, RNA-RNA baz çiftleşmesi, tüm splays işleminin temelidir; bu aynı zamanda translasyonun başlamasının da temelidir. Şimdi, proteinlerin destekleyici roller oynadığı ve spliceosomun katalizleyici elemanlarının RNAlar olduğuna ilişkin daha çok kanıt vardır.

Sizin araştırmanızın tıpla herhangi bir alakası var mıydı?

Bir oto ümmin hastalık olan lupusa sahip insanların spliceosomun RNA-protein alt birimleri olan snRNPlere karşı antikor ürettiklerini öğrendik. Bu keşif, birtakım oto ümmin hastalığın teşhis edilmesi için ve hatta henüz tedaviye girmemiş olmasına karşın bireysel hastaların hastalıklarının sonucu hakkındaki tahmini (prognozu) için faydalıydı. Bununla birlikte laboratuvarımda yapmış olduğumuz çalışma, çok temel çalışmaydı. Başka birilerinin bir şeyi nasıl uygulayacağını anlaması için bazı kişilerin temel şeyleri çözmesi lazım.

Şimdi RNA alanındaki çalışmalar nasıl devam ediyor?

Küçük RNA moleküllerinin, rRNA, tRNA ve snRNPlerdeki RNAlar gibi, kendileri protein kodlamayan birçok yeni sınıfı keşfedilmiştir. Tüm bu RNAlar, DNA'dan bilginin dışarıya çıkarılmasında ve hücrenin işlev gören proteinlerine sokulmasında önemlidir. Örneğin, mikro RNA denen ve belirli proteinlerle birlikte bulunan küçük RNAlar, translasyonun düzenlenmesinde önemlidir. Yine özgüllüğü belirleyen, RNA-RNA baz eşleşmesidir. Benim tüm kariyerim boyunca araştırmamın konusu, gen ekspressiyonu yolunda özgüllüğü sağlamak üzere RNAların diğer RNAlar ile nasıl etkileşime girdiğini araştırmak olmuştur. Proteinler önemli yardımcı roller oynarlar; fakat, temel olarak bir RNA başka bir RNA ile etkileşmektedir. Öğrenciyken RNA üzerinde çalışmaya başladım ve o benim favori molekülüm olmaya devam etmektedir! Yeterince öğrenmek için çok daha fazla ömre gereksinim vardır.

RNA hakkındaki keşifler, Dünyadaki yaşamın erken evreleri hakkında neyi ileri sürmektedir?

Biyologların çoğu, RNA'nın ilk ve en önemli genetik madde olduğunu düşünerek RNA'nın ilk hücrelere hem genom olarak hem de hücre işlevlerini yöneten genomdaki bilgi olarak hizmet ettiğini kabul eder. Hücreler, zamanla, RNA genomunu DNA ile ve diğer RNA moleküllerinin çoğunu proteinlerle değiştirmiştir. Fakat gen ekspressiyonunun çok ciddi süreçleri ve onun düzenlenmesi halen daha çeşitli RNAlara bağlıdır -ilk canlının ortaya çıkmasından 4 milyar yıl geçmesine karşın!



Joan Steitz (ortada), Lisa Urry (sağda) ve Jane Reece ile birlikte.

13

Mayoz ve Eşeyli Yaşam Döngüleri



▲ **Şekil 13.1 Aile içerisindeki benzerlikten sorumlu olan nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

13.1 Yavrular, kalıtılan kromozomlar sayesinde ebeveynlerden genler alırlar
13.2 Eşeyli yaşam döngülerinde, döllenme ve mayoz sırayla birbirini takip eder
13.3 Mayoz, kromozom takımı sayısını diploitten haploide indirger
13.4 Eşeyli yaşam döngülerinde üretilen genetik varyasyonlar, evrime katkı yapar

GENEL BAKIŞ

Bir Tema Üzerine Varyasyonlar

Doğum ilanı gönderen çoğu insan, bebeğin cinsiyetinden bahseder, ancak, hiçbir zaman yavrularının insan olduğunu belirtme ihtiyacı duymaz. Canlıların ayırt edici özelliklerinden biri, organizmaların kendi benzerlerini üretme yeteneklerinin olmasıdır — filler, küçük yavru filleri meydana getirir, ve meşe ağaçları, meşe ağacı fidanlarını üretir. Bu kurala ayrıcalık oluşturan şeyler sadece sansasyonel olup resimli gazetelerdeki çok fazla şüpheli hikayelerdir.

Diğer bir kural, genellikle yavruların, akraba olmayan bireylere göre, ebeveynlerine daha çok benzerlik gösterdiğinin kabul edilmesidir. Eğer **Şekil 13.1**'de gösterilmiş olan aile bireylerini — artist Sissy Spacek ve onun kocası Jack Fisk, kızları Madison ve Schuyler Fisk— inceleyecek olursanız aralarındaki benzer bazı özellikleri ortaya çıkartabilirsiniz. Özelliklerin bir kuşaktan bir sonraki kuşağa geçmesine kalıtım ya da **heredity** (Latince'den *heres*, mirasçı, vâris demek) adı verilir. Bununla birlikte erkek ve kız çocuklar, ebeveynlerinin ya da diğer kardeşlerinin özdeş kopyaları değildir. Kalıtıma dayalı benzerliklerinin yanında **varyasyon** da vardır. İstenilen özelliğe sahip bitki ve hayvanları ıslah eden çiftçiler, kalıtımın ve varyasyonun prensiplerini binlerce yıldır kullanmaktadır. Fakat, "akraba benzerliği" dediğimiz kalıtımsal benzerlik ve varyasyona yol açan biyolojik mekanizma nedir? Bu soruya verilecek yanıt, 20.yüzyılda genetikteki ilerlemelere kadar biyologların aklına gelmemiştir.

Genetik, kalıtım ve kalıtsal varyasyonların bilimsel olarak çalışılmasıdır. Bu bölümde organizmadan hücreye ve hücreden moleküle kadar olmak üzere genetik hakkında birçok düzeyde bilgi edineceksiniz. Uygulanabilirlik bakımından, modern genetiğin tıp ve ziraatta devrim yapmaya nasıl devam ettiğini öğreneceksiniz. Ve nihayet, genetik materyal olan DNA üzerinde işlem yapma yeteneğimizin doğurduğu bazı sosyal ve etik soruları düşüneceksiniz. Bu bölümün sonunda geriye çekilip tüm genomu, yani bir organizmanın sahip olduğu tüm DNA'yı, düşüneceksiniz. İnsan dahil, birçok türün genom sekanslarının analizi ve hızla elde edilmesi, bizi moleküler düzeyde evrim hakkında —diğer bir deyimle genomun evrimi hakkında— oldukça fazla bilgilendirmiştir. Gerçektende genetik yöntemler ve keşifler, hücre biyolojisinden fizyolojiye, gelişim biyolojisine, davranışa hatta ekolojiye kadar biyolojinin tüm alanlarındaki ilerlemeyi katalizlemektedir. Mayoz (hücre bölünmesinin özel bir tipi) ve döllenme (sperm ve yumurtanın birleşmesi), eşeyli yaşam döngüsü sırasında türün kromozom sayısını korumaktadır. Mayozun hücresel mekaniğini tanımlayacağız ve bu olayın mitozdan farklı yönlerini açıklayacağız. Son olarak hem mayozun hem de döllenmenin, Şekil 13.1'deki ailede belirgin olarak görülen varyasyonlar gibi genetik değişikliklere nasıl katkı yaptığını düşüneceğiz.

KAVRAM 13.1

Yavrular, kalıtılan kromozomlar sayesinde ebeveynlerden genler alırlar

Aile dostları size, annenizin çillerine ya da babanızın gözlerine sahip olduğunuzu söyleyebilir. Elbette ki, ebeveynler, çocuklarına çillerini, gözlerini, saçlarını ya da diğer başka özelliklerini vermezler. O zaman, gerçekte ne kalıtılır?

Genlerin Kalıtımı

Ebeveynler, kendi yavrularına **gen** adı verilen kalıtım birimleri şeklindeki kodlanmış bilgileri verirler. Ana ve babalarımızdan kalıtım yoluyla aldığımız genler, bizi genetik olarak ebeveynlerimize bağlar. Paylaşılan göz rengi ve çiller gibi aile bireyleri arasındaki benzerliklerden genler sorumludur. Genlerimiz, döllenmiş yumurtalardan ergin bireye gelişim sürecimizde ortaya çıkan özgül özellikleri programlar.

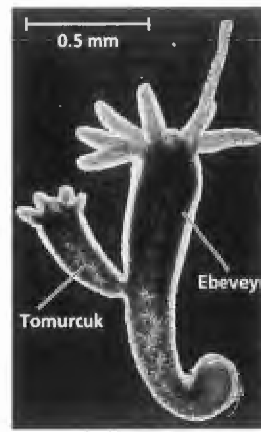
Genetik program, DNA dilinde yazılmıştır; Bölüm 1 ve 5'de öğrendiğiniz gibi DNA, dört farklı nükleotidin meydana getirdiği bir polimerdir. Basılı bilgilerin, harflerin anlamlı olarak dizilmiş şekliyle aktarılmasında olduğu gibi, kalıtılan bilgi de her bir genin kendine özgü nükleotid dizilimi şeklinde aktarılır. Her iki olayda da dil semboliktir. Beyninizin *elma* kelimesini, zihinsel görüntüye dönüştürmesinde olduğu gibi hücreler, genleri çillere ve diğer özelliklere tercüme eder. Çoğu gen, hücreyi özgün enzimler ve diğer proteinleri sentezlemesi için programlar; bu proteinlerin topluca etkisi, bir organizmanın kalıtılan özelliklerini meydana getirir. Bu özelliklerin DNA şeklinde programlanması, biyolojinin birleştirici konularından birisidir.

Kalıtsal özelliklerin aktarılması, DNA'nın tamı tamına eşlenmesinde moleküler bir temele sahiptir; DNA, ebeveynlerden yavrulara geçirilebilen genlerin kopyalarını meydana getirir. Hayvanlarda ve bitkilerde, **gamet** denen üreme hücreleri, bir kuşaktan bir sonraki kuşağa genleri aktaran araçlardır. Döllenme olayında erkek ve dişi gametler (sperm ve yumurta) birleşir; böylece her iki ebeveynden gelen genler yavrulara aktarılır.

Mitokondrilerde ve kloroplastlarda bulunan çok az miktardaki DNA'yı saymayacak olursak, bir ökaryotik hücrenin DNA'sı çekirdek içerisinde paketlenmiştir. Her tür kendine özgü kromozom sayısına sahiptir. Örneğin, insanlar, **vücut hücrelerinde** —yani gametler ve onların öncülleri hariç tüm vücut hücrelerinde— 46 kromozoma sahiptir. Her kromozom, muntazam bir şekilde kıvrılarak değişik proteinlerle yakından bağlantı kuran, uzun tek bir DNA molekülünden oluşmuştur. Bir kromozom, yüzlerce ya da binlerce gen içerir; bu genlerin her biri, DNA molekülü içerisindeki özgül nükleotid dizisidir. Bir genin bir kromozomun uzunluğu boyunca özgül olarak yerleştiği yere, genin **lokusu** (çoğulu *loci*; Latince'de "yer" demek) denir. Bizim kalıtsal özelliklerimiz, ebeveynlerimizden kalıtılan kromozomların belirli kısımlarını oluşturan genlerden meydana gelmektedir.

Eşeysiz ve Eşeyli Üremenin Karşılaştırılması

Sadece eşeysiz olarak üreyen organizmalar, kendilerinin tam genetik kopyası olan yavrulara sahiptirler. **Eşeysiz üremede**, yegane ebeveyn sadece tek bir bireydir ve bu birey mevcut genlerinin tümünün kopyalarını, gamet birleşmesi olmaksızın, yavrusuna aktarır. Örneğin bir hücreli olan ökaryotik canlılar, mitoz hücre bölünmesi yoluyla eşeysiz olarak çoğalabilirler; mitoz bölünmede, DNA kopyalanır ve iki kardeş hücreye eşit olarak paylaştırılır. Bu yavru döllerin genomları, ebeveyn genomunun gerçektende tam kopyalarıdır. Bazı çok hücreli organizmalar da eşeysiz olarak çoğalma yeteneğine sahiptir (**Şekil 13.2**). Çünkü, yavruların hücreleri, ebeveynde gerçekleşen mitoz bölünmeyle meydana getirilmiştir; "babasının oğlu" ekseriyetle genetik olarak kendi ebeveyniyle özdeştir. Eşeysiz olarak çoğalan bir birey, genetik olarak birbirinin aynısı olan bireylerin oluşturduğu bir grup olan **klonu** meydana getirir. Eşeysiz üreyen canlılarda mutasyon adı verilen ve DNA'da oransal olarak nadiren meydana gelen değişikliklere uygun olarak, zaman zaman kalıtsal farklılıklar ortaya çıkar. Mutasyonları, Bölümde 17'de tartışacağız.





(a) Hidra (b) Sekoya

▲ **Şekil 13.2 Çok hücreli iki canlıda eşeysiz üreme. (a)** Bu nispeten basit, çok hücreli hayvan tomurcuklanmayla çoğalır. Mitozla bölünen hücrelerin bölgesel olarak meydana getirdikleri bir kütle olan tomurcuk, ana bireyden ayrılacak olan küçük bir hidraya gelişir (IM). **(b)** Burada görülen ağaçların hepsi tek bir ana bitkiden eşeysiz olarak türemiştir; ana bitkinin kütüğü görüntünün ortasında yer almaktadır.

Eşeyli üremede ebeveynlerin meydana getirdiği yavrular, bu iki ebeveynden kalıtılan genlerin eşsiz kombinasyonlarına sahiptirler. Bir klonun aksine, eşeyli üreme ile meydana gelen yavrular, hem kardeşlerinden hem de ebeveynlerinden kalıtsal olarak farklılıklara sahiptir: Onlar aile içerisindeki genel anlamdaki benzerlik üzerinde varyasyonlara sahiptirler; tam kopya değildirler. Şekil 13.1'de gösterildiği gibi, kalıtsal varyasyonlar, eşeyli üremenin önemli bir sonucudur. Bu genetik varyasyonları, hangi mekanizmalar doğurmaktadır? Bunun anahtarı, eşeyli yaşam döngüsü boyunca kromozomların sergilediği davranıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 13.1

1. Ebeveyn özelliklerinin (saç rengi gibi), onların yavrularında görülmesinin nedenini açıklayınız.
2. Eşeysiz üreyen organizmalar, nasıl oluyor da hem birbirleriyle hem de ebeveynleriyle genetik olarak özdeş yavrular üretebiliyorlar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir bahçıvan, istenilen özellikleri bir arada bulunduran bir orkide yetiştirmeye çalışıyor. Birçok yıl uğraşın ardından, nihayet amacına ulaşıyor. Bu bitki gibi çok sayıda bitki üretmek için, sizce bu bahçıvan bu bitkiyi diğer bitkilerle çaprazlamalı mı yoksa klonlamalı mıdır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **13.2**

Eşeyli yaşam döngülerinde, döllenme ve mayoz sırasıyla birbirini takip eder

Yaşam döngüsü, bir organizmanın üreme sürecinde yer alan, hamile kalmadan başlayarak kendi döllerinin meydana gelmesine kadar, kuşaklar boyunca birbirini izleyen evrelerin sırasıdır. Bu bölümde, insanı örnek olarak kullanıp eşeyli yaşam döngüleri boyunca kromozomların davranışını izleyeceğiz. Biz, insanın vücut hücrelerinde ve gametlerindeki kromozom sayısını göz önüne alarak işe başlayacağız. Daha sonra, kromozomların davranışının insanın yaşam döngüsü ile ve eşeyli yaşam döngülerinin diğer tipleriyle nasıl ilişkili olduğunu keşfedeceğiz.

İnsan Hücrelerindeki Kromozom Takımları

İnsanda her bir somatik hücre, 46 kromozoma sahiptir. Mitoz sırasında kromozomlar, ışık mikroskobu altında görülebilecek kadar yoğunlaşmıştır. Bu noktada kromozomlar, büyüklükleri, sentromerlerinin konumları ve belirli boyalar tarafından yaratılan renkli bant desenleri sayesinde birbirlerinden ayırt edilebilirler.

Tek bir hücreden gelen 46 insan kromozomunun mikrografının dikkatli incelenmesi, 23 tip kromozomun her birisinden iki tane bulunduğunu ortaya koyar. Kromozomlar, en uzun olanlardan başlayarak görüntülerine göre çiftler halinde dizildiğinde bu durum daha belirgin olarak açığa çıkar. Kromozomların bu şekilde sergilenmesi, **karyotip** olarak adlandırılır (**Şekil 13.3**). Çift oluşturan bu iki kromozom ayni uzunluğa, ayni sentromer konumuna ve boyanma desenine sahiptir: Bunlara **homolog kromozomlar** ya da homologlar denir. Her bir çifti oluşturan iki kromozom, aynı kalıtsal özellikleri kontrol eden genleri taşır. Örneğin, eğer göz renginden sorumlu olan bir gen, belirli bir kromozomun üzerinde belirli bir lokusa yerleşmişse; bu kromozomun homologu da buna karşılık gelen lokusta göz rengi için özelleşmiş aynı genin bir alleline sahip olacaktır.

X ve Y olarak anılan iki ayrı kromozom, insanın vücut hücrelerindeki, homolog kromozomlar kuralına karşı, önemli bir istisnadır. Bayanlar, bir çift homolog X kromozomuna (XX) sahiptir; fakat, erkekler bir X ve bir Y kromozomuna (XY) sahiptir. X ve Y'nin sadece küçük bir parçası homologdur. X kromozomu üzerinde taşınan genlerin çoğunun, oldukça küçük olan Y kromozomu üzerinde karşılığı yoktur ve Y kromozomu, X kromozomu üzerinde olmayan genlere sahiptir. Bu kromozomlar, bir bireyin cinsiyetini belirlediklerinden, X ve Y kromozomlarına **eşey kromozomları** adı verilir. Diğer kromozomlara **otozomlar** denir.

İnsanın her bir vücut hücresinde kromozomların homolog çiftler halinde bulunması, bizim eşeyli ürememizin bir sonucudur. Her bir ebeveynden kalıtım yoluyla her homolog kromozom çiftindeki bir kromozomu alırız. Böylece, vücut hücrelerimizdeki 46 kromozom, gerçekten 23 kromozomlu iki takım şeklindedir – bir anneye ait takım (annemizden aldığımız) ve bir babaya ait (babamızdan aldığımız). Tek bir ta-

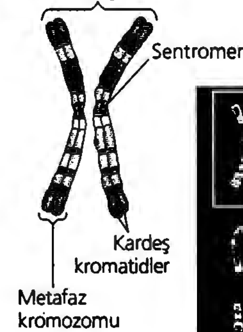
▼ **Şekil 13.3** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

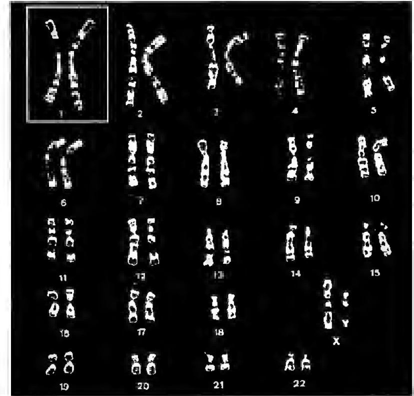
Karyotip Hazırlama

UYGULAMA Karyotip, yoğunlaşmış hale gelmiş kromozomların çiftler halinde dizilerek gösterilmesidir. Karyotip hazırlama, Down sendromu gibi doğuştan gelen bazı bozukluklarla birlikte bulunan anormal kromozom sayılarını saptamak ya da kusurlu kromozomları taramak için kullanılabilir.



TEKNİK Karyotipler, izole edilen vücut hücrelerinden hazırlanır; bu hücreler, mitoz geçirmesi için ilaçla uyarılır ve daha sonra birkaç gün kültürde yetiştirilir. Kromozomların çok fazla yoğunlaşmış olduğu metafaz evresinde hücrelerin gelişimleri durdurulur ve boyanır; daha sonra, dijital kamera ile donatılmış bir mikroskop altında izlenir. Kromozomların fotoğrafı, bilgisayarın monitörüne yansır; ve kromozomların bu görüntüleri esas alınarak kromozomlar çiftler halinde sıralanırlar.





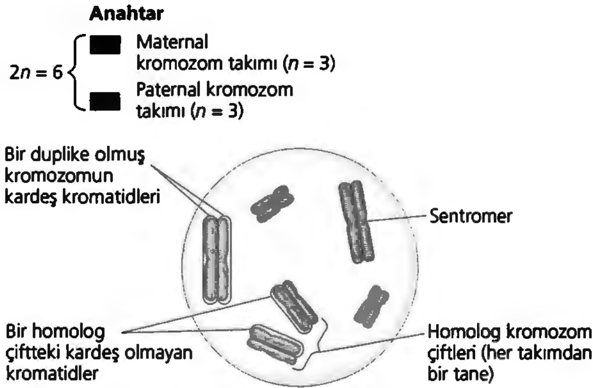
SONUÇLAR Bu karyotip, normal bir erkek bireyin kromozomlarını göstermektedir. Kromozom büyüklüğü, sentromer konumu, boyanmış bantların deseni, belirli bir kromozomu teşhis etmeye yardım eder. Karyotipte ayırt etmek güç omasına rağmen, her metafaz kromozomu, birbirine sıkıca bağlanmış kardeş iki kromatidden meydana gelmiştir (duplike olmuş homolog kromozomun diyagramına bakınız).

kımdaki kromozom sayısı, *n* ile gösterilir. İki kromozom takımına sahip herhangi bir hücreye **diploid hücre** adı verilir; ve diploid hücredeki kromozom sayısı kısaltılarak *2n* şeklinde gösterilir. İnsan için vücut hücrelerinde diploid kromozom sayısı 46'dır ($2n = 46$). Hücrede DNA sentezi gerçekleştiğinde, tüm kromozomlar kendilerini eşlerler; bu nedenle her biri, birbirinin aynı olan iki tane kardeş kromatidten oluşur. Kardeş kromatidler, kolları boyunca ve sentromerde birbiriyle yakından ilişki kurmuştur. Bir diploid hücrede kendini eşlemiş kromozomları tanımlamak için kullanmış olduğumuz terimleri açıklamaya **Şekil 13.4** yardım etmektedir. Homolog kromozomlar, kardeş kromatidler, kardeş olmayan kromatidler ve kromozom takımları arasındaki farklılıkları anlamak için bu şekli dikkatlice inceleyiniz.

Vücut hücrelerinin aksine, gametler sadece tek bir takım kromozoma sahiptir. Böyle hücrelere **haploid hücreler** denir; ve her biri haploid sayıda (*n*) kromozoma sahiptir. İnsan için haploid sayı, 23'dür ($n = 23$). Kromozom takımı, 22 otozom ve bir eşey kromozomu olmak üzere toplam 23 kromozomdan oluşmuştur. Döllenmemiş yumurta bir X kromozomu içerir; fakat sperm, ya X ya da Y kromozomu içerebilir.

Eşeyli olarak üreyen her bir türün kendine özgü diploid ve haploid kromozom sayısına sahip olduğuna dikkat ediniz. Örneğin meyve sineğinde, *Drosophila melanogastert*'de, diploid sayısı (*2n*) 8, haploid sayı (*n*) 4'dür; köpekte ise diploid sayı 78, haploid sayı 39'dur.

Artık, kromozomların diploid ve haploid sayı kavramlarını öğrenmiş bulunmaktasınız; şimdieşeyli yaşam döngüsü boyunca kromozomların davranışını düşünelim. Örnek olarak insan yaşam döngüsünü kullanacağız.



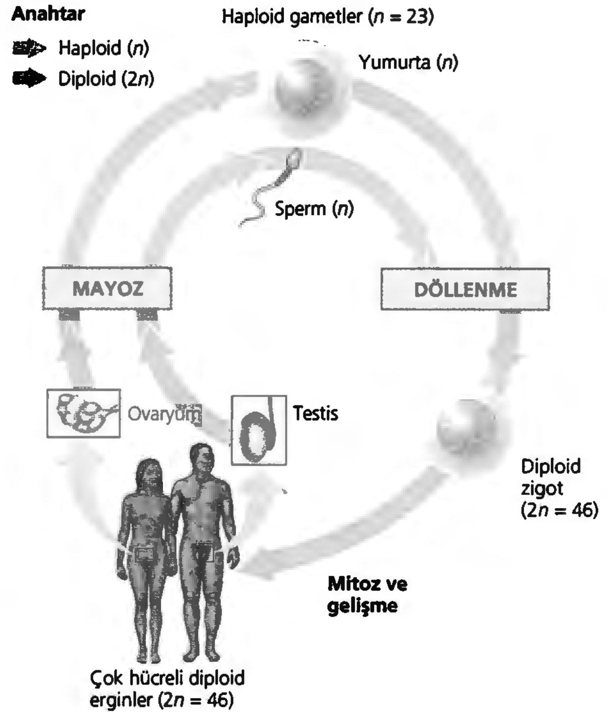
▲ **Şekil 13.4 Kromozomları tanımlama.** Burada, diploid kromozom sayısı 6 ($2n=6$) olan bir canlıdan alınan bir hücredeki kromozomlar, duplikasyon ve yoğunlaşma geçirdikten sonra resmedilmiştir. Altı duplike kromozomun her biri, uzunlukları boyunca birbirleriyle yakın temasta olan iki kardeş kromatidten oluşmuştur. Her homolog çift, maternal takımdan bir kromozom (kırmızı) ve paternal takımdan bir kromozom (mavi) olmak üzere iki kromozomdan meydana gelmiştir. Her kromozom takımı, bu örnekte üç kromozomdan oluşmuştur. Kardeş olmayan kromatidler, bir çift homolog kromozomdaki birbirine kardeş olmayan herhangi iki kromatiddir- başka bir değimle, bir maternal ve bir paternal kromatiddir.

? *Bu hücrenin haploid kromozom sayısı kaçtır? Kromozom "takımı" haploid mi yoksa diploid midir?*

İnsan Yaşam Döngüsünde Kromozom Takımlarının Davranışı

İnsan yaşam döngüsü, babadan gelen haploid spermin anneden gelen haploid yumurta ile kaynaşmasıyla başlar. Gametlerin çekirdeklerinin kaynaşmasıyla sonuçlanan bu birleşme, **döllenme** olarak isimlendirilir. Meydana gelen döllenmiş yumurta ya da **zigot**, ana ve baba soy hatlarını temsil eden genleri taşıyan iki haploid kromozom takımına sahiptir. İnsan, bir zigottan eşeysel bakımdan olgun ergin bir bireye gelişirken, zigotun mitozu ve ondan türeyen hücreler, vücudun tüm somatik hücrelerini meydana getirir. Zigottaki her iki kromozom takımı ve onların taşıdığı genlerin tümü, somatik hücrelere tamı tamına aktarılır.

İnsan vücudunda mitoz yoluyla üretilmemiş yegane hücreler, gametlerdir. Gametler, gonatlarda *germ hücreleri* adı verilen özelleşmiş hücrelerden gelişir-bayanlarda yumurtalıklarda ve erkeklerde testislerde (**Şekil 13.5**). Eğer insan gametleri mitozla meydana getirilseydi ne olacağını bir düşünün: Gametler, vücut hücreleri gibi diploid olacaktı. Bir sonraki döllenme evresinde iki gamet kaynaştığı zaman, 46 olan normal kromozom sayısı ikiye katlanarak 92 olacaktı ve birbirini izleyen her bir kuşakta kromozom sayısı tekrar iki kat



▲ **Şekil 13.5 İnsan yaşam döngüsü.** Her kuşakta, kromozom takımı sayısı döllenmede iki katına çıkar; fakat, mayozda yarıya indirgenir. İnsan için haploid kromozom sayısı 23 olup bir takım oluşturur ($n=23$); diploid zigotta ve ondan türeyen vücut hücrelerindeki kromozom sayısı, 46'dır; bunlar iki kromozom takımı oluşturur ($2n= 46$).

Bu şekilde sunulan renk kodları, bu kitaptaki diğer yaşam döngüleri için de kullanılacaktır. Su rengi oklar, yaşam döngüsünün haploid evrelerini, kahverengi oklar diploid evrelerini belirtmektedir.

artacaktı. Fakat bu olmaz; çünkü eşeyli üreyen organizmalardaki gamet oluşumu, **mayoz** adı verilen hücre bölünme tipinin olmasını gerektirir. Hücre bölünmesinin bu tipi, gametlerdeki kromozom takımı sayısını ikiden bire indirgeyerek döllenme olayında ortaya çıkacak iki kat artma olayına karşı koymaktadır. Hayvanlarda mayoz, sadece, yumurtalıklarda ve testislerde yer alan germ hücrelerinde gerçekleşir. Mayozun sonucu olarak insanın her sperm ve yumurta hücresi, haploidtir ($n = 23$). Döllenme olayı, iki haploid kromozom takımını birleştirmek suretiyle diploid durumu yeniden oluşturur; ve insan yaşam döngüsü, kuşaklar boyunca tekrarlanır (bakınız Şekil 13.5). Bölüm 46'da sperm ve yumurta üretimi hakkında daha fazla bilgi verilmiştir.

Genel hatlarıyla, insan yaşam döngüsündeki basamaklar, eşeyli üreyen birçok hayvan için tipiktir. Gerçektende döllenme ve mayoz, hayvanlarda olduğu kadar bitkilerde, mantarlarda ve birhücrelilerde eşeyli üremenin en çarpıcı olaylarıdır. Eşeyli yaşam döngülerinde döllenme ve mayoz, birbirini takip ederek, her türdeki kromozom sayısının kuşaktan kuşağa değişmeden sabit kalmasını sağlar.

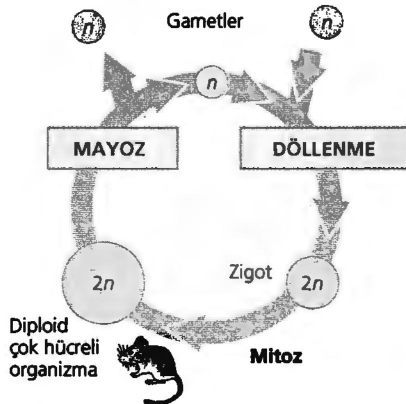
Eşeyli Yaşam Döngüsü Çeşitleri

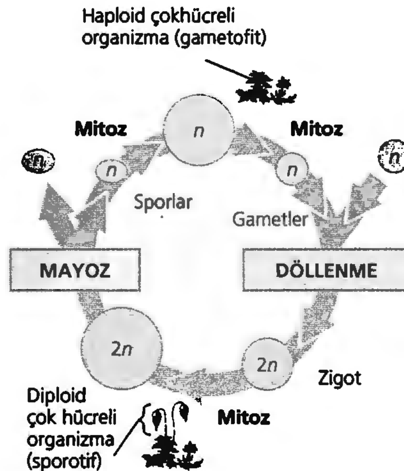
Mayoz ve döllenmenin birbirini izlemesi, eşeyli üreyen tüm organizmalar için ortak bir özellik olmasına karşın, yaşam döngüsünde bu iki olayın zamanlanması, türlere bağlı olarak değişiklik gösterir. Bu varyasyonlar, üç temel yaşam döngüsü tipi şeklinde gruplandırılabilir. İnsanda ve diğer çoğu hayvanda görülen yaşam döngüsü tipinde, mayoz, gametlerin üretilmesi sırasında germ hücrelerinde gerçekleşir; döllenme olayına kadar gametler hiç bir hücre bölünmesi geçirmez. Döllenmenin ardından diploid olan zigot, mitozla bölünerek diploid olan çok hücreli organizma meydana getirir (**Şekil 13.6a**).

Bitkiler ve bazı alg türleri, **döl almaşı** adı verilen ikinci tip yaşam döngüsünü sergiler. Bu tip yaşam döngüsünde hem diploid hem de haploid evreler çok hücrelidir. Çok hücreli diploid evreye *sporofit* adı verilir. Sporofitte gerçekleşen mayoz sayesinde, *spor* adı verilen haploid hücreler üretilir. Gametin aksine haploid spor, başka bir hücre ile kaynaşmaz; fakat, mitoz geçirmek suretiyle *gametofit* denen çok hücreli evreyi meydana getirir. Gametofitin hücreleri, mitoz bölünmeyle gametleri meydana getirir. Döllenmede iki haploid gametin kaynaşmasıyla diploid zigot oluşur; bu zigot, bir sonraki sporofit döle gelişir. Onun için, bu tip yaşam döngüsünde sporofit döl, kendi yavrusu olarak gametofit dölü üretir; gametofit döl ise sonraki sporofit dölü verir (**Şekil 13.6b**). Açıkçası, *döl almaşı* terimi, bu yaşam döngüsü tipi için çok uygun düşmektedir.

Yaşam döngüsünün üçüncü tipi, çoğu mantarda, bazı alglerin yer aldığı bazı birhücrelilerde görülür. Gametler birleşip diploid zigot oluşturduktan sonra çok hücreli diploid yavru gelişmeden mayoz olur. Bu mayoz bölünme sonunda gametler meydana gelmez; fakat, meydana gelen haploid hücreler daha sonra mitozla bölünerek kendisinden türeyen birhücreli organizmaları ya da çok hücreli haploid ergin organizmaları meydana getirir. Bunun ardından haploid organizma, mitoz bölünme geçirerek gametlere gelişen hücreleri üretir. Bu türlerde bulunan yegane diploid evre, bir hücreli zigottur (**Şekil 13.6c**).

Burada, yaşam döngüsünün tipine bağlı olarak, ya haploid ya da diploid hücrelerin mitozla bölünebildiğine dik-







(a) Hayvanlar **(b) Bitkiler ve bazı algler** **(c) Çoğu mantar ve bazı prositstler**

▲ **Şekil 13.6 Eşeyli yaşam döngülerinin üç tipi.** Bu üç yaşam döngüsünün hepsinin ortak özelliği, yavrular arasında gözlenen genetik varyasyona katkı yapan mayoz ve döllenme olaylarının birbirini sırayla izlemesidir. Bu döngüler, bu iki anahtar olayın zamanlanmasında farklılık göstermektedir.

kat ediniz. Fakat, sadece diploid hücreler mayoz bölünme geçirebilir; çünkü haploid hücreler tek bir kromozom takımına sahip olduğundan artık kromozomlar yarıya indirgenemez. Eşeyli yaşam döngüsünün üç ayrı tipi, mayoz bölünme ve döllenme olaylarının zamanlanmasına göre farklılık göstermesine karşın, hepsi önemli bir sonucu paylaşır: yavrular arasındaki genetik varyasyonun olmasını. Mayoz bölünme olayına daha yakından bakmak, bu varyasyonun kaynaklarını ortaya çıkaracaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 13.2

1. **BAĞLANTI KUR** Şekil 13.4'de kaç tane DNA molekülü (ikili sarmal) mevcuttur (bakınız Şekil 12.5) ?
2. Eşeyli üreyen organizmaların yaşam döngüsünde mayoz ve döllenme olayının sıralı değişimi, her bir tür için gerekli normal kromozom sayısını nasıl korumaktadır?
3. Bezelye bitkisinin her spermi yedi kromozom içerir. Bu türün haploid ve diploid kromozom sayısı kaçtır?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bazı ökaryotlar, birhücreli olarak yaşamlarını sürdürür; fakat, çevresel stres olduğunda gamet üretirler. Gametler birleşir ve oluşan zigot, mayoz geçirerek yeni bir hücreli organizmaları meydana getirir. Bu, ne tipte bir organizma olabilir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

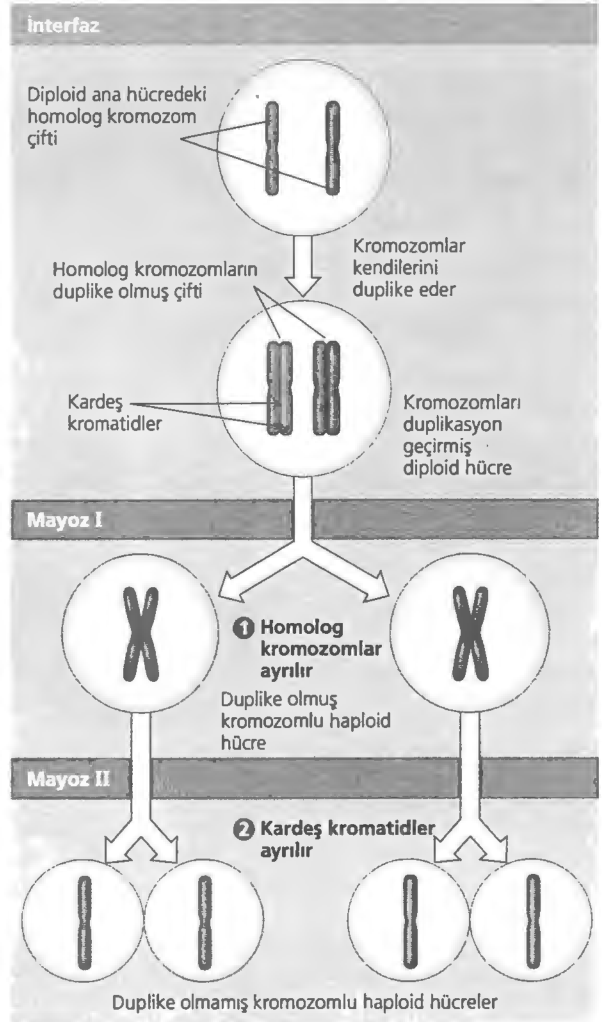
KAVRAM 13.3

Mayoz, kromozom takımı sayısını diploitten haploide indirger

Mayozun evrelerinin çoğu, mitozdaki karşılık gelen evrelere çok yakından benzerlik gösterir. Mayoz da mitoz gibi kromozomların duplikasyonunun ardından ilerler. Fakat buradaki tek bir duplikasyonu, **mayoz I** ve **mayoz II** denen ve birbirini takip eden iki hücre bölünmesi izler. Bu iki bölünme sonunda dört kardeş hücre meydana gelir (mitozun iki kardeş hücresine karşılık); bu hücrelerin her biri, ana hücrenin sahip olduğunun sadece yarısı kadar kromozoma sahiptir.

Mayozun Evreleri

Şekil 13.7'de diploid bir hücrede bir çift homolog kromozom için mayoz özetlenmiştir; burada homolog kromozom çiftinin her ikisi de kendisini eşlemiş ve kopyaları haploid kardeş hücrelere dağıtılmıştır. Kardeş kromatidlerin, *bir* kromozomun üyeleri olup uzunlukları boyunca birbiriyle yakından ilişki kurmuş olduklarını hatırlayınız; bu ilişki, *kardeş kromatid kohezyonu* olarak adlandırılmaktadır. Kardeş kromatidler birlikte, bir adet duplike olmuş kromozom oluşturur (bakınız Şekil 13.4). Bunun aksine, homolog çiftin iki kromozomu, farklı ebeveynlerden kalıtılmış olan bireysel kromozomlardır. Homologlar, mikroskopta aynı görünürler; fakat, onlar birbirine karşılık gelen lokuslarında genlerin farklı versiyonlarına, yani *allellerine,* sahip olabilirler (örneğin, bir kromozom üzerinde çillerden sorumlu allel bulunurken ho-



▲ **Şekil 13.7 Mayoz bölünmenin özeti: mayoz, kromozom sayısını nasıl indirgiyor.** Kromozomlar kendilerini interfazda kopyaladıktan sonra, diploid hücre *iki kere* bölünerek dört tane haploid kardeş hücre verir. Bu özet şemada, basit olsun diye, sadece bir çift homolog kromozom izlenmiştir ve kromozomlar tüm süreç boyunca yoğunlaşmış olarak gösterilmiştir. (Kromozomlar, normal olarak interfaz süresince yoğunlaşmış durumda olmayacaktır). Kırmızı kromozom dişi ebeveynden ve mavi kromozom erkek ebeveynden kalıtılmıştır.

ÇİZİNİZ *Her bir DNA molekülünü, basit bir ikili sarmalın temsil ettiğini varsayarak bu şekildeki hücreleri yeniden çiziniz*

molog olan diğer kromozomun aynı lokusunda çillerin yokluğundan sorumlu allel bulunabilir). Biraz sonra göreceğiniz gibi mayoz süresi dışında, homologların biri diğeri ile herhangi bir şekilde bağlantılı değildir.

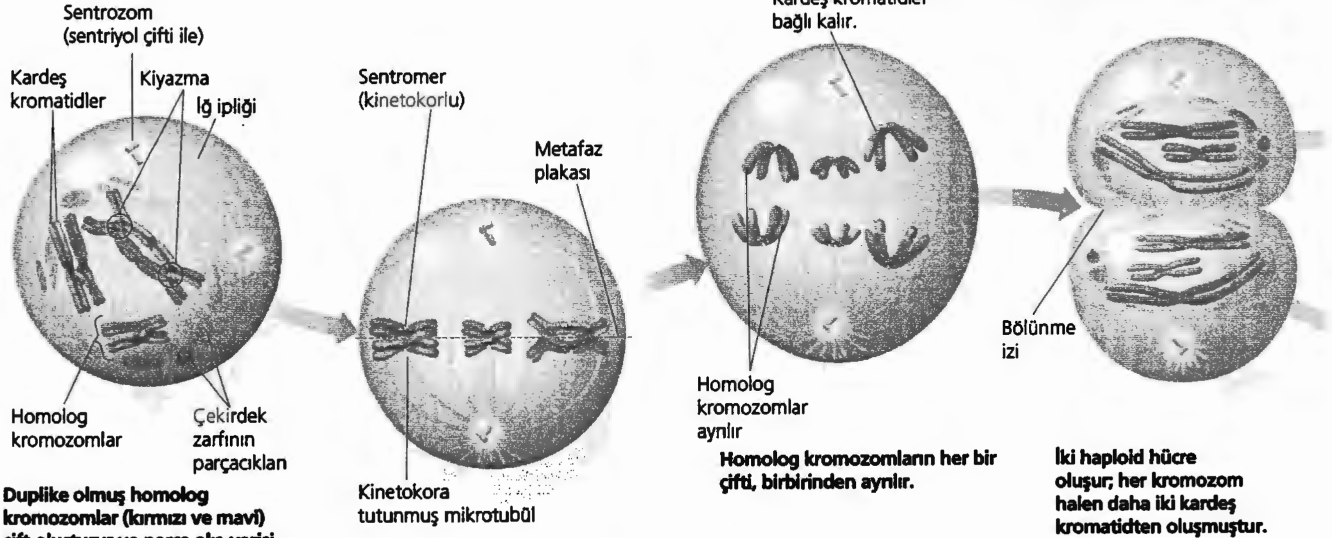
Sonraki iki sayfada yer alan **Şekil 13.8**'de, diploid kromozom sayısı 6 olan bir hayvan hücresi için mayozun iki bölünmesinin evreleri, ayrıntılı olarak anlatılmıştır. Mayoz, çok özel bir yolla toplam kromozom sayısını yarıya indirger; kromozom takımı sayısı ikiden bire inerken her kardeş hücre bir kromozom takımını alır. Devam etmeden önce Şekil 13.8'i inceleyiniz.

▼ Şekil 13.8

İnceleme: Hayvan Hücresinde Mayoz

MAYOZ I: Homolog kromozomlar ayrılır

Profaz I | Metafaz I | Anafaz I | Telofaz I ve Sitokinez



Duplike olmuş homolog kromozomlar (kırmızı ve mavi) çift oluştururlar ve parça alış-verişi yaparlar; bu örnekte 2n=6'dır.

Kromozomlar, homolog çiftler halinde dizilirler.

Homolog kromozomların her bir çifti, birbirinden ayrılır.

İki haploid hücre oluşur; her kromozom halen daha iki kardeş kromatidten oluşmuştur.

Profaz I

Yukarıda gösterilen evreden daha önce gerçekleşen erken profaz I sırasında:

- Kromozomlar yoğunlaşmaya başlar, ve homologlar uzunlukları boyunca gevşek bir şekilde çift oluştururlar, yan yana dizilirken gen gen karşılaşırlar.
- Çift oluşturmuş homologlar, uzunlukları boyunca *sinaptonemal kompleks* denen fermuar benzeri protein yapısıyla birbirlerine fiziksel olarak bağlanırlar; bu duruma **sinapsis** adı verilir.
- Kardeş olmayan kromatidlerdeki DNA moleküllerinin karşılıklı gelen segmentlerinin değişiminin olduğu ve böylece yeni bir genetik dizilimin gerçekleştiği **krossing over** olayı, homologların çift oluşturması ve sinaptonemal kompleks oluşmasıyla başlar ve homologlar sinapsdayken tamamlanır.

Yukarıda görünen evrede:

- Sinapsis, orta-profazda sinaptonemal kompleksin bozulmasıyla sonlanmıştır, ve her bir çiftteki kromozomlar birbirinden çok az ayrılmıştır.
- Her homolog çift, **kiyazma** (çoğulu, *kiyazmata*) denen bir ya da daha fazla sayıda X-biçimli bölgelere sahiptir. Kiyazma, krossing overın olduğu noktalarda bulunur. Kardeş kromatid kohezyonu, halen iki orijinal kardeş kromatidi, ve hatta şimdi bir kromatidin diğer homologun bir kısmını oluşturduğu krossover noktasının ötesindeki yerleri bile bir arada tuttuğundan, kiyazma çapraz şeklinde görülür.
- Mitozda olduğu gibi sentrozom hareketi, iğ ipliği oluşumu, çekirdek zarfının yıkılması gerçekleşir.

Profaz I'de yukarıda görünen evreden daha sonra:

- Bir kutuptan ya da diğerinden çıkan mikrotübüller, iki kinetokora tutunur; kinetokorlar, iki homologun sentromerlerindeki protein yapılardır. Daha sonra, homolog çiftler, metafaz plakasına doğru hareket eder.

Metafaz I

- Homolog kromozom çiftleri, şimdi, her kromozom çiftindeki bir kromozom bir kutba bakacak şekilde metafaz plakasında dizilmiştir.
- Bir homologun her iki kromatidi, bir kutuptan uzanan kinetokor mikrotübüllerine bağlanır, diğer homologunkiler zıt kutuptan uzanan mikrotübüllere tutunur.

Anafaz I

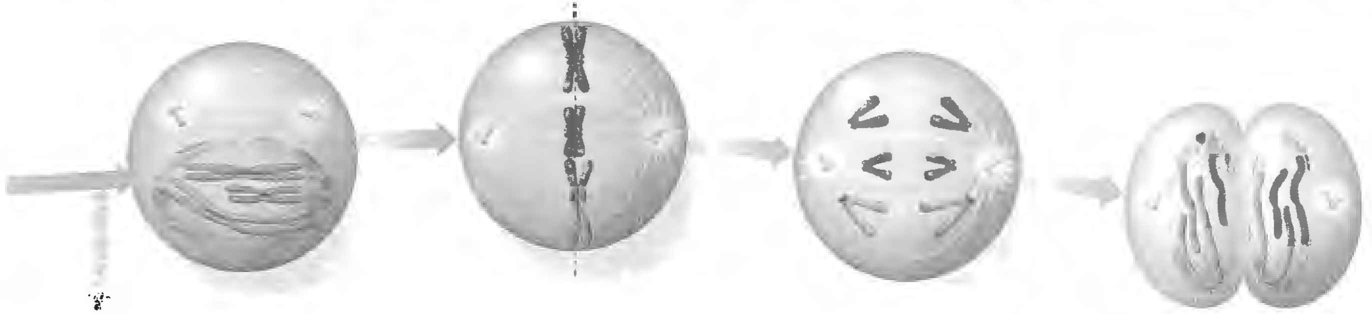
- Kromatid kolları boyunca yer alan kardeş kromatid kohezyonundan sorumlu proteinlerin yıkılması, homologların birbirinden ayrılmasına izin verir.
- Homologlar, iğ ipliklerinin yol göstermesiyle zıt kutuplara doğru hareket eder.
- Kardeş kromatid kohezyonunun sentromerde mevcut olması, kromatidlerin bir birim olarak birlikte aynı kutba doğu hareket etmesine yol açar.

Telofaz I ve Sitokinez

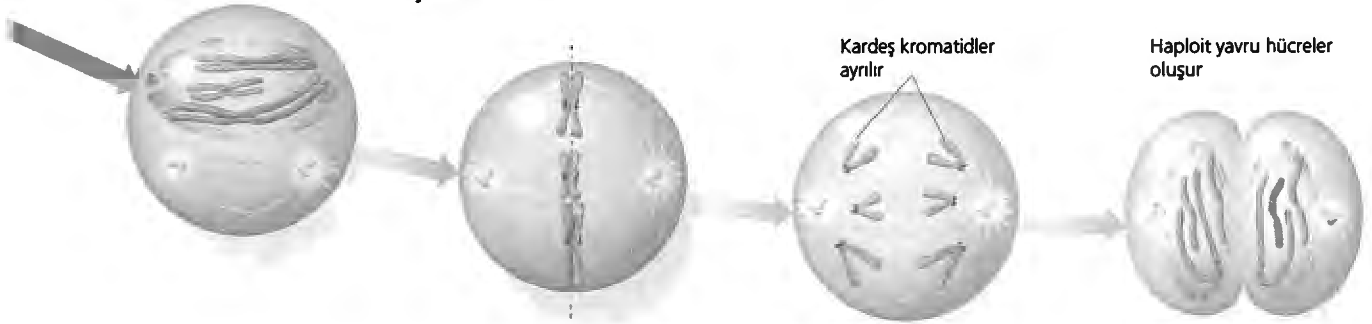
- Telofaz I'in başlangıcında, hücrenin her yarısı, duplike olmuş kromozomların tam bir haploid takımına sahiptir. Her kromozom iki kromatidden oluşmuştur; bir ya da her iki kromatide, kardeş olmayan kromatid DNA'sından parçalar bulunur.
- Sitokinez (sitoplazmanın bölünmesi), genellikle telofaz I ile eşzamanlı olur ve iki haploid hücre oluşur.
- Burada görüldüğü gibi hayvan hücrelerinde, bölünme izi şekillenir. (Bitki hücrelerinde, hücre plakası oluşur).
- Bazı türlerde, kromozomların yoğunlaşmış durumu çözülür ve çekirdek zarfı yeniden meydana gelir.
- Mayoz I ve mayoz II arasında, kromozom duplikasyonu olmaz.

MAYOZ II: Kardeş kromatidler ayrılır

Profaz II	Metafaz II	Anafaz II	Telofaz II ve Sitokinez



Hücre bölünmesinin diğer bir turunda, kardeş kromatidler nihayet birbirinden ayrılır; meydana gelen haploid dört kardeş hücre, duplike olmamış kromozomlar içermektedir.



Profaz II

- İğ iplikleri oluşur.
- Profaz II'nin sonlarına doğru (burada gösterilmemiş) kromozomlar, halen daha sentromerde birbirine bağlı olan iki kromatidten oluşmuştur ve metafaz II plakasına doğru hareket ederler.

Metafaz II

- Kromozomlar, mitozda olduğu gibi, metafaz plakasında konumlanmıştır.
- Mayoz I'de krossing over olduğundan, her kromozomun kardeş iki kromatidi genetik olarak birbirinin aynı *değildir.*
- Kardeş kromatidlerin kinetekorları, zıt kutuplardan uzanan mikrotübüllere tutunmuştur.

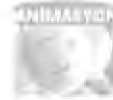
Anafaz II

- Kardeş kromatidleri sentromerde bir arada tutan proteinlerin yıkılması, kromatidlerin birbirinden ayrılmasına izin verir. Kromatidler, bireysel kromozomlar olarak zıt kutuplara doğru hareket eder.

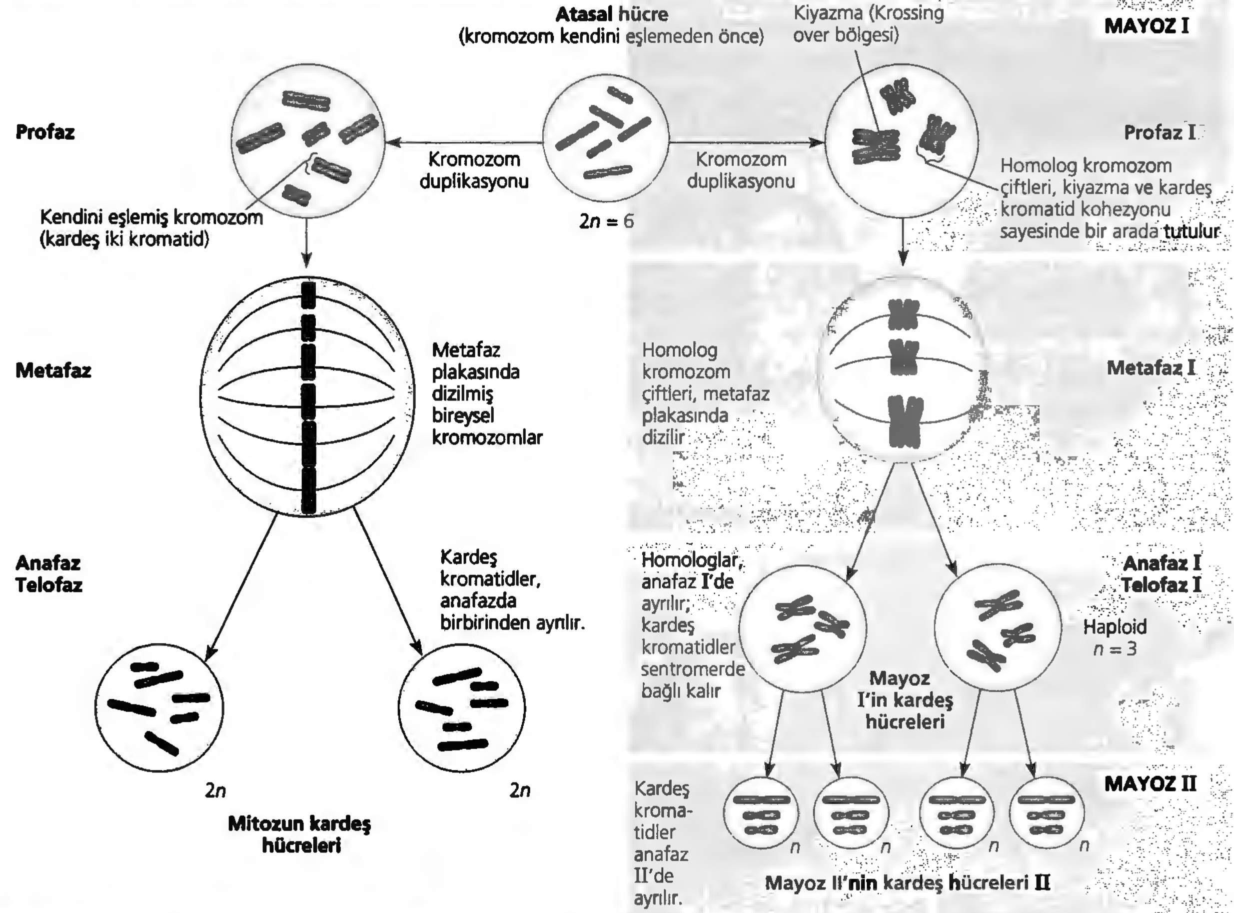
Telofaz II ve Sitokinez

- Çekirdek oluşur, kromozomlar çözünmeye başlar ve sitokinez gerçekleşir.
- Bir bitki hücresinin mayoz bölünmesi, dört kardeş hücre üretir; bunların her biri haploid kromozom takımına (duplike olmamış) sahiptir.
- Dört kardeş hücre, birbirinden ve atasal hücreden genetik olarak farklıdır.

BAĞLANTI KUR *Şekil 12.7'ye bakınız ve iki kardeş hücrenin mitozun farklı evrelerinde olduğunu ve sonuçta dört hücrenin meydana geleceğini hayal edin. Mitozun ardından bu dört hücrenin her birindeki kromozom sayısını, mayozun ardından oluşan Şekil 13.8'deki her bir hücredeki sayı ile karşılaştırın. Mayozda da sonuçta iki hücre bölünmesi yer aldığına göre böyle bir farklılığın ortaya çıkmasından sorumlu mayozdaki süreçler nelerdir?*



Mayoz konusundaki ***BioFlix*** animasyonu incelemek için **www.masteringbiology.com** adresindeki Çalışma Alanını ziyaret ediniz.



ÖZET

Özellik	Mitoz	Mayoz
DNA replikasyonu	Mitoz başlamadan önce interfaz sırasında olur	Mayoz I başlamadan önce interfaz sırasında olur I begins
Bölünme sayısı	Bir; profaz, metafaz, anafaz ve telofazı içerir	İki; her bir bölünme profaz, metafaz, anafaz ve telofazı içerir
Homolog kromozomların sinapsisi	Olmaz	Profaz I evresinde kardeş olmayan kromatidler arasında gerçekleşen krossing over ile olur; oluşan kiyazmalar, kardeş kromatid kohezyonuna uygun olarak çiftleri bir arada tutar.
Kardeş hücrelerin sayısı ve genetik bileşimi	İki; her biri diploid (2n) ve genetik olarak atasal hücre ile aynı.	Dört; her biri haploid (n) olup atasal hücrenin sahip olduğu kromozomların yarısı kadar sayıda kromozoma sahip; genetik olarak hem atasal hücreden hem de birbirlerinden farklılar.
Hayvan vücudundaki rolü	Zigottan çok hücreli ergin bir bireyin gelişmesine olanak sağlar; büyüme ve tamir için hücreler üretir; bazı türlerde eşeysiz çoğalmayı sağlar.	Gametleri üretir; kromozom sayısını yarıya indirger ve gametler arasında genetik çeşitliliğin olmasını sağlar.

▲ **Şekil 13.9 Diploid hücrelerde mitoz ve mayozun karşılaştırılması.**

ÇİZİNİZ *Telofaz I evresinde olduğu görülen bu özgül hücrede, mayoz II'de kromozomların başka herhangi bir kombinasyonu meydana gelebilir miydi? Açıklayınız. (İpucu: Metafz II'de ortaya çıkacak olan hücreleri çizin).*

Mitoz ve Mayozun Karşılaştırılması

Şekil 13.9'da diploid hücrelerde mayoz ve mitoz arasındaki ana farklılıklar özetlenmiştir. Temel olarak mayoz, kromozom takımı sayısını ikiden (diploid) bire (haploid) indirir; oysa mitoz kromozom takımı sayısını korur. Bu nedenle mayozun meydana getirdiği hücreler, genetik olarak atasal hücreden ve birbirlerinden farklıdır; halbuki mitozun meydana getirdiği kardeş hücreler, genetik olarak, atasal hücreyle ve birbirileriyle özdeştir.

Mayoza özgün olan üç olay, mayoz I süresince gerçekleşir:

1. **Sinapsis ve krossing over.** Profaz I süresince, duplike olmuş homologlar çift oluşturur; ve onlar arasındaki sinaptonemal kompleks, onları sinapsiste bir arada tutar. Profaz I'de krossing over de olur. Sinapsis ve krossing over, normal olarak, mitozun profazında meydana gelmez.
2. **Homologlar metafaz plakasında çift oluşturur.** Mayozun anafaz I evresinde, kromozomlar homolog kromozom çiftleri şeklinde metafaz plakasında konumlanır. Mitozun metafaz evresinde ise metafaz plakasına bireysel kromozomlar yerleşir.
3. **Homologların ayrılması.** Mayozun anafaz I evresinde her bir homolog çiftin kendini eşlemiş kromozomları, zıt kutuplara doğru hareket eder; fakat, kendini eşlemiş her kromozomun kardeş kromatidleri birbirine bağlı kalır. Mitozun anafazında ise, buna zıt olarak, kardeş kromatidler birbirinden ayrılır.

Kardeş kromatidler nasıl oluyor da mayoz I boyunca birlikte kalıyor fakat, mayoz II ve mitozda birbirinden ayrılıyor? Kardeş kromatidler, *kohezin* denen bir protein kompleksi sayesinde uzunlukları boyunca bir arada tutulur. Mitozda tutunma olayı, metafazın sonuna kadar devam eder; metafazın sonunda enzimler kohezinleri kırınca, serbest kalan kardeş kromatidler hücrenin zıt kutuplarına hareket eder. Kardeş kromatid kohezyonu, mayozun anafaz I ve anafaz II evrelerinin başında olmak üzere iki evrede çözülür. Metafaz I'de homologlar, krossing over noktalarının dışında kalan bölgelerde, kardeş kromatid kolları arasında yer alan kohezyon sayesinde bir arada tutulur. Bu bölgelerde kardeş kromozomların uzanan kısımları, artık, başka kromozoma aittir. Şekil 13.8'de görüldüğü gibi, kollar boyunca yer alan kardeş kromatid kohezyonu ve krossing over kombinasyonu, kiyazma oluşumuyla sonuçlanır. Kiyazmalar, ilk mayoz bölünme için iğ iplikleri oluşuncaya kadar homologları bir arada tutar. Anafaz I'in başlangıcında kardeş kromatid kolları boyunca kohezyonun çözülmesi, homologların birbirinden ayrılmasına izin verir. Anafaz II'de sentromerlerdeki kardeş kromatid kohezyonunun çözülmesi, kardeş kromatidlerin birbirinden ayrılmasına izin verir. Böylece, kardeş kromatid kohezyonu ve krossing over birlikte hareket ederek metafaz I evresinde kromozomların homolog çiftler halinde dizilmesinde önemli rol oynarlar.

Mayoz I, hücre başına kromozom takımı sayısını yarıya indirdiğinden —iki takımdan (diploid durum) bir takıma (haploid durum) indirgeme— *indirgeme bölünmesi* olarak bilinir. İkinci mayoz bölünme süresince, kardeş kromatidler birbirinden ayrılır ve haploid kardeş hücreler oluşur (mayoz II'ye bazen *eşitleme bölünmesi* (*equational division*) denmektedir). Kardeş kromatidlerin birbirinden ayrılma mekanizması, mayoz II ve mitozda hemen hemen birbirinin aynıdır. Mayoz sırasında kromozom davranışın moleküler temeli, yoğun çalışmaların odaklandığı konu olma özelliğini sürdürmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 13.3

1. **BAĞLANTI KUR** Mitozun metafaz evresindeki bir hücrede yer alan kromozomlar, mayoz II'nin metafaz evresindeki kromozomlara hangi yönlerden benzerlik ve farklılık gösterir? (Şekil 12.7 ve 13.8'i karşılaştırınız).
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Varsayalım ki sinaptonemal kompleks profazın sonunda ortadan kalkıyor, eğer krossing over olmayacak olursa iki homolog bir arada nasıl tutulacaktır? Bu durumun gamet oluşumu üzerine nihai etkisi ne olacaktır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **13.4**

Eşeyli yaşam döngülerinde üretilen genetik varyasyonlar, evrime katkı yapar

Şekil 13.1'de gösterilen genetik varyasyonun nedenini nasıl açıklarız? Daha sonraki bölümlerde daha ayrıntılı öğreneceğiniz üzere mutasyonlar, genetik çeşitliliğin asıl kaynağıdır. Organizmanın DNA'sındaki bu değişiklikler, genlerin *allel* olarak bilinen farklı versiyonlarını meydana getirir. Bu farklılıklar meydana geldiği zaman, eşeyli üreme sırasında allellerin tekrar karılması, kendine özgü özellikler kombinasyonuna sahip olan eşeyli çoğalan populasyonun her bir üyesinde varyasyonla sonuçlanır.

Yavrular Arasındaki Genetik Varyasyonun Kökenleri

Eşeyli üreyen türlerde kromozomların mayoz ve döllenme olaylarındaki davranışı, her bir kuşakta ortaya çıkan varyasyonların çoğundan sorumludur. Şimdi, eşeyli üremede ortaya çıkan kalıtsal varyasyonlara katkı yapan üç mekanizmayı inceleyelim: kromozomların bağımsız ayrılması, krossing over ve rastgele döllenme.

Kromozomların Bağımsız Ayrılması

Eşeyli üremenin genetik varyasyon yaratmasının bir yolu, mayoz I'in metafaz evresinde homolog kromozom çiftlerinin rastgele oryantasyonudur. Metafaz I'de bir maternal ve bir paternal kromozomun oluşturduğu homolog çiftler, metafaz plakasına yerleşirler. (*maternal* ve *paternal* terimleri, hücreleri mayoz geçiren bireyin sırasıyla ana ve babasına işaret ettiğine dikkat ediniz). Her bir çiftin, belirli bir kutba ya maternal ya da paternal homologu daha yakındır—homo-

logların yönelimi para atışında olduğu gibi rastgeledir. Böylece, mayoz I'in belirli bir yavru hücresinin, belirli bir homolog çiftin anadan gelen kromozomunu alma şansı %50 ve babadan gelen kromozomunu alma şansı %50 olacaktır.

Kromozomların her bir homolog çifti, metafaz I'de, diğer çiftlerden bağımsız olarak konum aldığından, ilk mayotik bölünme, her homolog kromozom çiftindeki anadan ve babadan gelen kromozomların birbirinden bağımsız olarak hareket ederek yavru hücrelere geçişiyle sonlanır. Buna kromozomların *bağımsız ayrılması* denir. Her yavru hücre, anadan ve babadan gelen kromozomların tüm olası kombinasyonlarından birini temsil etmektedir. **Şekil 13.10**'da görüldüğü gibi, $n=2$ olan bir diploid hücrenin (iki çift homolog kromozomlu) mayozunda oluşturulan yavru hücreler için kombinasyon sayısı dörttür: İlk çift için olası iki kombinasyon ve ikinci çifti için olası iki kombinasyon. Şekilde görüldüğü gibi yavru hücrelerin dört kombinasyonundan sadece ikisi, *tek* bir diploid hücrenin mayozundan gelecektir; çünkü tek bir atasal hücre, metafaz I evresindeki olası kromozom dizilimlerinin her ikisine birden değil sadece birine ya da diğerine sahip olacaktır. Bununla birlikte çok sayıda diploid hücrenin mayozundan gelecek olan yavru hücrelerin oluşturduğu populasyon, bu dört tipi yaklaşık olarak eşit sayılarda içerecektir. $n=3$'olduğu durumda, yavru hücreler için kromozomlar bakımından sekiz kombinasyon olasıdır. Daha genel olarak, mayoz sırasında kromozomlar yavru hücrelere geçerken birbirinden bağımsız olarak hareket ettiğinde, olası kombinasyon sayısı 2^n şeklindedir; n, organizmanın haploid kromozom sayısını göstermektedir.

İnsanda ($n=23$), oluşan gametlerdeki maternal ve paternal kromozomların olası kombinasyonunun sayısı 2^{23}, ya da yaklaşık olarak 8.4 milyondur. Yaşamınızda ürettiğiniz her gamet, kabaca 8.4 milyon olası kromozom kombinasyonundan bir tanesini içerir.

Krossing Over

Mayoz sırasında kromozomların birbirinden bağımsız olarak ayrılmasının bir sonucu olarak, her birimizin ürettiği gamet koleksiyonu, iki ebeveynimizden kalıtım yoluyla aldığımız kromozomların çok fazla ve farklı kombinasyonlarını içermektedir. Şekil 13.10, bir gametteki her kromozomun, sadece, ya maternal ya da paternal kökenli olacağını akla getirmektedir. Gerçekte, durum böyle değildir; çünkü krossing over adı verilen olay, iki farklı ebeveynden gelen genleri (DNA) taşıyan **rekombinant kromozomları** üretir (**Şekil 13.11**). İnsandaki mayozda, kromozomun büyüklüğüne ve sentromerlerinin konumuna bağlı olarak, kromozom çifti başına ortalama olarak bir ile üç arasında krossing over gerçekleşir.

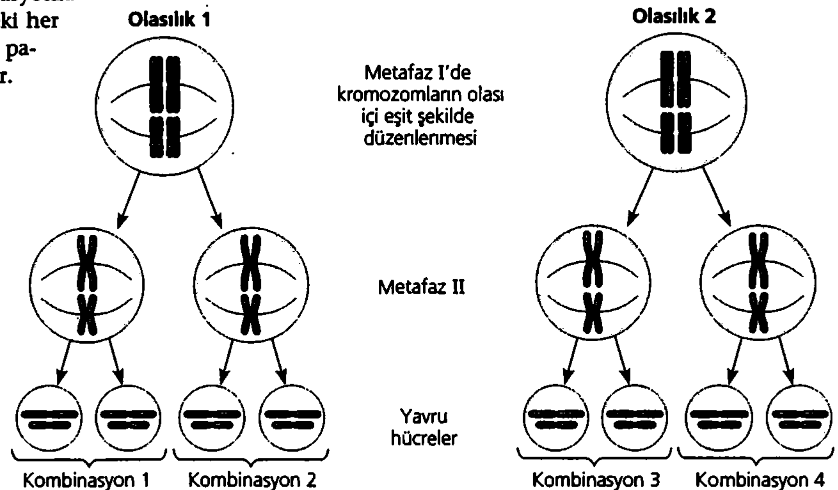
Krossing over, profaz I evresinin çok erken döneminde, homolog kromozomlar kendi uzunlukları boyunca gevşekçe birbirlerine bağlanıp çift oluşturduklarında başlar. Bir homolog üzerindeki her gen, diğer homolog üzerindeki karşılık gelen genle tamı tamına aynı hizaya gelmiştir. Tek bir krossing over olayında, *kardeş olmayan* iki kromatidin — bir homolog çiftin bir maternal ve bir paternal kromatidi— DNA'sı, özel proteinler tarafından tam karşılık gelen noktalardan kesilir; ve kesilen iki parçanın her biri karşılıklı olarak diğer kromatidle birleştirilir. Böylece, paternal bir kromatid, krossing over noktasının ötesinde, maternal kromatidin bir parçasıyla birleşir; bunun tersi de doğrudur. Bu yolla krossing over, maternal ve paternal allellerin kombinasyonuna sahip kromozomlar üretir (bakınız Şekil 13.11).

Metafaz II'de, bir ya da daha fazla rekombinant kromatid içeren kromozomlar, diğer kromozomlara göre eşit olmayacak şekilde iki seçenekli olarak yönlendirilebilir; çünkü, onların kardeş kromatitleri artık birbirinin eş ikizleri değildir. Mayoz II boyunca, bu özdeş olmayan kardeş kromatidlerin olası farklı düzenlenmeleri, mayoz sonunda meydana gelecek olan yavru hücrelerin genetik tipi sayısını daha da artırır.

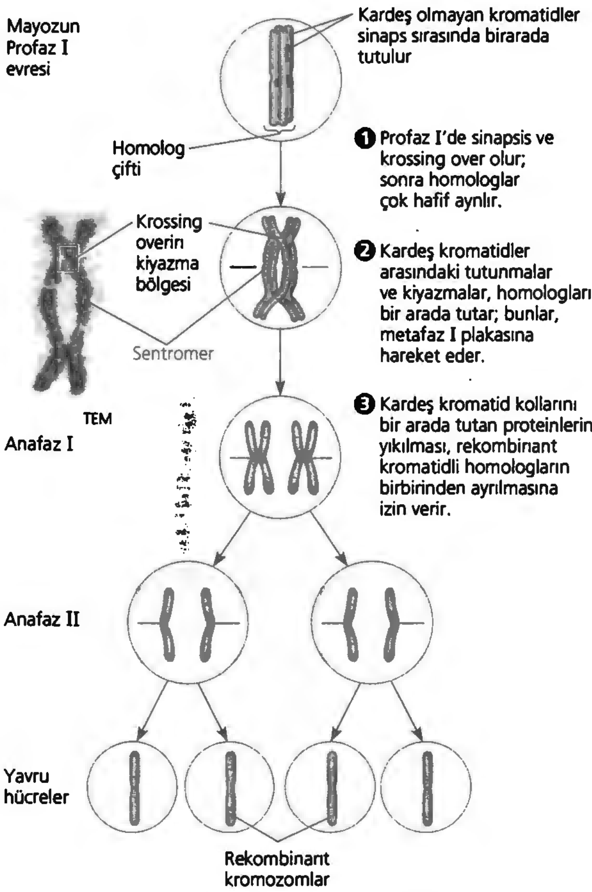
Bölüm 15'te, krossing over hakkında daha çok şey öğreneceksiniz. Şu an için önemli olan nokta, krossing overin iki ebeveynden kalıtılan DNA'yı tek bir kromozomda birleştirmek suretiyle eşeyli yaşam döngüsündeki kalıtsal varyasyonların önemli bir kaynağı olduğudur.

Rastgele Döllenme

Döllenmenin rastgele olma özelliği, mayozdan gelen kalıtsal varyasyonlara katkı yapar. İnsanda her erkek ya da dişi gamet, kromozomların bağımsız ayrılmasına uygun olarak gelişen yaklaşık 8.4 milyon (2^{23}) olası kromozom kombinasyonundan birini temsil eder. Döllenme sırasında erkek gamet ve dişi gametin birleşmesi, yaklaşık 70 trilyon ($2^{23} \times 2^{23}$) dip-



▶ **Şekil 13.10 Mayozda homolog kromozomların bağımsız ayrılması.**



▲ **Şekil 13.11 Mayozda krossing overin sonuçları.**

loid kombinasyondan her hangi birine sahip bir zigot meydana getirecektir. Eğer krossing overin meydana getirdiği varyasyonu da ilave edersek, olasılıklann sayısı gerçektende astronomiktir. Basit gelebilir ama siz gerçekten de *teksiniz.*

Populasyonlar İçerisindeki Genetik Varyasyonların Evrimsel Önemi

EVRİM Eşeyli üreyen bir populasyondaki yavrular arasında, genlerin yeni kombinasyonlarının nasıl doğduğunu öğrendiniz; şimdi populasyondaki genetik varyasyonların evrimle ilişkisinin nasıl olduğuna bakalım. Darwin, bir populasyonun değişik üyelerinin üreme başarısında farkiılık olması nedeniyle populasyonun evrimleştiğini kabul etti. Ortalama olarak, bulundukları çevreye en iyi şekilde uyum gösteren bu bireyler, en fazla sayıda yavru verir ve bu yolla genlerini aktarırlar. Böylece doğal seçme olayı, çevrenin hoş gördüğü genetik varyasyonların biriktirilmesiyle sonuçlanır. Çevre değiştiğinde, eğer her kuşakta en azından populasyonun üyelerinden bazıları bu yeni koşullarda etkin bir şekilde başarılı olabilirse, populasyon varlığını sürdürebilir. Mutasyonlar, farklı allellerin orijinal kaynağıdır; daha sonra bu alleller, mayoz sırasında karıştırılır ve eşleştirilir. Allellerin yeni ve farklı kombinasyonları, önceleri hakim olanlardan daha iyi çalışabilir. Eşeyli üremenin genetik çeşitlilik yaratma yeteneği, bu sürecin evrimsel devamlılığı için en yaygın olarak sunulan açıklamalardan birisidir.

Diğer taraftan, kararlı bir çevrede, eşeysiz üreme daha avantajlı olduğu görülecektir; çünkü, eşeysiz üreme, allellerin başarılı kombinasyonunun devamlılığını garantiler. Ayrıca, eşeysiz üreme daha az maliyetlidir; onun organizmaya enerji maliyeti, Bölüm 46'da tartışılacak olan nedenlerden dolayı eşeyli üremeninkinden daha düşüktür.

Görünürdeki bu dezavantajlara rağmen eşeyli üreme, şimdiye dek bildiğimiz hayvanlar arasında nerdeyse evrensel olarak görülmektedir. Birkaç tür, alışılmadık koşullar altında eşeysiz üreyebilmelerine karşın, sürekli eşeysiz olarak üreyen hayvanlar oldukça nadirdir. Şimdiye dek tespit edilmiş en iyi örnek, **Şekil 13.12**'de görülen bir mikroskobik hayvan grubu olan bdelloid rotiferlerdir ("bdelloid" deki "b", söylenmez). 400 civarında tür içeren bu grup, dünyada çok çeşitli ortamlarda yaşam sürer. Bu hayvanlar, akarsularda, göllerin taban kısımlarında, gölcüklerde, likenlerde, ağaç kabuklarında, çürüyen bitki kalıntıları arasında yaşarlar. Son zamanlarda yapılan çalışmalar, bu hayvanların sadece eşeysiz çoğaldığını ve onların evrimsel kökenlerinden beri 40 milyon yıllık süre içerisinde muhtemelen seksle angaje olmadığına ilişkin inandırıcı kanıtlar sağlamıştır!

Eşeysiz üreyen bdelloid rotiferin evrimsel başarısının keşfi, eşeyli üremeden doğan genetik varyasyonun avantajı üzerine şüphe mi düşürmektedir? Aksine, bu grup bu kuralı ispatlayan bir istisna olarak düşünülebilir. Bdelloid rotiferler ile yapılan çalışmalarda, biyologlar, bu organizmalarda genetik çeşitliliği artıran eşeyli üremeden başka mekanizmalar buldu. Örneğin, onlar, uzun süre kuruyabilen ortamlarda yaşarlar; bu süre boyunca canlılıklarını geçici olarak durdurabilirler. Bu durumda, bu hayvanların hücre zarları bazı yerlerden çatlar ve bu çatlaklar, diğer rotiferlerden ve hatta başka türlerden gelen DNA'nın hücre içine girmesine izin verir. Kanıtlar, bu DNA'nın rotiferin genomuna katılabildiği ve genetik çeşitlilikte artışa neden olduğunu göstermektedir. (Bölüm 26'da, *yatay gen transferi* denen bu işlemi, daha ayrıntılı olarak öğreneceksiniz). Bir bütün olarak ele alındığında, bu çalışmalar, genetik varyasyonun ev-



▲ **Şekil 13.12 Sadece eşeysiz çoğalan bir hayvan olan bdelloid rotifer.**

rimsel avantaj olduğu ve genetik varyasyon yaratan farklı bir mekanizmanın bdelloid rotiferlerde ortaya çıkmış olduğu fikrini desteklemektedir.

Bu bölümde eşeyli üremenin, bir populasyonda bulunan genetik varyasyonu büyük ölçüde nasıl artırdığını gördük. Darwin, kalıtılabilir varyasyonların evrimi nasıl olası kıldığını anlamıştı, ancak, yavrular ebeveynlerine benzemelerine karşın onlarla neden özdeş — yani tıpatıp aynı — olmadığını açıklayamadı. Darwin'in çağdaşı olan Gregor Mendel, alay edercesine, kalıtsal varyasyonun açıklanmasına yardım eden kalıtım teorisin yayınladı; fakat, onun keşifleri, Darwin (1809–1882) ve Mendel (1822–1884)'in ölümlerinden 15 yıl sonrasına 1900'e kadar, biyologlar üzerinde önemli bir etki bırakmamıştı. Gelecek bölümde, Mendel'in özgül özelliklerin kalıtılmasını yöneten temel kuralları nasıl keşfettiğini öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 13.4

1. Bir genin farklı allelleri arasındaki varyasyonların orijinal kaynağı nedir?
2. Meyve sineği için diploid kromozom sayısı 8, çekirge için diploid kromozom sayısı 46'dır. Eğer krossing over olmayacak olursa, bir çiftin yavruları arasındaki genetik varyasyon meyve sineğinde mi yoksa çekirgede mi daha büyük olacaktır? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Hangi koşullar altında mayoz sırasında gerçekleşecek olan krossing over, yavru hücreler arasında genetik varyasyona katkı *yapmayacaktır?*

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

13 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 13.1

Yavrular, kalıtılan kromozomlar sayesinde ebeveynlerden genler alırlar (ss. 248-249)

- Bir organizmanın DNA'sındaki her **gen**, belirli bir kromozomun özgül bir **lokusunda** yer alır. Biz, bir kromozom takımını babamızdan ve bir kromozom takımını anamızdan alırız.
- **Eşeysiz üremede** tek bir ebeveyn, mitozla genetik olarak birbirinin aynı olan yavrular üretir. **Eşeyli üreme** iki farklı ebeveynden gelen gen takımlarını birleştirir; bu durum, yavruların genetik olarak birbirinden farklı olmasına yol açar.

? *İnsanların çocukları ebeveynlerine benzemesine karşın onlarla neden özdeş olmadıklarını açıklayınız?*

KAVRAM 13.2

Eşeyli yaşam döngülerinde, döllenme ve mayoz sırayla birbirini takip eder (ss.250-253)

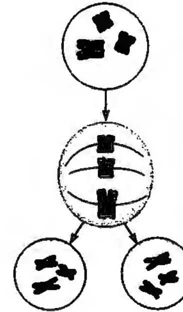
- **Karyotipte** görüldüğü gibi insanın normal **vücut hücreleri, diploittir.** Bu hücreler, her bir ebeveynden gelen 23 kromozomluk iki setten oluşmuş 46 kromozoma sahiptir. İnsanın diploid hücrelerinde, **otozomların** 22 **homolog** çifti mevcuttur; her çiftin maternal ve paternal homologu vardır. 23.çifti oluşturan **eşey kromozomları**, bir insanın dişi mi (XX) ya da erkek mi (XY) olduğunu belirler.
- İnsanın **yaşam döngüsünde** eşeysel olgunluk döneminde ovaryumlar ve testisler (gonadlar) **mayozla haploid gametler** üretirler, her gamet 23 kromozomdan oluşmuş bir set taşır (n=23). **Döllenme** sırasında bir yumurta ve bir sperm birleşerek bir hücreli diploid (2n=46) **zigotu** oluşturur; zigot, mitoz geçirerek çok hücreli organizmaya gelişir.
- Eşeyli yaşam döngüsü, mayozun döllenmeye göre zamanlanmasında ve döngüde çok hücreli organizmanın üretildiği noktaya (noktalara) göre farklılık gösterir.

? *Hayvanların ve bitkilerin yaşam döngülerini, benzerlik ve farklık bakımından karşılaştırınız.*

KAVRAM 13.3

Mayoz, kromozom takımı sayısını diploitten haploide indirger (ss.253-257)

- Mayozun iki hücre bölünmesi olan **mayoz I** ve **mayoz II**, haploid dört kardeş hücre üretir. İndirgenme bölünmesi olan mayoz I'de kromozom takımı sayısı ikiden (diploid) bire (haploid) iner.
- Mayoz, mayoz I'de gerçekleşen üç olay nedeniyle mitozdan ayırt edilir:



Profaz I: Her homolog çiftte, kardeş olmayan kromatidler arasında sinapsis ve krossing over gerçekleşir; **kiyazma** görünümü ortaya çıkar

Metafaz I: Kromozomlar, metafaz plakasında homolog çiftleri şeklinde dizilirler.

Anafaz I: Mayoz II'de kardeş kromatidler birbirinden ayrılır.

- Kardeş kromatid kohezyonu ve krossing over birlikte kiyazmaya yol açarlar; kiyazma, anafaz I evresine kadar homologları bir arada tutar. Anafaz I evresinde, kromatidlerin kolları boyunca yer alan kohezinlerin yıkılması, homologların ayrılmasına yol açar; ve anafaz II'deki sentromerler, kardeş kromatidlerin birbirinden ayrılmasına izin verir.

? *Profaz I süresince, homolog kromozomlar çift oluşturur, sinapsis yapar ve krossing over geçirir. Bunun profaz II'de neden ortaya çıkmadığını açıklayınız.*

KAVRAM 13.4

Eşeyli yaşam döngülerinde üretilen genetik varyasyonlar, evrime katkı yapar (ss.257-260)

- Bir populasyondaki genetik varyasyona eşeyli üremedeki üç olay katkı yapar: mayoz sırasında kromozomların bağımsız ay-

rılması, mayoz I sırasında gerçekleşen krossing over ve yumurta hücresinin spermle rastgele döllenmesi. Krossing over, homolog kromozom çiftlerinin kardeş olmayan kromatidlerinin DNA'sının kırılıp yeniden birleştirilmesini gerektirir; böylece **rekombinant kromozom** olacak rekombinant kromatid şekillenmiş olur.

- Kalıtsal varyasyon, doğal seçme yoluyla evrimleşme için ham maddedir. Bu varyasyonların orijinal kaynağı, mutasyonlardır; eşeyli üremede bu farklı genlerin yeni kombinasyonlarının üretilmesi, ilave genetik çeşitlilik yaratır. Hayvanlar arasında yalnızca eşeysiz olarak üreyen türler oldukça nadirdir; genetik çeşitliliğin görünüşte büyük avantajı olduğunun altı çizilmelidir.

? *Mayoza özgü üç sürecin, çok fazla miktarda genetik varyasyon nasıl yarattığını açıklayınız*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. 22 otozom ve bir Y kromozomu içeren insan hücresi,
   a. bir sperm hücresidir.
   b. bir yumurta hücresidir.
   c. bir zigottur.
   d. bir erkek bireyin vücut hücresidir
   e. bir bayanın vücut hücresidir.

2. Yaşam döngüsündeki aşağıdaki evrelerden hangisi bitkilerde bulunduğu halde hayvanlarda bulunmaz?
   a. gamet
   b. zigot
   c. çok hücreli diploid
   d. çok hücreli haploid
   e. bir hücreli diploid

3. Aşağıdakilerin hangisinde homolog kromozomlar, bölünen hücrenin zıt kutuplarına göç eder?
   a. mitoz.
   b. mayoz I.
   c. mayoz II.
   d. döllenme.
   e. ikiye bölünme.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

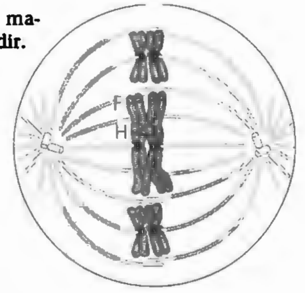
4. Mayoz II, mitoza benzerlik gösterir, çünkü:
   a. anafazda kardeş kromatitler ayrılır.
   b. bölünmeden önce DNA kendisini eşler
   c. kardeş hücreler diploidtir.
   d. homolog kromozomlar sinapsis yapar.
   e. kromozom sayısı indirgenir.

5. Eğer hücre döngüsünün G_1 evresinde olan diploid bir hücrenin DNA içeriği x ise, aynı hücrenin mayoz I'in metafaz evresindeki DNA içeriği aşağıdakilerden hangisi olacaktır?
   a. 0.25*x*
   b. 0.5*x*
   c. *x*
   d. 2*x*
   e. 4*x*

6. 5. soruda verilen hücre, incelenmeye devam edilecek olura mayoz II'nin metafaz evresindeki DNA içeriği aşağıdakilerden hangisi gibi olacaktır?
   a. 0.25*x*
   b. 0.5*x*
   c. *x*
   d. 2*x*
   e. 4*x*

7. Diploid kromozom sayısı 8 ($2n = 8$) olan bir hücrenin gametlerinde maternal ve paternal kromozomlar kaç farklı kombinasyonda paketlenebilecektir?
   a. 2
   b. 4
   c. 8
   d. 16
   e. 32

8. **ÇİZİNİZ** Sağ taraftaki diyagram, mayozdaki bir hücreyi göstermektedir.



   (a) Bu resmi ayrı bir kağıda kopyalayın ve uygun yapıları aşağıdaki terimlerle işaretleyiniz; gerektiğinde çizgi ya da köşeli ayraç kullanınız: kromozom (duplike olmuş ve duplike olmamış), sentromer, kinetekor, kardeş kromatidler, kardeş olmayan kromatidler, homolog çiftler, homologlar, kiyazma, kardeş kromatid kohezyonu.
   (b) Haploid ve diploid takımları hangi kromozomların oluşturduğunu açıklayınız.
   (c) Mayozun hangi evresine işaret ettiğini saptayınız.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. Sekizinci sorudaki hücrenin mitoz değil de mayoz geçirdiğini nasıl anlatırsınız?

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Birçok tür, hem eşeyli hem de eşeysiz üreyebilir. Çevre koşulları elverişsiz olduğu zaman bazı organizmalarda eşeysiz üremeden eşeyli üremeye dönmelerinin evrimsel önemi ne olabilir?

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Yukarıdaki diyagram, bir bireydeki mayoz geçiren bir hücreyi temsil etmektedir. Daha önceki bir çalışma, çillerden sorumlu genin F ile işaretlenmiş lokusta; saç renginden sorumlu genin de H ile işaretlenmiş lokusta yer aldığı ve her ikisinin de aynı uzun kromozom üzerinde bulunduğunu göstermiştir. Bu hücrenin alındığı birey, her gen için farklı allelleri ebeveynlerinden almış durumdadır (yani "çilli" ve "siyah saç rengi" allellerini bir ebeveynden; "çilsiz" ve "sarı saç rengi" allellerini diğer ebeveynden). Bu mayoz olayının sonunda oluşacak gametlerdeki allel kombinasyonlarını tahmin ediniz. (Eğer allellere isim verip işaretleyerek mayoz bölünmenin arta kalan diğer evrelerini çizerseniz size yardımcı olacaktır). Bu bireysel gametlerdeki bu allellerin diğer olası kombinasyonlarını listeleyiniz.

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yaşamın Genetik Temeli Yaşamın devamlılığı, DNA şeklindeki kalıtılabilir bilgiye dayanmaktadır. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), hayvanlarda eşeyli üreme sırısında kromozom davranışının, yavrularda atasal özelliklerin sürekliliğini nasıl garanti altına aldığı, ve aynı zamanda yavrular arasında genetik varyasyonun nasıl sağlandığını yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

14

Mendel ve Gen Fikri



▲ **Şekil 14.1** **Groger Mendel, bezelye bitkisi yetiştirme çalışmaları sayesinde kalıtımın hangi prensiplerini keşfetti?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

14.1 Mendel, kalıtımın iki yasasını belirlemede bilimsel yaklaşımı kullandı
14.2 Mendel kalıtımında olasılık kuralları geçerlidir
14.3 Kalıtım şekilleri, genellikle, basit Mendel genetiğinin öngördüğünden daha karmaşıktır
14.4 İnsanlarda görülen pek çok özellik, Mendel kalıtım modeline uymaktadır

GENEL BAKIŞ

Gen Destesinden Gen Çekmek

Eğer caddede aşağı doğru yürüyen parlak mor saçlı bir bayan görürseniz, onun bu çarpıcı saç rengini ebeveyninden almamış olduğunu büyük olasılıkla anlayacaksınız. Yaşam boyu yapmış olduğunuz gözlemlerle, insanlar arasında doğal olarak bulunan saç rengi ya da diğer özelliklerin olası varyasyonların bir listesini, bilinçli ya da bilinçsiz olarak kafanızda oluşturmuşsunuzdur. Kahverengi, mavi, yeşil ya da gri gözler; siyah, kahverengi, sarı ya da kırmızı saçlar—bunlar, populasyondaki bireyler arasında gözleyebileceğimiz kalıtılabilir varyasyonların sadece birkaç örneğidir. İnsanda ve diğer organizmalarda böyle özelliklerin ebeveynlerden yavrulara aktarılmasından sorumlu olan genetik prensipler nelerdir?

Kalıtım ile ilgili olarak 1800'lü yıllarda çok kabul gören açıklama, "karışım" hipoteziydi. Bu fikre göre iki ebeveynden gelen kalıtsal materyal, yeşil rengin eldesi için mavi ve sarının karıştırılmasına benzer şekilde karıştırılmaktadır. Bu hipotez, serbest üreyen bir populasyonda kuşaklar geçtikçe birbirine benzer bireylerin oluşturduğu tekdüze populasyonların meydana geleceğini öngörür. Ancak, günlük yaşamdaki gözlemlerimiz ve hayvan ve bitkilerle yapılan ıslah çalışmalarının sonuçları, bunun aksini göstermektedir. Ayrıca karışım hipotezi, bazı özelliklerin kuşak atladıktan sonra yeniden ortaya çıkması gibi diğer kalıtım olaylarını açıklamada yetersiz kalmaktadır.

Karışım modeline alternatif olarak geliştirilen model ise kalıtımda "bireysel faktör" hipotezi, yani gen kavramıdır. Bu modele göre ebeveynler, yavruda birbirinden ayrı olarak varlıklarını koruyacak olan ayrı kalıtsal birimleri— yani genleri— aktarır. Bir organizmanın gen koleksiyonu, bir boya kovasından ziyade iskambil kağıdı destesine benzer. Oyun kartlarındaki gibi, genler karılabilir ve hiç seyrelmeden kuşaktan kuşağa aktarılır.

Modern genetik bilimi gelişimine, kalıtımın belirli mekanizmalarını açıklayıp belgeleyen, Gregor Mendel isimli bir rahibin çalıştığı manastır bahçesinden başlamıştır. **Şekil 14.1**'de Mendel (arka sırada, elinde küpeçiçeği olan) kendi rahip arkadaşlarıyla birlikte görülmektedir. Mendel, kromozomlar mikroskopta gözlenmeden ve kromozomların davranışının önemi henüz anlaşılmadan uzun yıllar önce kendi kalıtım teorisini geliştirdi. Bu bölümde, Mendel'in deneylerini yeniden canlandırmak ve onun kendi kalıtım teorisine nasıl ulaştığını açıklamak için Mendel'in bahçesine adım atacağız. Aynı zamanda, Mendel'in bezelyelerde gözlediklerinden daha karmaşık olan kalıtım modellerini de inceleyeceğiz. Son olarak, Mendel kalıtım modelinin, orak-hücre anemisi gibi kalıtsal hastalıkları da kapsayan, insanlardaki varyasyonların kalıtımına nasıl uygulandığını göreceğiz.

KAVRAM 14.1

Mendel, kalıtımın iki yasasını belirlemede bilimsel yaklaşımı kullandı

Mendel, çok dikkatlice planladığı deneylerde bezelyelerle çaprazlama çalışmaları yaparak kalıtımın temel prensiplerini keşfetmiştir. Bu bölümde onun çalışmalarını izlediğimizde Bölüm 1'de sunulmuş olan bilimsel sürecin anahtar ögelerini fark edeceksiniz.

Mendel'in Deneysel, Niceliksel Yaklaşımı

Mendel, günümüzde artık Çek Cumhuriyeti sınırları içerisinde kalan Avusturya'nın bir bölgesinde bulunan, ailesine ait küçük bir çiftlikte büyümüştür. Bu tarımsal bölgede Mendel ve diğer çocuklar, okullarında temel eğitimlerinin yanında basit ziraat eğitimi de alıyorlardı. Daha sonra Mendel, tüm parasal zorluklara ve türlü sağlık engellerine karşın, lise öğrenimini tamamladı ve Olmutz Felsefe Enstitüsü'nü bitirdi.

Mendel, 1843'de 21 yaşında, Augustinian manastırına girdi; bu, aklında canlılan değerlendirmek olan birisi için o zamanlar mantıklı bir tercihti. Öğretmen olmayı düşündü, fakat gerekli sınavı geçmeyi başaramadı. Viyana Üniversitesinde iki yıl fizik ve kimya çalışmak üzere 1851'de manastırdan ayrıldı. Bu yıllar, Mendel'in iki profesörün kuvvetli etkisi altında kaldığı, bilim insanı olarak gelişmesinde çok önemli olan yıllardır. Birisi fizikçi Christian Doppler'di. Doppler, öğrencilerini deney yaparak bilimi öğrenmeye cesaretlendiriyordu ve Mendel'i doğal olayları aydınlatmaya yardımcı olmak üzere matematiği nasıl kullanacağı konusunda eğitti. Diğeri ise Mendel'in bitkilerde çeşitliliğin nedenleri konusuna ilgi duymasını sağlayan Franz Unger isimli bir botanikçidir. Mendel'in bu iki danışmandan aldığı eğitim, daha sonra, onun bezelyelerle yapmış olduğu deneylerde çok ciddi rol oynamıştır.

Üniversite'de çalıştıktan sonra Mendel, manastıra döndü ve bilimsel araştırmalar konusunda hevesli çok sayıda öğretmenin yer aldığı bir okula öğretmen olarak atandı. Ayrıca, bitkilerin ıslahı konusunda uzun süreden beri var olan merakını rahip arkadaşlarıyla paylaştı. Onun için, manastır, Mendel'in bilimsel çalışmaları için çeşitli şekillerde verimli toprak sağladı. Mendel, 1857'lerde manastırın bahçesinde bezelyeler üzerine kalıtım ile ilgili çalışmalar yapmaya başladı. Manastırdakiler kalıtım sorusu üzerine uzun süreden beri odaklanmış olmasına karşın, Mendel'in yeni yaklaşımı, onun başkaları için anlaşılmazlığını sürdüren prensipleri çıkarmasına izin vermiştir.

Mendel'in çalışma yapmak için bezelyeleri seçmesinin olası bir nedeni, bezelyelerin çok fazla çeşite sahip olmasıdır. Örneğin bir çeşit, mor renkli çiçeklere sahipken bir diğerinin çiçekleri beyaz renkliydi. Bireyler arasında çeşitlilik gösteren çiçek rengi gibi kalıtılabilir özelliklere, **karakter** adı verilir. Çiçeklerin mor ya da beyaz renkli olması gibi, bir karakterin her bir farklı tipine de **özellik** denir.

Bezelye bitkisinin kullanılmasının bir diğer avantajı, döl verme süresinin kısa olması ve her çaprazlamadan çok sayıda yavru elde edilebilmesidir. Ayrıca, Mendel, bitkiler arasındaki eşleştirmeyi, tam manasıyla kontrol altına alabiliyordu. Bezelye bitkisinin üreme organları çiçekleri içerisinde yer alır; her bir bezelye çiçeği, polen üreten organlara (stamenler) ve yumurta taşıyan organa (karpel) sahiptir. *Doğada, bezelyeler, genellikle kendi kendini döllemektedir: Stamenlerden gelen polen taneleri aynı çiçeğin karpeli üzerine konar; ve polenden salınan sperm, karpelde bulunan yumurtayı döller. Mendel, çapraz-tozlaşmayı (farklı bitkiler arasında meydana gelen döllenme) gerçekleştirebilmek için, polen oluşturmadan önce bitkinin henüz gelişimini tamamlamamış stamenlerini çıkartmış ve daha sonra başka bir bitkinin polenlerini alarak çiçeği değişikliğe uğratılmış bu bitkiye vermiştir (**Şekil 14.2**). Oluşan her zigot, daha sonra, bir tohum (bezelye) içinde hapsedilmiş olan bitki embriyosuna gelişir.

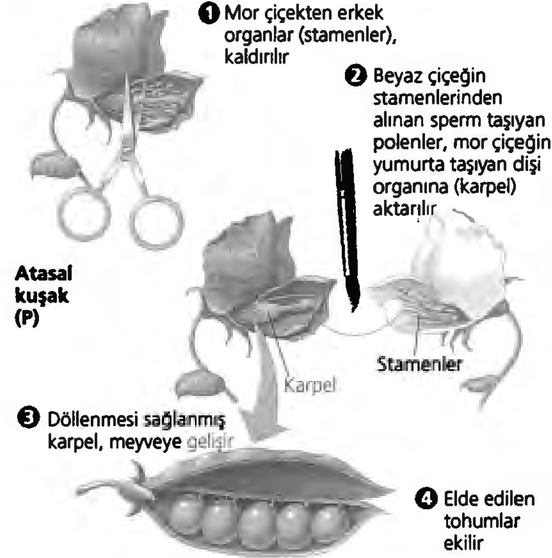
*Şekil 13.6b'de öğrendiğiniz gibi bitkiler mayozda, gamet değil, spor üretirler. Bezelye gibi çiçekli bitkilerde her spor, sadece birkaç tane hücre içeren mikroskobik haploid gametofite gelişir ve ana bitki üzerinde konumlanmıştır. Gametofit polen taneleri içerisinde spermleri, karpel içerisinde yumurtaları üretir. Karmaşık olmasın diye, bitkilerde döllenmeyi tartışırken gametofit evreyi dahil etmeyeceğiz.

▼ **Şekil 14.2** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

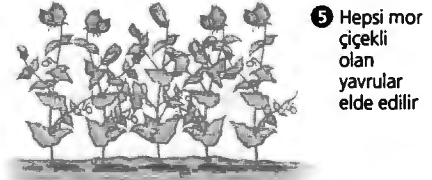
Bezelye Bitkilerini Çaprazlama

UYGULAMA
Bilim insanları, bir organizmananın arıdöl iki varyatesini çaprazlayarak (eşleştirerek), kalıtım modelini çalışabilirler. Bu örnekte Mendel, çiçek rengi farklı bezelye bitkileri arasında çaprazlama yapmıştır.

TEKNİK



BULGULAR. Beyaz çiçeğin poleni mor çiçeğe aktarıldığına, ilk kuşaktaki tüm hibritler mor renkli olmaktadır. Sonuç ters-çaprazlama durumunda yani mor çiçeklerden beyaz çiçeklere polen transferi yapıldığında da aynı olmaktadır.



Mendel, böylece, oluşan yeni tohumların ebeveynlerinden her zaman emin olabiliyordu.

Mendel çalışmalarında, sadece iki ayrı alternatif formu olan karakterleri izlemeyi tercih etti. Örneğin, onun bitkileri ya mor çiçekli ya da beyaz çiçekliydi; bu iki renk arasında ara bir renge sahip varyete bulunmamaktaydı. Mendel eğer tohum ağırlığı gibi, bireyler arasında sürekli (nicel) değişim gösteren bir karakteri kullanmış olsaydı büyük bir olasılıkla kalıtımın doğasını keşfetmeyi başaramayacaktı. (Bunun nedenini daha sonra öğreneceksiniz).

Mendel, aynı zamanda, varyeteler ile deneylerine başlarken, birçok kuşak bitkilerin kendi kendini döllemesini sağlamış ve ebevyn bitkilerden emin olmak için, bu çaprazlamalardan elde ettiği aynı varyeteleri kullanmıştır. Böyle bitkilere **arıdöl** adı verilir. Örneğin eğer mor çiçekli bir bitki eğer arıdöl ise, kendi kendini döllediğinde oluşan tüm tohumlardan gelecek kuşaklarda gelişecek bitkilerin hepsi mor çiçekli olacaktır.

Tipik bir üretim deneyi yaparken Mendel iki zıt özelliğe sahip kendileşen bezelye çeşitlerini, örneğin mor ve beyaz çiçek rengine sahip bitkileri kullanmıştır (bakınız Şekil 14.2). Arıdöl olan iki çeşidin bu şekilde *çaprazlanması* ya da eşleştirilmesine, **melezleme (hibritleşme)** adı verilir. Burada arıdöl ebeveynlere **P kuşağı** (parental kuşak) ve bunların hibrit yavrularına da **F_1 kuşağı** (birinci filial kuşak, *filial* kelimesi Latince "oğul" anlamına gelir) denir. Bu F_1 kuşağının kendi-kendini döllemesine izin verilerek **F_2 kuşağı** meydana getirilir (ikinci filial kuşak). Mendel, tüm özellikleri en azından bu ilk üç kuşak yani P, F_1 ve F_2 kuşakları boyunca izlemiştir. Mendel eğer deneylerine F_1 kuşağında son vermiş olsaydı kalıtımın temel ilkelerini gözden kaçıracaktı. Mendel'in F_2 bitkileri üzerinde yaptığı binlerce genetik çaprazlamadan elde ettiği nicel analizler, bugün dağılım ilkesi ve bağımsız açılım olarak bildiğimiz kalıtımın temel iki kuralını bulmasını sağlamıştır.

Ayrılma Kuralı

Eğer kalıtımın karışım modeli doğru olsaydı, mor-çiçekli ve beyaz-çiçekli bezelye bitkileri arasında yapılan çaprazlamadan elde edilen F_1 hibritleri, P kuşağındaki bitkilerin çiçek renklerinin bileşimi olan açık mor renkli çiçeklere sahip olması gerekirdi. Şekil 14.2'e dikkat ederseniz yapılan deneyin çok farklı sonuçlar ürettiğini görürsünüz: Oluşan F_1 yavrularının hepsi, mor çiçekli ebeveynlerinki kadar mor renkli olan çiçeklere sahip olmuştur. Beyaz çiçekli bitkilerin, hibritlere yapmış olduğu genetik katkıya ne olmuştur? Eğer onlar kaybolduysa o zaman F_1 bitkileri, F_2 kuşağında yalnızca mor çiçekli yavrular üretebilirdi. Ancak, Mendel F_1 bitkilerinin kendi-kendilerini döllemelerine izin verip elde ettiği tohumları ektiğinde, beyaz-çiçek özelliğinin F_2'de yeniden ortaya çıktığını gördü.

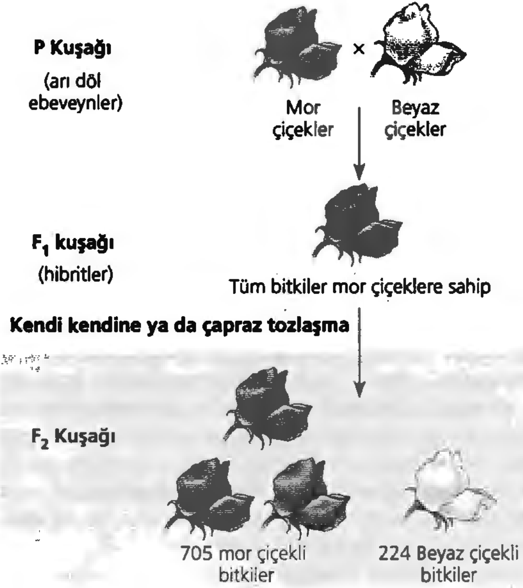
Mendel çok geniş örneklem büyüklükleri kullandı ve sonuçlarını çok büyük bir titizlikle kaydetti: Buna göre F_2 bitkilerinin 705'i mor çiçekli, 224'ü beyaz çiçekliydi. Bu veriler, yaklaşık olarak üç mor : bir beyaz oranına uymaktaydı **(Şekil 14.3)**. Mendel, beyaz çiçekten sorumlu kalıtsal faktörün F_1 bitkilerinde kaybolmadığı; ancak, mor çiçek faktörü mevcut olduğunda her nasılsa beyaz-çiçekten sorumlu faktörü gizlediği ya da maskelediği sonucuna vardı. Mendel'in terminolojisinde mor çiçek rengi *baskın* (*dominant*) özellikti, beyaz çiçek rengi ise *çekinik* (*resesif*) özellikti. F_2 kuşağında beyaz çiçekli bitkilerin tekrar görünmesi, beyaz çiçek oluşumundan sorumlu kalıtım faktörünün, F_1 hibritlerindeki mor çiçek faktörü ile bir arada bulunmakla seyreltilmeye uğramamış ya da yıkılmamıştır.

Mendel, aynı kalıtım modelini her biri iki ayrı özellikle temsil edilen diğer altı karakterde de gözlemledi **(Tablo 14.1)**. Örneğin, Mendel, arıdöl düz yuvarlak tohumlu bezelyeyi, buruşuk tohumlu bezelye ile çaprazladığında oluşan F_1 hibritlerinin hepsi yuvarlak tohum üretti; yuvarlak tohum, tohum biçimi için baskın özelliktir. F_2 kuşağında, tohumların %75'i düz, %25'i buruşuktu —yani Şekil 14.3'de olduğu gibi 3:1 oranında. Şimdi, Mendel'in kendi deney sonuçlarından ayrılma kuralını nasıl çıkardığını görelim. Takip eden tartışmada, Mendel tarafından kullanılmış bazı terimler yerine günümüzde kullanılan terimleri kullanacağız. (Örneğin,

▼ **Şekil 14.3** **SORGULAMA**

Bezelye bitkilerinin F_1 hibritleri kendi kendilerini döllediklerinde ya da karşılıklı döllenme gerçekleşirse F_2 kuşağında hangi özellikler ortaya çıkar?

DENEY Groger Mendel, 1860'larda, Bürn-Avusturya'daki bir manastırın bahçesinde bezelye bitkisinin çiçek rengi karakterini kullanarak iki kuşak boyunca özellekleri izledi. Arıdöl mor çiçekli bitkiler ile beyaz çiçekli bitkileri çaprazladı (çaprazlamalar x işareti ile gösterilir). Oluşan F_1 hibritlerinin kendi kendilerini döllemelelerine ya da diğer F_1 hibritleriyle karşılıklı olarak döllenmelerine izin verildi. Ondan sonra F_2 kuşağındaki bitkilerin çiçek rengi gözlendi.



BULGULAR F_2 kuşağında yaklaşık 3:1 oranında hem mor çiçekli hem de beyaz çiçekli bitkiler ortaya çıktı.

SONUÇ Çekinik özellikten (beyaz çiçekler) sorumlu "kalıtım faktörleri", F1 kuşağında yıkılmamış, ortadan kaldırılmamış, ya da karıştırılmamıştır; fakat, başat özellik olan mor çiçekten sorumlu faktörün varlığıyla sadece maskelenmiştir.

KAYNAK G. Mendel, Experiments in plant hybridization, *Proceedings of the Natural History Society of Bürnn* 4:3-47 (1866).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer P kuşağından mor çiçekli iki bitkiyi çaprazlayacak olsaydınız, yavru dölde gözlemlemeyi beklediğiniz özelliklerin oranları neler olurdu? Açıklayınız.

Tablo 14.1 Mendel'in bezelye bitkilerindeki yedi karakter için yapmış olduğu F_1 çaprazlamalarının sonuçları

Karakter	Başat Özellik	×	Çekinik Özellik	F_2 kuşağı Başat: Çekinik	Oran
Çiçek rengi	Mor	×	Beyaz	705:224	3.15:1
Çiçek konumu	Aksiyal	×	Uçta	651:207	3.14:1
Tohum rengi	Sarı	×	Yeşil	6,022:2,001	3.01:1
Tohum biçimi	Yuvarlak	×	Buruşuk	5,474:1,850	2.96:1
Tohum zarfı biçimi	Şişkin	×	Boğumlu	882:299	2.95:1
Tohum zarfı rengi	Yeşil	×	Sarı	428:152	2.82:1
Gövde uzunluğu	Uzun	×	Cüce	787:277	2.84:1

Mendel'in "kalıtım faktörü" yerine "gen" terimini kullanacağız).

Mendel'in Modeli

Mendel, bezelye deneyindeki F_2 bitkileri arasındaki gözlemlerine dayanarak 3:1 kalıtım tarzını açıklayan bir model geliştirdi. Bu modeli yapmak için ilgili dört kavramı tanımlamalıyız; bunların dördüncüsü ayrılma kuralıdır.

Birincisi, *genlerin alternatif versiyonları (farklı alleller), kalıtılan karakterlerdeki varyasyonlardan sorumludurlar.* Örneğin bezelye bitkisinde çiçek renginden sorumlu genin, biri mor çiçek için diğeri beyaz çiçek için olmak üzere iki farklı versiyonu vardır. Bir genin böyle alternatif versiyonlarına, **allel** adı verilir (**Şekil 14.4**). Bugün bu kavramı, kromozom ve



▲ **Şekil 14.4 Genlerin alternatif versiyonları, alleller.** Vücut hücresi, her kromozomun iki kopyasına (bir homolog çift oluştururlar) ve her genin iki kopyasına sahiptir; alleler, aynı ya da birbirinden farklı olabilir. Bu şekil, F1 hibrit bezelye bitkisindeki homolog kromozom çiftini göstermektedir. Paternal kalıtılan kromozom (mavi), polen tanesi içerisindeki spermin içerisinde bulunur ve mor çiçek için allele sahiptir. Maternal kalıtılan kromozom (kırmızı), karpel içerisindeki yumurta içerisinde bulunur ve beyaz çiçek için allele sahiptir.

DNA ile ilişkilendirebilmekteyiz. Bölüm 13'te de bahsettiğimiz gibi her gen belirli bir kromozomun belirli bir yerinde ya da lokusundaki nukleotid dizisidir. Fakat bu lokustaki DNA'nın nükleotit dizisi çok az değişebilir ve bundan dolayı da onun bilgi içeriği çok az değişebilir. Mor çiçek alleli ve beyaz çiçek alleli, bezelye bitkisi kromozomlarından birisinin üzerinde yer alan çiçek rengi lokusundaki olası iki DNA sekansı varyasyonudur.

İkincisi, *bir organizma, her karakter için, her biri bir ebeveynden gelmek üzere bir genin iki kopyasını kalıtım yoluyla alır.* (Bunlara, aynı zamanda, o genin alleleri denir). Mendel, bu çıkarımı kromozomların rolünü hatta varlığını bilmeden yapmıştır. Bölüm 13'ten hatırlayacağınız üzere diploid bir organizmanın her vücut hücresi, her bir seti bir ebeveynden gelen iki takım kromozoma sahiptir. Böylece, diploid bir hücredeki bir genetik lokus, özgül bir kromozom çiftinin her bir homologu üzerinde bir kez olmak üzere aslında iki kez temsil edilir. Mendel'in P kuşağındaki andöl bitkilerinde olduğu gibi, belirli bir lokusdaki alleler özdeş olabilir. Ya da F_1 hibritlerindeki gibi iki allel birbirinden farklı olabilir (bakınız Şekil 14.4).

Üçüncüsü, *eğer lokusdaki iki allel farklı ise bu durumda bunlardan biri olan* ***başat allel*** *organizmanın görünümünü belirler; diğeri yani* ***çekinik allel*** *ise organizmanın genel görünümünde kayda değer bir etkiye sahip olmaz.* Mor çiçekten sorumlu allel başat olduğundan Mendel'in F_1 bitkileri mor çiçekliydi; beyaz çiçekten sorumlu allel ise çekiniktir.

Dördüncüsü ve Mendel modelinin son bölümü ***ayrılma kuralı*** *olup kalıtılabilir karakterlerden sorumlu iki allelin, gamet oluşumu sırasında ayrılıp (biri diğerinden ayrılır) farklı gametlere gitmesinden bahseder.* Böylece yumurta ya da sperm, gamet üreten organizmanın somatik hücrelerinde mevcut olan iki allelden yalnızca birisini alır. Kromozomlar açısından baktığımızda bu ayrılma, bir homolog kromozom çiftinin iki üyesinin mayozda ayrılıp farklı gametlere gitmesine karşılık gelmektedir (bakınız Şekil 13.7). Burada eğer bir organizma belirli bir karakter için özdeş allellere sahip ise —yani organizma bu karakter bakımından andöl ise—o zaman tüm gametlerde aynı allel bulunacağına dikkat ediniz. Ancak, eğer fark-

lı alleller mevcut ise, F_1 hibritlerinde olduğu gibi, gametlerin %50'si baskın alleli; %50'si çekinik alleli alacaktır.

Mendel'in yapmış olduğu çok sayıda çaprazlamlarının F_2 kuşağında gözlemlediği 3:1 oranından ayrılma modeli mi sorumludur? Çiçek rengi karakteri için, bu model, F_1 bireylerinde birbirinden farklı iki allelin mevcut olduğunu; bu allellerin ayrılarak gametlere gideceğini ve böylece gametlerin yarısının mor çiçek allelini yarısının da beyaz çiçek allelini alacağını öngörmektedir. Kendi kendini dölleme sırasında da bu iki tipe ait gametler rastgele olarak birleşecektir. Mor-çiçek alleli taşıyan bir yumurtanın, mor-çiçek alleli taşıyan bir sperm ile ya da beyaz-çiçek alleli taşıyan bir başka sperm ile birleşme şansı eşittir. Aynı durum beyaz-çiçek alleli taşıyan bir yumurta için de geçerlidir; ve sonuç olarak sperm ve yumurta için olası dört farklı birleşme kombinasyonu söz konusudur. **Şekil 14.5**, Punnet karesi kullanarak bu kombinasyonları resmetmiştir; **Punnett karesi,** genotipi bilinen bireyler arasındaki genetik çaprazlamaların sonuçlarını tahmin etmede kullanılan, bir diyagram yöntemidir. Burada başat alleli simgelemek için büyük harf kullanılırken bunun çekinik olanını belirtmek için aynı harfin küçüğünün kullanıldığına dikkat ediniz. Bizim örneğimizde *P*, mor-çiçek allеli; ve *p* beyaz-çiçek allelidir. Bunların geni, bazen *P/p* olarak gösterilir.

F_2 yavrularında, çiçekler hangi renkte olacaktır? Bitkilerin dörtte biri, iki adet mor çiçek alleli alacak, dolayısıyla bu bitkiler mor-çiçekli olacaktır. F_2 yavrularının yarısı tıpkı F_1 bitkileri gibi bir tane mor çiçek alleli bir tane de beyaz çiçek alleli alacaktır. Bu bitkiler de baskın özellik olan mor çiçeklere sahip olacaktır. Son olarak F_2 bitkilerinin dörtte biri, kalıtım yoluyla beyaz çiçek renginden sorumlu iki allel alacak ve bu çekinik özelliği ifade edecektir. Böylece, özelliklerin 3:1 oranından sorumlu kalıtım modelini Mendel, F_2 kuşağında gözlemlemiştir.

Faydalı Genetik Sözlüğü

Bir karakter için bu karakteri kontrol etmekten sorumlu bir genin bir çift özdeş allelini taşıyan canlılara **homozigot** adı verilir. Şekil 15.5'deki atasal kuşaktaki mor çiçekli bitkiler, başat allel bakımından homozigottur (*PP*); beyaz çiçekli bitkiler ise çekinik allel bakımından homozigottur (*pp*). Homozigot bitkiler "arıdöldür"; çünkü onların gametlerinin hepsi aynı alleli içerir— bu örnekte ya *P* ya da *p*. Eğer başat homozigotları çekinik homozigotlar ile çaprazlarsak her yavru, tıpkı bizim çiçek rengi deneyindeki F_1 hibritlerinde olduğu gibi (bakınız Şekil 14.5), iki farklı allele yani *Pp*'ye sahip olacaktır. Bir gen bakımından iki farklı alleli olan canlılara, bu gen bakımından **heterozigot** denir. Homozigotların aksine heterozigotlar, farklı allellere sahip gametler üretir; onun için bunlar arıdöl değildir. Örneğin bizim F_1 hibritlerimiz ya *P*- ya da *p*- taşıyan gametler üretebilir. Böylece F_1 hibritleri kendi kendilerini döllediklerі zaman, hem mor çiçekli hem de beyaz çiçekli yavrular meydana getirir.

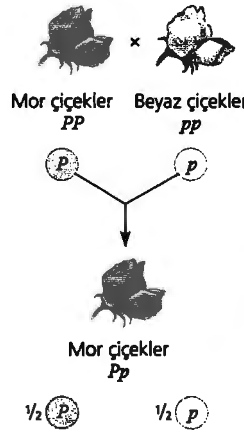
Başat ve çekinik allellerin farklı etkilerinden dolayı, bir organizmanın özellikleri, onun her zaman genetik bileşimini yansıtmaz. Bu nedenle bir organizmanın dış görünüşü ya da gözlemlenebilir özelliklerini yani onun **fenotipini,** onun genetik yapısı olan **genotipiten** ayırmamız gereklidir. Bezelye bitkilerindeki çiçek rengi örneği durumunda, *PP* ve *Pp* bitkileri, aynı fenotipe (mor); fakat farklı genotiplere sahiptirler. **Şekil 14.6**'da bu terimler özetlenmiştir. Burada "fenotipin" dış görünüş ile doğrudan ilgili özel-

Atasal kuşağın her bir arıdöl bitkisi, özdeş allellere sahiptir: *PP* ya da *pp*.

Gametler (daireler), çiçek rengi geni için her biri bir allel içerir.
Bu durumda, bir ebeveyn tarafından üretilen her gamet aynı allele sahiptir.

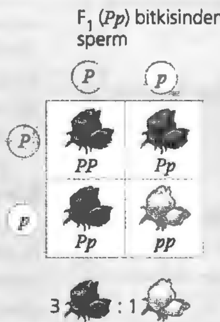
Atasal gametlerin birleşmesi, *Pp* kombinasyonuna sahip F_1 hibritlerini meydana getirir.
Mor çiçek alleli başat olduğundan, bu hibritlerin hepsi mor çiçeklidir.

Hibrit bitkiler gamet ürettiği zaman, iki allel ayrılır.
Gametlerin yarısı *P* allelini diğer yarısı *p* allelini alır.

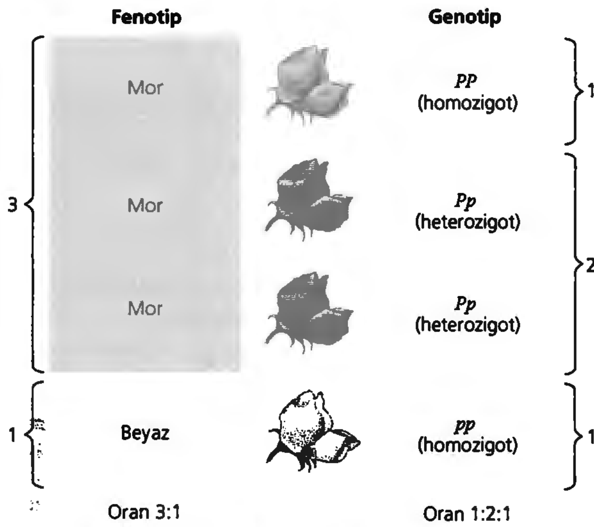


Buradaki Punnett karesi, F_1 x F_1 (*Pp* x *Pp*) çaprazlamasından gelen olası tüm allel kombinasyonlarını göstermektedir. Her kare, döllenmenin eşit olasılıklı ürününü göstermektedir. Örneğin, alttaki sol kutucuk yumurta (p) ve spermden (P) gelen genetik kombinasyonu göstermektedir.

Mendel F_2 kuşağında, gametlerin rastgele kombinasyonu ile, 3:1 oranının ortaya çıktığını gözlemledi.



▲ **Şekil 14.5 Mendel'in ayrılma kuralı.** Bu diyagram, Şekil 14.3'deki kuşaklardaki genetik yapıyı göstermektedir. Bu, tek bir genin allellerinin kalıtımı için Mendel modelini göstemektedir. Her bitki, çiçek rengini kontrol eden gen için iki alleldir; her ebeveyn bitkiden bir allel kalıtılmaktadır. F_2 kuşağındaki dölleri tahmin etmek için Punnett karesi oluşturulmuştur. Bir ebeveynden (burada, F_1 dişisi) gelen olası gametleri, karenin sol tarafına; diğer ebeveynden (burada, F_1 erkeği) gelen olası gametleri karenin üst tarafında listelenmiştir. Kutular, dişi ve erkek gametlerin olası tüm birleşmelerden gelen yavruları göstermektedir.



▲ **Şekil 14.6 Fenotip ve genotip.** Çiçek rengi çaprazlamasından elde edilen yavruların fenotip sonuçları tipik olarak 3:1 fenotip oranına uymaktadır. Ancak genotip bakımından mor çiçekli bitkilerin iki grubu vardır; *PP* (homozigot), *Pp* (heterozigot) ve genotip oranı 1:2:1 şeklindedir.

likler kadar fizyolojik özelliklere de işaret ettiğine dikkat ediniz. Örneğin, normal kendi kendini dölleyebilme yeteneğinden yoksun olan bir bezelye çeşidi vardır. Bu fizyolojik varyasyon (kendi kendini dölleyememe), bir fenotipik özelliktir.

Test çaprazı

Mor çiçekleri olan "genotipini bilmediğimiz" bir bezelye bitkimiz olduğunu varsayalım. Hem homozigotlar (*PP*) hem de heterozigotlar (*Pp*) aynı mor çiçek fenotipine sahip olduğundan, çiçek rengine bakarak bu bitkinin homozigot mu yoksa heterozigot mu olduğunu söyleyemeyiz. Genotipini belirlemek için bu bitkiyi, sadece çekinik allelli (*p*) gamet üreten beyaz çiçekli bir bitki (*pp*) ile çaprazlayabiliriz. Çünkü genotipini bilmediğimiz bitkinin gametindeki allel tarafından yapılan katkı, meydana gelecek yavrunun genotipini belirleyecektir (**Şekil 14.7**). Eğer, çaprazlama sonucu oluşan yavruların tamamı mor çiçekli olursa, bu durumda genotipi bilinmeyen bitkinin başat allel bakımından homozigot olduğunu anlarız; zira *PP* × *pp* çaprazlamasından oluşacak olan yavruların hepsinin genotipi *Pp* olacaktır. Fakat, eğer yavrular arasında hem mor hem de beyaz çiçekli olanlar görülürse, bu durumda mor çiçekli ebeveyn, heterozigot olmak zorundadır. *Pp* × *pp* çaprazlanması sonucu oluşacak yavruların 1:1'lik bir fenotipik orana sahip olması beklenecektir. Genotipi bilinmeyen bir organizmanın çekinik homozigot bir organizma ile çaprazlanmasına **test çaprazı** adı verilir; çünkü, bu çaprazlama organizmanın genotipini açığa çıkarabilmektedir. Bu yöntem de Mendel tarafından bulunmuş ve genetikçierin önemli bir aracı olmaya devam etmiştir.

Bağımsız Açılım Kuralı

Mendel, ayrılma kuralını, çiçek rengi gibi yalnızca *tek* bir karakteri izlediği çaprazlama deneylerinden çıkartmıştır. Mendel'in arıdöl ebeveynlerle yaptığı çaprazlamalarda ürettiği F_1 dölündeki yavruların hepsi, **monohibritti**; yani, çaprazlamada takip edilen belirli bir karakter bakımından heterozigottu. Böyle heterozigotlar arasında yapılan çaprazlamaları **monohibrit çaprazlama** olarak adlandırırız.

Mendel, kalıtımın ikinci kuralını, tohum rengi ve tohum şekli gibi *iki* karekteri aynı zamanda izleyerek tanımladı. Bezelye tohumları sarı ya da yeşil olabilir. Tohumlar, aynı zamanda, ya yuvarlak (düz) ya da buruşuk olabilir. Mendel, tek-karakterli çaprazlamalardan, sarı tohumlardan sorumlu allelin baskın (*Y*); yeşil tohumlardan sorumlu olanın ise çekinik (*y*) olduğunu biliyordu. Aynı şekilde tohum biçimi karekteri bakımından yuvarlak (düz) olan tohumlardan sorumlu allel baskın (*R*), buruşuk tohumlu olanlardan sorumlu allel ise çekiniktir (*r*).

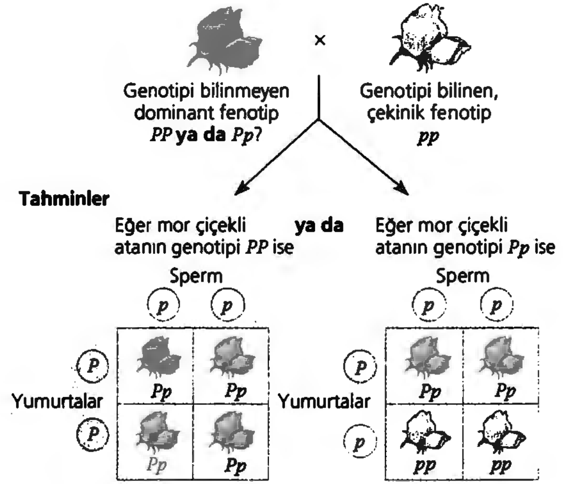
İki arıdöl bezelye çeşidinin bu iki karakterin *her ikisi* bakımından birbirinden farklılık gösterdiğini, ve sarı-düz tohumlu (*YYRR*) bitkiler ile yeşil-buruşuk tohumlu (*yyrr*) bitkilerin

▼ **Şekil 14.7** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Test Çaprazlaması

UYGULAMA Bir canlının, bezelye bitkisindeki mor çiçekler gibi, göstermiş olduğu dominant özellik dominant allel bakımından homozigot ya da heterozigot olabilir. Canlının genotipini belirlemek için genetikçiler, test çaprazlaması yaparlar.

TEKNİK Test çaprazlamasında, genotipi bilinmeyen bireyler, çekinik özelliği (bu örnekte beyaz çiçekler) gösteren homozigot bireyler ile bireyler çaprazlanır ve olası sonuçları tahmin etmek için Punnett karesi kullanılır.



BULGULAR Bilinmeyen atasal genotipi (bu örnekte *PP* ya da *Pp*) saptamak için elde edilen sonuç, tahmini sonuçlar ile eşeleştirilir. Test çaprazlamasında beyaz çiçekli bitkiden alınan poleni, mor çiçekli bitkinin karpelineaktardık; bunun zıttı (resiprokal) çaprazlama da aynı sonuçları verecektir.



çaprazlandığı bir atasal kuşak düşünelim. F_1 bitkileri, her iki karakter bakımından heterozigot (*YyRr*) olan **dihibritler**den oluşacaktır. Ancak, bu iki karakter —yani tohum rengi ve tohum biçimi— ebeveynlerden yavrulara bir paket biçiminde mi aktarılmaktadır? Başka bir deyişle *Y* ve *R* alleleri kuşaklar boyunca her zaman birlikte mi kalmaktadır? Yoksa tohum rengi ve tohum yapısı birbirinden bağımsız olarak mı kalıtılır? **Şekil 14.8**, F_1 dihibritleri arasında gerçekleştirilen bir **dihibrit çaprazlamanın** bu iki hipotezden hangisinin doğru olduğunu nasıl belirlediğini göstermektedir.

YyRr genotipine sahip olan F_1 bitkileri, bu hipotezlerden hangisinin doğru olduğuna bakmaksızın, sarı tohumlu ve yuvarlak (düz) biçimli, yani her iki baskın fenotipi de gösterir. Deneydeki asıl adım, F_1 bitkileri F_2 yavrularını vermek üzere kendi kendini döllediği zaman ne olacağını görmemizdir. Eğer hibritler allelerini, P kuşağından kalıtım yoluyla aldıklarının aynı bileşimi şeklinde aktarmak zorunda iseler bu durumda yalnızca iki tip gamet oluşturmalıdırlar; yani *YR* ve *yr*. Bu "bağımlı ayrılma"hipotezi, F_2 kuşağındaki fenotipik oranın, tıpkı monohibrit çaprazlamasında olduğu gibi 3:1 olacağını ileri sürmektedir (bakınız Şekil 14.8 sol taraf).

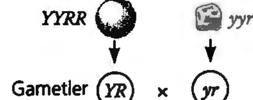
Alternatif hipoteze göre ise allellerin bu iki allel çifti, birbirinden bağımsız olarak ayrılmalıdırlar. Başka bir deyişle, genler gametler içerisinde olası tüm allelik kombinasyonlar halinde bulunurlar; her gamette her bir genin bir alleli mevcuttur. Bizim örneğimizdeki F_1 bitkisi, dört gamet sınıfını eşit miktarlarda üretir: *YR, Yr, yR* ve *yr*. Eğer bu dört sınıfa ait spermler, aynı dört sınıfa ait yumurtalar ile bileşirlerse, sonuçta Şekil 14.8'de (sağ tarafta) gösterildiği gibi F_2 kuşağında allellerin birleşebileceği 16 (4x4) eşit olası yol ortaya çıkacaktır. Bu kombinasyonlar sonucunda, 9:3:3:1 oranında dört farklı fenotipik kategori (dokuz sarı-düz; üç yeşil-düz; üç sarı-buruşuk ve bir yeşil-buruşuk) ortaya çıkacaktır. Mendel bu deneyi yapıp F_2 yavrularını sınıflandırdığında, sonuçlar tahmin edilen 9:3:3:1 oranına yakındı. Deney sonuçları, tohum renginden ya da tohum biçiminden sorumlu genin allellerinin diğer genin allellerinden bağımsız olarak gametlere geçtiğini savunan hipotezi desteklemiştir.

Mendel, yedi bezelye karakterini çeşitli dihibrit kombinasyonlar şeklinde denemiş ve F_2 kuşağında her seferinde 9:3:3:1'lik fenotipik oranı gözlemlemiştir. Ancak, Şekil 14.8'de dikkat edilirse iki karakteri ayrı ayrı düşünecek olursanız her biri için 3:1'lik bir oran olduğunu görebilirsiniz: yani, üç sarıya karşılık bir yeşil ya da üç düze karşılık bir buruşuk. Tek bir karakter ele alındığında alleller sanki bu bir monohibrit çap-

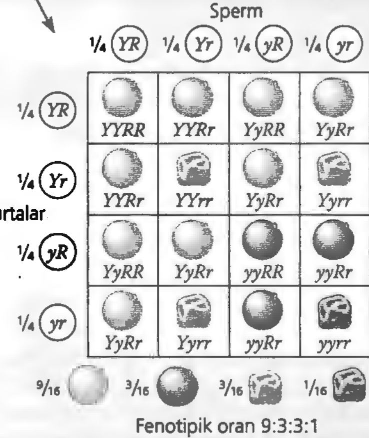
▼ **Şekil 14.8** **SORGULAMA**

Farklı karakterlerden sorumlu alleller, gametlere geçerken birbirlerinden bağımsız mı yoksa birbirlerine bağımlı olarak mı geçer?

DENEY Groger Mendel, tohum rengi ve tohum şekli karakterlerini, F_2 kuşağına kadar izledi. O, arıdöl sarı-yuvarlak tohumlu bitkiyi, arıdöl yeşil-buruşuk tohumlu bitkiyle çaprazlayarak F_1'deki dihibrid bitkileri elde etti. F_1 dihibridleri kendi kendini dölleyerek F_2 kuşağını üretti. İki varsayım (bağımlı ya da bağımsız açılım), farklı açılım oranlarının ortaya çıkmasını öngörmektedir.







BULGULAR

315 108 101 32 Yaklaşık olarak fenotipik oran9:3:3:1

SONUÇ Gözlenen fenotiplerin ikisinin ortaya çıkmasını, yani yeşil-yuvarlak tohumlar ve sarı-buruşuk tohumlar (bakınız sağ taraftaki Punnett karesi), sadece bağımsız açılım varsayımı doğru tahmin etmiştir. Tohum rengi ve tohum biçiminden sorumlu alleller, gametlere geçerken birbirlerinden bağımsız olarak geçmiştir.

KAYNAK G.Mendel, Experiments in plant hybridization, *Proceedings of the Natural History Society of Brünn* 4:3-47 (1866).

EĞER ÖYLE İSE? Mendel'in F1 bitkisinden aldığı poleni, her iki gen bakımından homozigot çekinik olan bitkinin dişi organına aktardığını farzedin. Bu çaprazlamayı yaparak, her iki varsayıma göre sonuçları gösterecek olan Punnett karelerini çiziniz. Bu çaprazlama, bağımsız açılımı aynı mükemmellikte desteklemiş olacak mıdır?

razlamaymış gibi ayrılırlar. Mendel'in dihibrit deneylerinin sonuçları, şimdi **bağımsız açılım kuralı** olarak ifade ettiğimiz kuralın temelini oluşturmuştur. Bu kural, *gamet oluşumu sırasında bir allel çiftinin diğer allel çiftinden bağımsız olarak ayrıldığını* söylemektedir.

Bu kural yalnız farklı kromozomlar üzerinde yer alan- yani homolog kromozomlar üzerinde yer almayan- genlere (allel çiftlerine) ya da aynı kromozom üzerinde birbirinden çok uzakta yer alan genlere uygulanır. (Bu ikinci durum, Bölüm 15'de, birbirine yakın konumlanmış olması nedeniyle birlikte kalıtılma eğiliminde olan genlerin daha kompleks kalıtım şekilleri incelenirken açıklanacaktır). Mendel'in incelemek için seçtiği tüm bezelye karakterleri, farklı kromozomlar üzerinde yer alan (ya da bir kromozom üzerinde uzak yerlerde konumlanmış) genler tarafından kontrol edilir. Bu durum, Mendel'in çok karakterli bezelye çaprazlamalarının sonuçlarını yorumlamasını büyük ölçüde basitleştirmiştir. Bu bölümde düşündüğümüz geride kalan örneklerin hepsi, farklı kromozomlar üzerinde yerleşmiş genleri kapsamaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 14.1

1. **ÇİZİNİZ** Çiçek konumu ve gövde uzunluğu bakımından heterozigot (*AaTt*) olan bezelye bitkisinin kendi kendini döllemesine izin veriliyor ve oluşan tohumların 400 tanesi ekiliyor. Bu çaprazlama için Punnett karesi çiziniz. Çiçekleri uç konumlu ve boyu cüce olan kaç tane yavru elde edileceğini tahmin ediniz? (Bakınız Tablo 14.1).
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Tohum rengi, tohum biçimi, tohum zarfı biçimi bakımından heterozigot bezelye bitkisinin (*YyRrIi*) üretebileceği tüm gametleri listeleyiniz. Bu "trihibritin" kendi kendini döllemesinden oluşacak yavruları tahmin etmek için ne büyüklükte bir Punnet karesi çizmeye ihtiyacınız olacaktır?
3. **BAĞLANTI KUR** Bazı bezelye bitkisi çaprazlamalarında, bitkiler kendi kendini döllemektedir. Kavram 13.1'e (ss.248-249) tekrar bakınız ve kendi kendini döllemenin eşeysiz üreme mi yoksa eşeyli üreme olarak mı düşünüldüğünü açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 14.2

Mendel kalıtımında olasılık kuralları geçerlidir

Mendel'in ayrılma ve bağımsız açılım kuralları, yazı-tura atma, zar atma ya da bir deste oyun kağıdından kart çekme de kullanılanlar ile aynı olasılık kurallarına uygun biçimde çalışır. Olasılık ölçüsü, 0 ile 1 arasında değişir. Olması kesin olan bir olayın olma olasılığı 1 iken olması kesin olarak *mümkün olmayan* bir olayın gerçekleşme olasılığı 0'dır. İki yüzü aynı olan bir parada tura gelme şansı 1 ise yazı gelme olasılığı 0'dır. Normal bir parada tura gelme şansı ½ iken yazı gelme şansı da ½'dir. 52 kartlık bir deste oyun kağıdından kupa asının çekilme olasılığı $^1/_{52}$'dir. Bir olay için olası tüm sonuçların toplamı 1 olmalıdır. Bir deste oyun kağıdından kupa ası dışında bir kart çekme olasılığı $^{51}/_{52}$'dir.

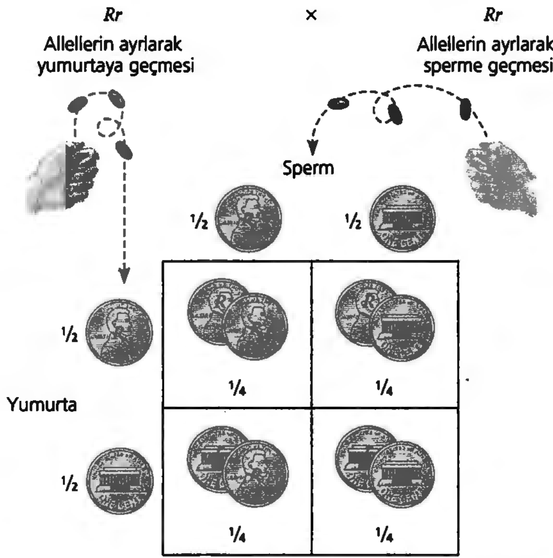
Yazı-tura atma olayının, olasılık konusunda önemli ölçüde öğretici yönü vardır. Parayı her attığımızda tura gelme olasılığı ½'dir. Herhangi bir atışın sonucu, önceki atışın sonucuna bakmaksızın ve ondan etkilenmeksizin gerçekleşir. Yazı-tura atma olayındaki gibi olaylar, genellikle bağımsız olaylar olarak ifade ederiz. Para atışı ister art arda tek bir para ile gerçekleştirilsin ister çok sayıda para ile eşzamanlı olarak gerçekleştirilsin, her atışın sonucu diğerlerinden bağımsızdır. İki ayrı para ile aynı anda atış yapılmasına benzer olarak, bir genin iki alleli, başka bir genin allellerinden bağımsız olarak gametlere geçerler (bağımsız ayrılma kuralı). Olasılığın iki temel kuralı, basit monohibrit çaprazlamalarda ve daha karmaşık çaprazlamalarda böyle gametlerin birleşmesinden gelecek ürünleri tahmin etmemize yardım edebilir.

Monohibrit Çaprazlamalara Uygulanan Çarpma ve Toplama Kuralları

Birbirinden bağımsız iki ya da daha fazla olayın bazı özgül kombinasyonlarda birlikte meydana gelme olasılığını nasıl saptayabiliriz? Örneğin, aynı anda atılan iki paranın ikisinin de tura gelme şansı nedir? **Çarpma kuralı**, bu olasılığı saptamak için, bir olayın meydana gelme olasılığını (bir paranın tura gelme olasılığı) diğer olayın meydana gelme olasılığı (diğer paranın tura gelme olasılığı) ile çarpılması gerektiğini ifade eder. Bu durumda, çarpma kuralını kullanarak, her iki paranın da tura gelme olasılığını ½ × ½ = ¼ olarak hesaplarız.

Aynı mantığı F_1 monohibrit çaprazlamasına uygulayabiliriz. Bezelye bitkisindeki kalıtsal karakter olarak kullanılan tohum biçimi için belirli bir F_1 bitkisinin genotipi *Rr* olsun. Heterozigot bitkide allellerin ayrılma olasılığının hesaplanması, para atışında elde edilecek sonuçların olasılıklarının hesaplanması gibidir: Üretilen her yumurtanın başat alleli (*R*) taşıma şansı ½, çekinik alleli (*r*) taşıma şansı ½'dir. Aynı olasılık, üretilen her sperm için de geçerlidir. Çekinik bir özellik olan buruşuk tohuma sahip belirli bir F_2 bitkisinin oluşması için, *r* alleli taşıyan sperm ve *r* alleli taşıyan yumurtanın bir araya gelmesi lazım. Döllenme olayında yer alan her iki gamette de *r* allelinin bulunma olasılığı, ½ (yumurtanın *r* allelini taşıma olasılığı) ile ½'nin (spermin *r* allelini taşıma olasılığı) çarpılmasıyla bulunur. Böylece çarpma kuralı bize, buruşuk tohumlu F_2 bitkisinin (*rr*) meydana gelme olasılığının ¼ olacağını bildirir (**Şekil 14.9**, arka sayfada). Benzer şekilde, F_2 bitkisinin tohum biçimi (*RR*) için her iki başat alleli taşıma olasılığı, ¼'tür.

Monohibrit çaprazlamadan gelen F_2 bitkisinin homozigot değil de heterozigot olma olasılığını hesaplamak için ikinci kurala başvurmamız gerekir. Şekil 14.9'a dikkat edecek olursanız başat allelin yumurtadan, çekinik allelin spermden gelebildiğini, ya da bunun tersi, göreceksiniz. Yani, F_1 gametleri *Rr* genotipli yavru üretmek için *biri diğerinden bağımsız* olan iki şekilde birleşebilir. Belirli bir heterozigot F_2 bitkisi için başat allel, ya yumurtadan ya da spermden gelir; fakat her ikisinden birlikte gelmez. **Toplama kuralına** göre, birbirinden bağımsız olarak gerçekleşen iki ya da daha fazla olaydan herhangi bir tanesinin meydana gelme olasılığı, onların bireysel olasılıklarının toplanmasıyla hesaplanır. Az önce gör-



▲ **Şekil 14.9 Allellerin ayrılması ve şans olayı anlamında döllenme.** Bir heterozigot (*Rr*), gamet oluşturduğu zaman allelerin dağılımı, tıpkı yazı-turada olduğu gibi, ya *R* ya da *r* şeklinde olacaktır. İki heterozigottan gelen yavrular arasındaki herhangi bir genotipin ortaya çıkma olasılığını saptamak için belirli allele (bu örnekte *R* ya da *r*) sahip yumurta ve spermin bireysel olasılıklarını birbiriyle çarparız.

düğümüz gibi, çarpma kuralı bize, şimdi birlikte toplayacağımız bireysel olasılıkları verecektir. Heterozigot F_2 bitkisi elde etmenin bir olası yolu, başat allelin yumurtadan, çekinik allelin spermden gelmesidir ve bunun olasılığı ¼'dür. Diğer olası bir yol ise başat allelin spermden, çekinik allelin yumurtadan gelmesidir ve bunun olasılığı da ¼'dür (bakınız Şekil 14.9). O zaman, toplama kuralını kullanarak bir F_2 bitkisinin heterozigot olma olasılığını ¼ + 1/4=1/2 olarak hesaplayabiliriz.

Karmaşık Genetik Problemlerinin Çözümünde Olasılık Kurallarının Kullanılması

Biz, aynı zamanda, çok karakter içeren çaprazlamaların ürünlerini tahmin etmede olasılık kurallarını uygulayabiliriz. Her allel çiftinin gamet oluşumu sırasında birbirinden bağımsız olarak ayrıldığını hatırlayınız (bağımsız açılım kuralı). Böylece dihibrit ya da diğer çok karakterli çaprazlamalar, birbirinden bağımsız olarak aynı anda gerçekleşen iki ya da daha fazla sayıda monohibrit çaprazlamaya eşdeğerdir. Monohibrit çaprazlamalardan öğrendiklerimizi uygulamak suretiyle, çok büyük Punnett karesi çizmeden F_2 kuşağındaki özgül genotiplerin meydana gelme olasılığını saptayabiliriz.

Şekil 14.8'de gösterilen *YyRr* heterozigotları arasındaki dihibrit çaprazlamayı düşünün. Önce, tohum rengi karakteri üzerine odaklanacağız. *Yy* genotipli bitkilerin monohibrit çaprazlaması sonucunda oluşacak yavruların olası genotiplerini ve oranları belirlemek için Punnett karesini kullandığımızda ¼ *YY*, ½ *Yy* ve 1/4 *yy* sonucuna ulaşırız. İkinci bir Punnett karesi çizerek yavruların tohum biçiminden sorumlu genotip tiplerini ve oranlarını saptamak için uyguladığımızda, aynı olasılıklara karşılaşırız: ¼ *RR*, ½ *Rr* ve 1/4 *rr*. Bu olasılıkları bildiğimizde, F_2 kuşağındaki her bir genotipin ortaya çıkma olasılığını belirlemek için basitçe çarpma kuralını kullanabiliriz. Buna iki örnek olarak, F_2 kuşağındaki olası iki genotipin (*YYRR* ve *YyRR*) ortaya çıkma olasılıklarını aşağıdaki gibi hesaplayabiliriz:

YYRR'nin olasılığı = ¼ (YY'nin olasılığı) × ¼ (*RR*) = 1/16

YyRR'nin olasılığı = ½ (*Yy*) × ¼ (*RR*) = ⅛

YYRR genotipi, Şekil 14.8'deki büyük Punnett karesinde sol üst köşedeki kutucuğa karşılık gelmektedir (bu kutucuk= 1/16). Şekil 14.8'deki büyük Punnett karesine dikkatlice bakınca 16 kutucuktan 2'sinin (1/8) *YyRR* genotipine karşılık geldiğini göreceksiniz.

Şimdi, Mendel genetiğindeki daha karmaşık problemleri çözmek için çarpma ve toplama kurallarını nasıl birleştirdiğimizi görelim. Üç karakterinin kalıtımını izleyeceğiniz iki bezelye bitkisi varyetesi arasındaki çaprazlamayı düşününün. Mor çiçekli, sarı ve yuvarlak tohumlu bir trihibrit bitkiyi (her üç gen için de heterozigot), mor çiçekli, yeşil ve buruşuk tohumlu bir bitkiyle (çiçek rengi için heterozigot, fakat diğer iki özellik için homozigot çekinik) çaprazlayalım. Mendel sembollerini kullanacak olursak bizim çaprazlamamız *PpYyRr* × *Ppyyrr*'dir. Bu çaprazlamadan elde edilecek yavruların ne kadarlık bir bölümü, bu üç karakterin *en az ikisi* için çekinik fenotipi gösterecektir?

Bu soruyu yanıtlamak için, bu koşulu yerine getiren tüm genotipleri listeleyerek başlayabiliriz: *ppyyRr, ppYyrr, Ppyyrr, PPyyrr*, ve *ppyyrr*. (Soruda en az iki çekinik özellik koşul olarak verilmiştir; son genotip, üç çekinik özelliği de içerdiğinden koşulu yerine getirmektedir). Sonra, *PpYyRr* × *Ppyyrr* çaprazlamasından gelen bu genotiplerin her biri için olasılıkları hesaplarız. Bunun için bizim dihibrit örneğimizde yaptığımız gibi, allel çiftlerinin bireysel olasılıklarını birlikte çarparız. Bu çaprazlamada heterozigot ve homozigot allel çiftleri (örneğin, *Yy* × *yy*) olduğuna, heterozigot yavruların meydana gelme olasılığının ½ ve homozigot yavruların meydana gelme olasılığının ½ olduğuna dikkat ediniz. En sonunda, en az iki çekinik özellik koşulunu yerine getiren farklı tüm genotipler için olasılıkları birbirine ilave etmek için toplama kuralını kullanabiliriz:

ppyyRr	¼ (*pp*'nin olasılığı) × ½ (*yy*) × ½ (*Rr*)	= 1/16
ppYyrr	¼ × ½ × ½	= 1/16
Ppyyrr	½ × ½ × ½	= 2/16
PPyyrr	¼ × ½ × ½	= 1/16
ppyyrr	¼ × ½ × ½	= 1/16
En az *iki çekinik* özelliğin bulunma şansı		= 6/16 ya da 3/8

Olasılık kurallarını kullanarak Punnett karesini doldurma işlemindekinden daha hızlı olarak genetik problemlerini çözebileceksiniz.

Biz, bir genetik çaprazlamadan gelen farklı genotiplere sahip yavruların tam sayısını, kesinlikle tahmin edemeyiz. Fakat olasılık kuralları bize, çeşitli ürünlerin ortaya çıkma *şansını* verir. Ekseriyetle daha büyük örneklem büyüklüğü, sonuçları bizim tahminlerimize daha fazla yakınlaştıracaktır. Mendel'in kendi çaprazlamalarından öylesine fazla sayıda yavru saymasının nedeni, kalıtımın istatistiksel özelliğini an-

laması ve olasılık kuralları hakkında keskin seziye sahip olmasıydı.

KAVRAM KONTROLÜ 14.2

1. Bir gen için başat allel *A* ve çekinik allel *a* 'dır. *AA* x *Aa* çaprazlamasından gelen yavrular arasında homozigot başat, homozigot çekinik ve heterozigot olanların beklenen oranları nelerdir?
2. Genotipleri *BbDD* ve *BBDd* olan iki organizma çiftleştiriliyor. *B/b* ve *D/d* genleri bağımsız açılım gösterdiklerine göre, bu çaprazalamadan gelecek tüm yavruların olası genotiplerini yazınız ve olasılık kurallarını kullanarak maydana gelecek her genotipin ortaya çıkma olasılığını hesaplayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** İki bezelye bitkisi arasında yapılan çaprazlamada (*PpYyIi* × *ppYyii*) üç karakterin (çiçek rengi, tohum rengi ve tohum zarfı şekli) izlenmesi düşünülmüştür. Bu üç karakterden en az iki tanesi için homozigot çekinik olan yavruların oranı kaçtır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 14.3

Kalıtım şekilleri, genellikle, basit Mendel genetiğinin öngördüğünden daha karmaşıktır

20. yüzyılda genetikçiler, Mendel'in prensiplerini yalnızca çeşitli canlılara uygulama alanında değil aynı zamanda kalıtımın esaslarını Mendel'in tarif ettiğinden çok daha karmaşık hallerini açıklama anlamında da geliştirdiler. Mendel'in genetiğin basit temellerini açıklamak için bezelye bitkisini seçmesi gerçekten çok yerindeydi (ya da şanslıydı). Zira, çalıştığı her karakter biri diğerine tam başat diğeri tam çekinik olan yalnızca iki allelli tek bir gen tarafından kalıtılmaktaydı. (Bir istisna vardı: Mendel'in tohum zarfı şekli karakteri, gerçekte iki gen tarafından saptanmaktadır). Kalıtılan karakterlerin hepsi böylesine basit bir tarzda kalıtılmaz; ve genotip ve fenotip arasındaki ilişki, nadiren böylesine açıktır. Mendel, diğer bezelye karakterlerinin ya da diğer bitki türlerinin yer aldığı çaprazlamalarda gözlemlediği daha karmaşık kalıtım tarzlarını, açıklayamayabileceğini kendi kendine anlamıştı. Bu durum Mendel genetiğinin (Mendelizm de denir) kullanışlılığını azaltmaz; çünkü, ayrılma ve bağımsız açılımın temel prensipleri, çok daha karmaşık kalıtım tarzlarına da uygulanabilir. Bu bölümde Mendel genetiğini, Mendel tarafından kaydedilmemiş kalıtım modellerine kadar genişleteceğiz.

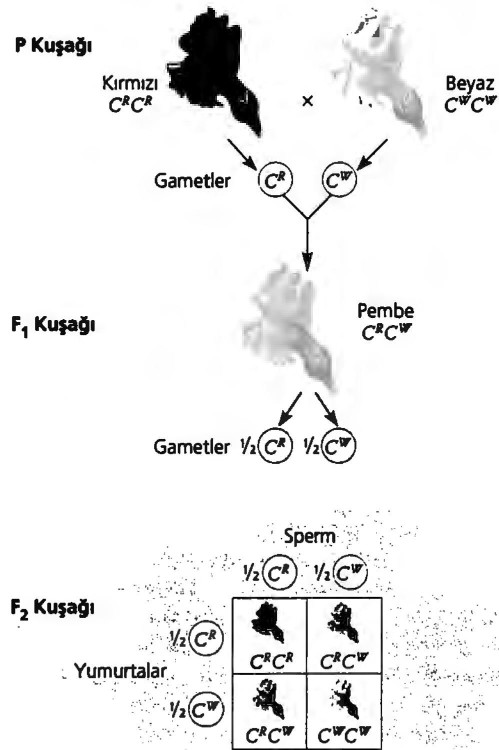
Tek Bir Gen İçin Genişletilmiş Mendel Genetiği

Tek bir gen tarafından belirlenen karakterlerin kalıtımı,, alleller tam başat ya da çekinik değilse, bir genin ikiden fazla alleli varsa ya da tek bir gen çok sayıda fenotip meydana getiriyorsa basit Mendel kalıtımı modellerinden sapma gösterecektir. Bu bölümde bu durumların her birine ait örnekleri tanımlayacağız.

Başatlığın Derecesi

Alleller, birbirlerine göre başatlık ve çekinikliklerini farklı derecelerde gösterebilirler. Mendel'in klasik bezelye çaprazlamasında F_1 dölü, her zaman, iki atasal varyetenin birisine benzerlik gösterir; çünkü, allel çiftlerindeki bir allel, diğerine karşı **tam baskındır.** Böyle bir durumda heterozigot ve homozigot başat olanların fenotipleri birbirinden ayırt edilemez.

Fakat bazı genler için, hiçbir allel tam baskın değildir; ve F_1 hibritleri, iki atasal varyetenin fenotipinin arasında bir görünüşe sahiptir. Bu durum **eksik baskınlık** olarak isimlendirilir. Kırmızı aslanağzı bitkisi beyaz aslanağzı bitkisiyle çaprazlanırsa, F_1 hibritlerinin hepsi pembe çiçekli olur (**Şekil 14.10**). Bu üçüncü ara fenotip, heterozigotların kırmızı çiçekli homozigotların sahip olduğundan daha az·miktarda



▲ **Şekil 14.10 Aslanağzı bitkisinde eksik baskınlık.** Kırmızı aslanağızları beyaz olanlar ile çaprazlandığında F_1 hibritleri pembe çiçekli olur. F_1 bitkilerinin allellerinin gametlere ayrılmasından sonra F_2 kuşağında genotip ve fenotip için her ikisinin oranları da 1:2:1 şeklinde olur. Hiçbir allel başat olmadığından büyük harf ve küçük harf kullanmak yerine, çiçek renginin allelleri, C harfinin üzerinde gösterilmiştir: C^R, kırmızı çiçek rengi allelini; C^W, beyaz çiçek rengi alleline işaret etmektedir.

? *Sınıf arkadaşlarınız, bu şeklin, karışım şeklinde kalıtım hipotezini desteklediğini iddia ettiklerini varsayın. Sınıf arkadaşlarınız ne söyleyebilirdi ve bunlara nasıl cevap verirdiniz?*

kırmızı pigment içeren çiçeklere sahip olmasından kaynaklanmaktadır. (Bu, Mendel'in bezelyelerindeki duruma benzemez; bunlarda *Pp* heterozigotlar, çiçeklerin mor olmasına yetecek kadar pigment üretir ve bunların çiçekleri *PP* homozigotlarının çiçeklerinden ayırt edilemez).

İlk bakışta, allellerin eksik baskınlık durumu, kalıtımın karışım hipotezi için kanıt sağlıyor gibi gelebilir; ancak karışım hipotezi, kırmızı ve beyaz özelliklerin, pembe hibritlerden hiçbir zaman elde edilemeyeceğini ileri sürmektedir. Oysa F_1 hibritleri kendi arasında çaprazlandığında meydana getirilen F_2 yavrularının fenotipik oranları bir kırmızı, iki pembe, bir beyaz şeklindedir. (Heterozigotlar ayrı fenotipe sahip olduğundan, F_2 kuşağı için genotip ve fenotip oranları aynıdır, 1:2:1). Pembe çiçekli bitkilerde üretilen gametlerde kırmızı çiçek ve beyaz çiçek allelerinin ayrılması, çiçek renginden sorumlu allellerin hibritlerde kalıtılabilir faktörler olarak varlıklarını koruduklarına ilişkin görüşü geçerli kılmaktadır. Yani kalıtım, birim faktörlerle gerçekleşmektedir.

Alleller arasındaki baskınlık ilişkisi konusunda bir diğer varyasyon, **eşbaskınlıktır (kodominanslık).** Bu varyasyonda, iki allelden her biri fenotipi ayrı ve ayırt edilebilir şekilde etkiler. Örneğin insanda MN kan grubu, kırmızı kan hücrelerinin yüzeyine M ve N adı verilen özgül moleküllerin bağlanmasından sorumlu, eşbaskın alleller tarafından belirlenir. İki farklı allelinin yer aldığı tek bir gen lokusu, bu kan grubunun fenotipini belirler. *M* alleli için homozigot (*MM*) olan bireyler, sadece M molekülü taşıyan kırmızı kan hücrelerine; *N* alleli için homozigot (*NN*) olan bireyler, sadece N molekülü taşıyan kırmızı kan hücrelerine sahiptir. Ancak *M* ve *N* allelleri için heterozigot olan bireylerin (*MN*), kırmızı kan hücrelerinin yüzeğinde *hem* M ve *hem* de N molekülleri mevcuttur. Burada MN fenotipinin M ve N fenotipleri arasında bir ara fenotip *olmadığına* ve eşbaskınlığın eksik baskınlıktan belirgin olarak farklı olduğuna dikkat ediniz. Heterozigotlarda her iki molekül de bulunduğundan *hem* M hem de N fenotipleri sergilenmektedir..

Baskınlık ve Fenotip Arasındaki İlişki Az önce, iki allelin göreceli etkisinin, bir allelin tam baskınlığından, diğer allelin eksik baskınlığına ve iki allelin eşbaskınlığına kadar değiştiğini gördük. Bir allelle *dominant* denmesinin nedeninin, onun çekinik alleli kontrolu altına almasından değil, etkisinin fenotipte görülmesinden dolayı olduğunu anlamak önemlidir. Alleller, basit olarak, bir genin nukleotid dizisindeki varyasyonlardır. Bir heterozigotta başat allel çekinik allel ile birlikte bulunduğu zaman, aslında aralarında hiç de etkileşim yoktur. Bu, genotipten fenotipe giden yolda baskınlık ve çekiniklik gündeme geldiğinde meydana çıkar.

Baskınlık ve fenotip arasındaki ilişkiyi göstermek için, Mendel'in çalıştığı karakterlerden birini kullanabiliriz —buruşuk bezelye tohumu biçimine karşı yuvarlak tohum. Başat allel (yuvarlak), tohumda nişastanın dalsız formunu dallı forma çevirmeye yardım eden bir enzimi kodlamaktadır. Çekinik allel (buruşuk), bu enzimin dalsız nişastanın birikmesine yol açan defektif formunu kodlamaktadır; bu durum, osmoz yoluyla tohum içerisine aşırı su girmesine yol açar. Daha sonra, tohum kuruduğunda buruşur. Eğer başat allel mevcut olsaydı, tohum içerisine aşırı su girmeyecekti ve tohum kuruduğu zaman buruşmayacaktı. Bir adet başat allelin bulunması, dallanmış nişastadan yeterli miktarda sentezlenmesini sağlayacak enzim üretecektir; bu demektir ki hem başat homozigotlar hem de heterozigotlar aynı fenotipe, yani yuvarlak tohuma, sahip olacaktır.

Baskınlık ve fenotip arasındaki ilişkiye daha yakından bakacak olursak, enteresan bir gerçekle karşılaşırız: her hangi bir karakter için allellerin gözlenen baskınlık/çekiniklik ilişkisi, fenotipi hangi düzeyde incelediğimize bağlılık göstermektedir. İnsanlarda kalıtsal bir bozukluk olan **Tay-Sachs hastalığı**, buna örnek oluşturur. Tay-Sachs hastalıklı çocukların beyin hücreleri, ilgili enzim uygun çalışmadığından bazı lipidleri metabolize edemez. Lipidler beyin hücrelerinde birikmeye başladığında, beyin hücreleri normal görevlerini yerine getiremez ve ölümcül bir sonuç ortaya çıkar; çocukta hastalık nöbetleri baş göstermeye başlar, körlük gelişir, motorik ve mental performansda dejenerasyon olur ve bir kaç yıl içerisinde ölür.

Tay-Sachs allelinin sadece iki kopyasını alan çocuklar (homozigot), bu hastalığa sahiptir. Böylece, *organizma* düzeyinde Tay-Sachs alleli, çekinik olarak nitelendirilir. Ancak, heterozigotlarda lipid metabolize eden enzimin aktivitesi, normal allel bakımından homozigot olan bireylerdeki ile Tay-Sachs hastalıklı bireylerdekinin arasında yer almaktadır. *Biyokimyasal* düzeyde gözlenen bu ara fenotip, bu iki allelin eksik baskınlık özelliğidir. Neyse ki heterozigot durum, bu hastalığa yol açmaz; çünkü, normal enzim aktivitesinin yarısı, görünüşte, beyindeki lipid birikmesini önlemek için yeterlidir. Analizimizi bir başka düzeye genişlettiğimizde, heterozigot bireylerin normal ve normal olmayan enzim moleküllerinden eşit sayıda ürettiğini görürüz. Böylece, *moleküler* düzeyde, normal allel ve Tay-Sachs alleli eşbaskındır. Görmüş olduğunuz gibi, allellerin tam baskın, eksik baskın ya da eşbaskın olması, fenotipin analiz edildiği düzeye bağlıdır.

Başat Allellerin Frekansı Bir populasyonda belirli bir karakterden sorumlu başat allelin çekinik allelden daha yaygın olacağını sanabilirsiniz; ancak bu doğru değildir. Örneğin, Amerika Birleşik Devletleri'nde her 400 bebekten biri, fazladan bir el ya da ayak parmağına sahip olarak doğmaktadır; bu durum polidaktili olarak bilinir. Bu duruma, başat bir allelin bulunması yol açmaktadır. Polidaktilinin frekansının düşük olması, her üyede beş parmağın olmasına yol açan çekinik allelin, populasyonda başat allelden çok daha yaygın olarak bulunduğuna işaret etmektedir. Bölüm 23'de populasyondaki allellerin nispi frekansının doğal seçmeden nasıl etkilendiğini öğreneceksiniz.

Çoklu Alleller

Mendel'in çalışmasında her bir bezelye karakteri için sadece iki allel vardır; ancak, genlerin çoğu ikiden daha fazla sayıda allelik forma sahiptir. Örneğin insanlarda ABO kan grupları, tek bir genin üç ayrı alleli tarafından saptanır: I^A, I^B ve *i*. Bir

(a) ABO kan grupları için üç allel ve onların karbonhidratları. Her allel, özgül bir karbonhidratı (allel üzerinde üst yazı olarak işaret edilmiş ve üçgen ya da daire şeklinde gösterilmiştir) kırmızı kan hücrelerine ekleyebilir.

Allel	I^A	I^B	i
Karbonhidrat	A △	B ○	yok

(b) Kan grubu genotipleri ve fenotipleri. Dört farklı fenotiple sonuçlanan altı olası genotip vardır.

Genotip	I^AI^A or I^Ai	I^BI^B or I^Bi	I^AI^B	ii
Kırmızı kan hücrelerinin görünüşü				
Fenotip (kan grubu)	A	B	AB	O

▲ **Şekil 14.11 ABO kan grupları için çoklu alleller.** Üç allelin farklı kombinasyonlarından dört çeşit kan grubu ortaya çıkar.

? *(b)'deki yüzey karbohidratlarının fenotipine dayanarak, alleller arasındaki baskınlık ilişkisi nasıldır?*

bireyin kan grubu (fenotipi), dört tipten biri olabilir: A, B, AB ya da O. Bu harfler, kırmızı kan hücrelerinin yüzeyinde bulunabilen iki karbonhidrata —A ve B— işaret etmektedir. **Şekil 14.11**'de şematik olarak gösterildiği gibi, bir insanın kan hücreleri karbonhidrat A'yı (A kan grubu), karbonhidrat B'yi (B kan grubu) ve her ikisini (AB kan grubu) taşıyabilir ya da hiçbirisini (O kan grubu) taşımayabilir. Kan nakillerinde, birbiriyle uyumlu olan kan gruplarının bilinmesi, ciddi öneme sahiptir (bakınız Bölüm 43).

Pleiotropi

Şu ana kadar klasik Mendel kalıtımında her genin bir fenotipik karakteri etkilediğini gördük. Ancak, çoğu gen çoklu fenotipik etkiye sahiptir. Bu durum, **pleiotropi** (Yunancada *pleion*, fazla demektir) olarak adlandırılır. Örneğin insanda pleitropik alleller, kistik fibozis ve orak-hücre anemisi gibi bu bölümde daha sonra tartışacağımız belirli kalıtsal hastalıklarla birlikte gelişen çoklu semptomlardan sorumludur. Bezelyelerde çiçek rengini belirleyen gen aynı zamanda tohumun dış yüzeyindeki kılıfın rengini de etkiler, bu kılıf, gri ya da beyaz olabilir. Organizmanın gelişiminden ve fizyolojisinden sorumlu, karmaşık moleküler ve hücresel etkileşimlerin olduğu göz önüne alınacak olursa, tek bir genin organizmadaki birtakım karekteri etkileyebilmesi sürpriz değildir.

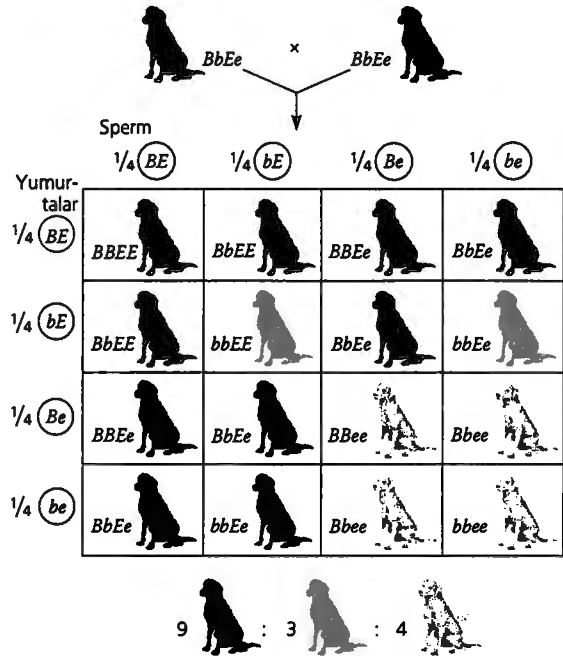
İki ya da Daha Fazla Gen İçin Genişletilmiş Mendel Genetiği

Baskınlık, çoklu alleller ve pleiotropi gibi kavramların tümü, tek bir genin allellerinin etkileri ile ilgilidir. Şimdi, belirli bir fenotipin belirlenmesinde iki ya da daha fazla genin yer aldığı iki durumu göz önünde bulunduracağız.

Epistasi

Epistasi (Yunancadaki "durdurma" ya da "beklemeye neden olan"), bir lokustaki bir genin ikinci bir lokustaki başka bir genin fenotipik ifadesini değiştirme olayıdır. Vereceğimiz bir örnek, bu kavramı açıklamaya yardım edecektir. Labrador köpeklerinde siyah kürk rengi, kahverengiye karşı başattır. Bu karektereden sorumlu iki alleli, *B* ve *b* olarak gösterelim. Kahverengi kürklü Labradorların genotipi *bb* olmalıdır; bu köpekler, çikolata renkli Labradorlar olarak bilinir. Ancak, hikaye daha uzundur. İkinci bir gen, kıllarda pigment depolanıp depolanmayacağını belirlemektedir. *E* ile gösterilen bir başat allel, ilk lokusdaki genotipe bağlı olarak siyah ya da kahverengi pigmentin depolanmasına neden olur. Fakat eğer Labrador, ikinci lokus için homozigot çekinikse (*ee*) kürk rengi, siyah/kahverengi lokusundaki genotipin ne olduğuna bakmaksızın, sarı olur. Bu durumda, pigment depolanmasından sorumlu olan genin (*E/e*), siyah ya da kahverengi pigment oluşumunu kontrol eden gene (*B/b*) karşı epistat olduğu söylenir.

Eğer her iki gen bakımından heterozigot olan siyah Labradorları (*BbEe*) çiftleştirecek olursak ne olur? Her ne kadar iki gen aynı fenotipik karakteri (kürk rengini) etkilese de, genler bağımsız açılım kuralına uyacaklardır. Bu durumda bizim çaprazlama deneyimiz aslında, tıpkı Mendel'in 9:3:3:1 oranını veren bir F_1 dihibrit çaprazlamasıdır. F_2 yavrularının genotiplerini göstermek için Punnett karesini kullanabiliriz (**Şekil 14.12**).



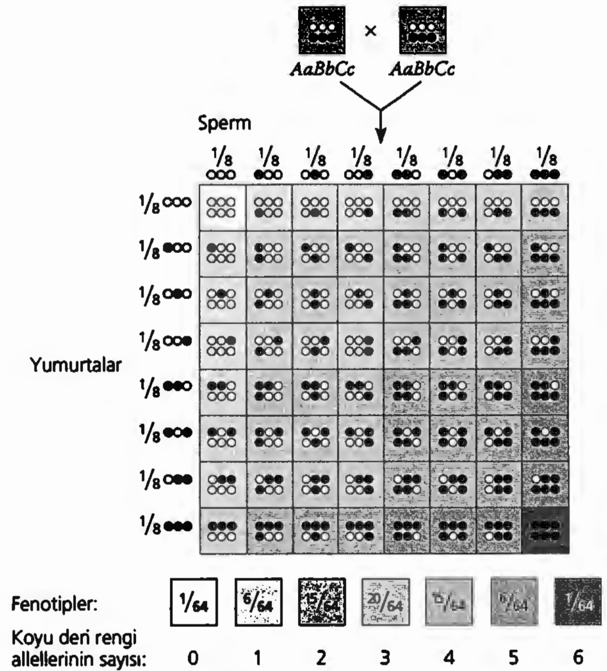
▲ **Şekil 14.12 Epistasi durumuna bir örnek.** Bu Punnett karesinde, genotipleri *BbEe* olan iki siyah Labrador köpeği arasındaki çiftleşmeden elde edilen yavruların genotipleri ve fenotipleri gösterilmiştir. *E/e* geni, kıl pigmentini şifreleyen *B/b* genine epistatiktir ve kılda renk pigmentinin depolanıp depolanmayacağını kontrol etmektedir.

Epistasi nedeniyle, F_2 yavruları arasında fenotipik oranlar, dokuz siyah, üç çikolata rengi (kahverengi) ve dört sarıdır. Başka epistatik etkileşimler, faklı oranlar ortaya çıkartır; fakat, hepsi 9:3:3:1 açılım oranının değişik verisyonlarıdır.

Poligenik Kalıtım

Mendel, mor ya da beyaz çiçek rengi gibi ya o ya da bu olma durumu temelinde sınıflandırılabilen, karakterler üzerinde çalışmıştır. Fakat insanlarda deri rengi ve ağırlık gibi pek çok karakter için ya o ya da bu şeklinde sınıflandırma yapmak mümkün değildir. Zira bu karakterler populasyonda belirli bir devamlılık içinde kademe kademe değişmektedir. Bunlara **nicel karakterler** adı verilir. Nicel varyasyonlar, genellikle, tek bir fenotipik karakter üzerine iki ya da daha fazla genin etkilerinin ilave edildiği **poligenik kalıtıma** işaret eder (tek bir genin birkaç fenotipik karakteri etkilediği pleiotropinin tersi durum).

Örneğin, insanlarda deri rengi pigmentasyonunun birbirinden bağımsız olarak kalıtılan en az üç gen tarafından (büyük bir olasılıkla daha fazla; ancak biz burada biraz basitleştireceğiz) kontrol edildiğine ilişkin güçlü kanıtlar bulunmaktadır. Şimdi, koyu renkli-deri oluşumuna neden olan üç genin her birinin allelerinin (*A, B* ya da *C*) deri rengine bir "birim" koyuluk eklediği; ve bu allellerin diğer allellere (*a, b* ya da *c*) karşı eksik baskın olduğunu düşünelim. *AABBCC* olan bir insan bu durumda oldukça koyu bir deriye sahip olurken, *aabbcc* olan bir başkasının derisi son derece açık renkli olacaktır. *AaBaCc* genotipli bir insanda ise deri rengi bunların arasında bir tonda olacaktır. Allellerin kumulatif (biriken) etkisi olduğundan *AaBbCc* ve *AABbcc* genotipleri, deri rengi koyuluğuna aynı genetik katkıyı (üç birimlik) yapacaktır. **Şekil 14.13**'de görüldüğü gibi, *AaBbCc* heterozigotları arasındaki bir eşleşmeden, yedi tane deri rengi fenotipi ortaya çıkabilmektedir. Bu şekildeki çok sayıda eşleşmelerden, meydana gelecek yavruların çoğunun ara değerde (deri rengi, orta aralıkta) fenotiplere sahip olacağı beklenecektir. Güneşte uzun süre kalma gibi bazı çevresel faktörler de deri-rengi fenotipini etkileyebilir.



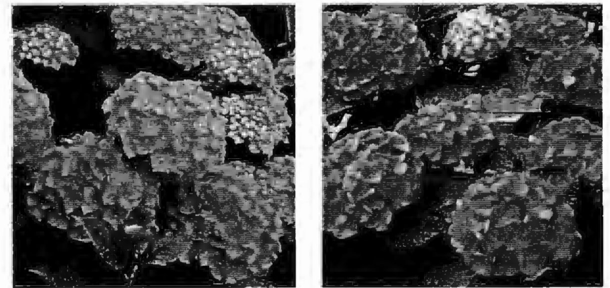
▲ **Şekil 14.13 Deri renginin poligenik kalıtımını açıklayan basitleştirilmiş bir model.** Bu modele göre, birbirinden bağımsız olarak kalıtılan üç farklı gen deri renginin koyuluğunu etkiler. Bu şeklin en üst kısmında iki kare ile gösterilmiş olan heterozigot bireylerin (*AaBbCc*) her biri, koyu deri renginden sormlu renkten sorumlu üç allel (*A, B, C*) ve açık deri renginden sorumlu üç allel (*a, b, c*) taşımaktadır. Punnett karesi, böyle heterozigotlar arasında gerçekleşen varsayıma dayalı çok sayıdaki eşleşmeden ortaya çıkan yavrulardaki ve gametlerdeki olası kombinasyonları göstermektedir. Sonuçlar, Punnett karesinin altında fenotipik oranlar şeklinde özetlenmiştir.

ÇİZİNİZ *Deri rengini (koyu deri rengi allellerinin sayısı) x -ekseninde, yavruların oranını y-ekseninde göstermek üzere bu sonuçların çubuk grafiğini çiziniz. Bu sonuçlara karşılık gelen bir eğri çizin ve yavrular arasında farklı fenotiplerin nispi oranlarının nasıl olduğunu tartışınız.*

Doğal ve Sonradan Edinilen: Fenotip Üzerinde Çevrenin Etkisi

Basit Mendel genetiğinden bir başka sapma, bir karakterin fenotipi, genotipe bağlı olduğu kadar çevreye de bağlı olduğu zaman ortaya çıkar. Tek bir ağaç, dışarıya karşı kilitli durumda genotipi olmasına karşın, güneş ve rüzgara maruz kalmalarına göre büyüklük, biçim ve yeşillik bakımından farklılık gösteren yapraklara sahiptir. İnsanlar için de beslenme vücut ağırlığını, spor yapma vücut gelişimini, güneşlenme deri rengini ve deneyim de zeka testlerinin sonuçlarını değiştirici etki yapabilir. Hatta genetik olarak özdeş olan tek yumurta ikizleri bile, kişisel yaşam şekillerine göre fenotipik farklılıklar gösterirler.

İnsanlardaki karakterlere, genlerin mi yoksa çevrenin mi —yani doğal olanın mı sonradan edinilenin mi— daha çok etkisi olduğu çok eskiden beri merak edilen ve hararetle tartışılan bir konu olduğu için burada buna bir çözüm arama çabasına girmeyeceğiz. Ancak şu kadarını söyleyebiliriz, genotip genellikle, değişmez şekilde tanımlanmış bir fenotiple bir arada olmaktan ziyade, çevresel etkilere uygun olarak çeşit-



▲ **Şekil 14.14 Çevrenin fenotip üzerindeki etkisi.** Bir genotipin dış görünümü genotipin etki altında olduğu çevresel faktörlere bağlı olan fenotipik bir orana yani reaksiyon normuna bağlıdır. Örneğin aynı genetik varyeteden olan fotoğraftaki ortanca çiçekleri toprak asiditesine ve aluminyum içeriğine göre mavi-menekşe renginden pembeye kadar değişen renklerde olabilirler.

lenmeler gösteren bir fenotipik olasılıklar dizisi ile ilişkilidir. Bu fenotipik diziye genotipin **reaksiyon normu** denir (**Şekil 14.14**). ABO kan grubu sistemi gibi bazı karakterler için bu reaksiyon normu, fazla geniş değildir; yani, bir anlamda belirli bir genotip, belirli bir fenotipin çok belirgin sınırlarda kalmasını zorlar. Bir insanın kanındaki alyuvar ve akyuvar sayıları gibi diğer bazı özellikler ise, yükseltiye, kişinin fiziksel aktivite düzeyine ve enfeksiyon ajanlarının bulunmasına bağlı olarak değişiklik gösterir.

Genel olarak reaksiyon normları, poligenik karakterler için daha geniştir. Çevre, deri renginin devamlılık gösteren varyasyonunda görmüş olduğumuz gibi bu karakterlerin nicel özelliğine katkı yapar. Hem kalıtsal hem de çevresel faktörler gibi çok sayıda etken, fenotipi birlikte etkilediği için, genetikçiler bu tip karakterler çok faktörlü anlamında gelen **multifaktoriyel** adını vermektedir.

Kalıtım ve Varyasyonun Mendel Görüşünde Bütünleşmesi

Şimdi, baskınlığın derecelerini, çoklu allelleri, pleiotropiyi, epistasiyi, poligenik kalıtımı ve çevrenin fenotipe olan etkilerini inceleyerek Mendel kalıtımı hakkındaki görüşlerimizi genişletmiş durumdayız. Bütün bu kazanımlanmızı bir araya getirerek kapsamlı bir Mendel genetiği kuramı halinde nasıl birleştirebiliriz? Bu işin püf noktası bu kitabın genel yaklaşım tarzına uygun olarak, tek genden hareket eden redüksiyonist yaklaşım ile fenotipik karakterler kavramı arasında geçişim yaparak organizmayı bir bütün olarak düşünmektedir.

Aslında *fenotip* terimi çiçek rengi ve kan grubu gibi sadece özgül bir karaktere gönderimde bulunmaz, aynı zamanda organizmayı bir bütün olarak ele alır— yani onun fiziksel görünüşü, iç anatomisi, fizyolojisi ve davranışı gibi *her yönüne* değinir. Benzer biçimde, *genotip* terimi de yalnızca tek bir gen lokusundaki alleller anlamında değil, bir organizmanın tüm genetik yapısını ifade etmek için kullanılabilir. Pek çok durumda bir genin fenotip üzerine olan etkisi, diğer genler ve çevresel faktörlerden etkilenir. Bu kalıtım ve varyasyon hakkındaki bütünleştirilmiş görüşte, bir organizmanın fenotipi, onun tüm genotipini ve özgün çevresel geçmişini yansıtmaktadır.

Genotipten fenotipe geçiş sürecinde oluşabilecek tüm olası olayları düşününce, Mendel'in ebeveynlerden yavrulara genlerin geçişini düzenleyen temel prensipleri meydana çıkarabilmesi gerçekten de oldukça etkileyicidir. Ayrılma ve bağımsız açılım adını verdiğimiz Mendel'in iki kuralı, genlerin (şimdi, genlerin allelleri olarak bildiğimiz, kalıtım "partikülleri") alternatif formlarındaki kalıtılabilir varyasyonların basit olasılık kurallarına göre kuşaktan kuşağa nasıl aktarıldığını açıklar. Bu kalıtım teorisi, bezelyeler, sinekler, balıklar, kuşlar ve insanlar için eşit derecede geçerlidir— aslında, eşeyli yaşam döngüsüne sahip her organizma için geçerlidir. Ayrıca, ayrılma ve bağımsız açılım kurallarını, epistasi ve nicel karakterler gibi kalıtım tarzlarını açıklamaya yardım etmek üzere genişleterek, Mendelizmin nasıl geniş uygulama alanları olduğunu görmeye başlarız. Mendel'in bezelye bahçesinden gelen kalıtım teorisi, günümüz modern genetiğine demir atmıştır. Bu bölümün son kısmında, özellikle kalıtsal hastalıkların geçişi konusunda durarak Mendel genetiğini, insan kalıtımına uygulayacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 14.3

1. *Eksik baskınlık* ve *epistasi* kalıtsal ilişkileri tanımlayan iki terimdir. Bu terimlerin arasındaki en temel farklılık nedir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer AB kan grubuna sahip bir adam, O kan grubuna sahip bir bayan ile evlenecek olursa bu çiftin çocuklarının olası kan grupları neler olabilir? Her tipin oranının ne olması beklenir?
3. Gri tüylü bir horoz, aynı fenotipli bir tavuk ile çiftleştiriliyor. 15 gri, 6 siyah ve 8 beyaz civciv elde ediliyor. Civcivlerdeki bu renklerin kalıtımı ile ilgili olarak en basit açıklama nedir? Gri horoz ve siyah tavuk arasında yapılan çaprazlamalardan, elde edilecek yavruların fenotipinin nasıl olması beklenir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **14.4**

İnsanlarda görülen pek çok özellik, Mendel kalıtım modeline uymaktadır

Bezelyeler, genetik araştırmalar için oldukça uygun materyaldir; ancak, aynı şeyi insanlar için söyleyemeyiz. İnsanlarda olgunluğa ulaşma süresi yaklaşık 20 yıl kadardır; ayrıca, insanlar bezelyeye ve diğer birçok türe göre çok daha az sayıda yavru meydana getirir. Daha da önemlisi yavrularının fenotiplerini incelemek üzere insan çiftleriyle üretim çalışmaları yapmak etik olmayacaktır! Tüm bu zorluklara karşın insanın kendi kalıtımını öğrenmeye karşı duyduğu arzu nedeniyle insan genetiği çalışmaları sürdürülmektedir. Yeni moleküler biyoloji teknikleri sayesinde, Bölüm 20'de göreceğimiz gibi, çok önemli bulgulara ulaşılmıştır; ancak, hala temel Mendel kuralları insan genetiği çalışmalarında etkisini sürdürmektedir.

Soyağacı Analizi

İnsanlar arasında bilimsel amaçlı eşleştirme sistemleri uygulanması mümkün olmadığı için, genetikçiler daha önce gerçekleşmiş evliliklerin sonuçlarını analiz etmek zorundadırlar. Onlar, belirli bir özellik açısından bir ailenin geçmişi hakkında bilgi toplayıp, bu bilgiyi ebeveyn ve çocukların kuşaklara geçen özelliklerini açıklayan aile ağacına monte ederek aile **soyağacını** oluştururlar.

Bir sonraki sayfada **Şekil 14.15a**'da alın kısmında saç çizgisindeki sivri hattın olmasını izleyen üç kuşaklık bir soyağacı örneği gösterilmiştir. Açık alın denen bu özellik, başat allel *W* ile kontrol edilmektedir. Açık alın alleli başat olduğundan, açık alınlı olmayan tüm bireyler homozigot çekinik (*ww*) olmalıdır. Ayrıca açık alınlı iki büyükatanın (büyükanne ve büyükbaba) genotipi (*Ww*) olmalıdır; çünkü, bunların çocuklarından bazıları homozigot çekiniktir. İkinci kuşaktaki açık alınlı çocukların hepsi heterozigot olmalıdır; çünkü onlar *Ww* × *ww* çaprazlamasının ürünleridir. Bu soyağacındaki üçüncü kuşak, yalnızca iki kız kardeşten oluşmaktadır. Bunlardan açık alınlı olan kardeş, ebeveynlerinin genotiple-

Anahtar

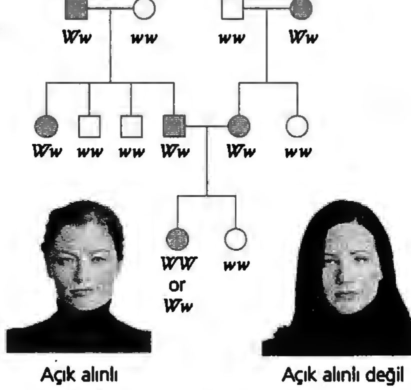
□ Erkek ■ Etkilenmiş erkek □—○ Eşleşme

○ Dişi ● Etkilenmiş dişi Yavrular, doğuş sırasına göre (ilk doğan en solda)

1.kuşak (büyük ebeveyn)

2.kuşak (ebeveyn, hala, amca)

3. kuşak (iki kız kardeş)



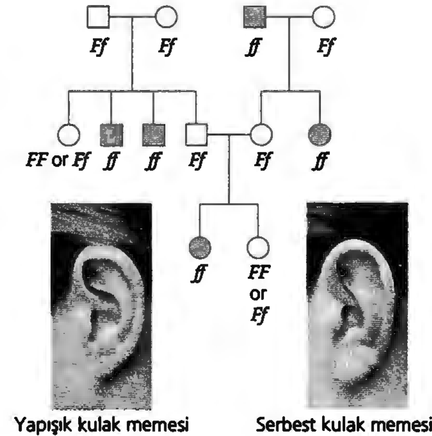
Açık alınlı Açık alınlı değil

(a) Yapışık kulak memesi özelliği, başat mıdır yoksa çekinik mi? Soyağacı analizleri için ipuçları: Üçüncü kuşakta ikinci sırada doğan kız çocuğunun, her iki ebeveyni de açık alınlı olmasına karşın kendisinin açık alınlı olmadığına dikkat ediniz. Böyle bir kalıtım şekli bu özelliğin başat bir allel tarafından kontrol edildiği varsayımını destekler. Eğer özellik çekinik allel tarafından kontrol edilseydi, çekinik özelliğe sahip olan her iki ebeveynin yavrularının hepsi çekinik fenotipe sahip olurdu.

1.kuşak (büyük ebeveyn)

2.kuşak (ebeveyn, hala, amca)

3. kuşak (iki kız kardeş)



Yapışık kulak memesi Serbest kulak memesi

(b) Yapışık kulak memesi özelliği, başat mıdır yoksa çekinik mi? Soyağacı analizleri için ipuçları: Üçüncü kuşakta birinci sırada doğan kız çocuğunun her iki ebeveyninde bu özellik olmamasına rağmen (onlar serbest kulak memesine sahiptir) kendisinin yapışık kulak memeli olduğuna dikkat ediniz. Eğer yapışık kulak memesi fenotipi, çekinik allel tarafından kalıtılıyorsa böyle bir kalıtım şekli kolayca açıklanır. Eğer, bu kalıtım şekli başat allele ugun olarak otaya çıkmışsa, o zaman ebeveynlerden en azından birisi bu özelliği gösteriyor olması gerekir.

▲ **Şekil 14.15 Soyağacı analizi.** Bu aile soyağaçlarından her biri, aynı ailenin özelliğini üç kuşak boyunca izlemektedir. Soyağacı analizinden de görüldüğü gibi iki özellik, farklı kalıtım tarzı sergilemektedir.

ri hakkındaki bilgilerimize göre (her ikisi de Ww) homozigot (*WW*) ya da heterozigot (*Ww*) olabilir.

Şekil 14.15b'de aynı aileye ait bir başka soyağacı gösterilmiştir; ancak, bu kez çekinik bir özellik olan yapışık kulak memesi karakterini izleyeceğiz. Çekinik olan alleli ifade etmek için *f* sembolünü ve serbest kulak memesinden sorumlu başat alleli ifade etmek için de *F* sembolünü kullanacağız. Soyağacı üzerinde biraz kendiniz çalışırsanız Mendel kalıtımından öğrendiklerinizi aile üyelerinin genotiplerini anlamak için uygulayabileceğinizi fark edersiniz.

Bir soyağacının önemli bir uygulaması, bizim, gelecekte doğacak olan bir çocuğun belirli bir genotipe ve fenotipe sahip olma olasılığını hesaplamamıza yardım eder. ŞEKİL 14.15'de ikinci kuşaktaki çiftin bir çocuk daha yapmaya karar verdiklerini düşünelim. Bu çocuğun açık alınlı olma olasılığı kaçtır? Bu bir Mendel F_1 çaprazıdır (*Ww* × *Ww*) ; böylece bu çocuğun kalıtım yoluyla başat alleli alma ve açık alınlı olma olasılığı ¾'dür (1/4 *WW* + 1/2 *Ww*). Bu çocuğun yapışık kulak memesine sahip olma olasılığı nedir? Bunu yine bir monohibrit çapraz olarak düşünebiliriz (*Ff* × *Ff*); ancak, bu kez oluşacak çocuğun çekinik homozigot olma olasılığını hesaplamamız gerekmektedir. Bu olasılık ¼'dür. Son olarak, bu çocuğun hem açık alına hem de yapışık kulak memesine *birlikte* sahip olma olasılığı nedir? Bu dihibrit çaprazlamada söz konusu iki çift allelin, farklı kromozomlar üzerinde yer aldığını ve iki allel çiftinin birbirinden bağımsız açılım gösterdiğni varsayın (*WwFf* × *WwFf*). Bu durumda çarpım kuralını kullanabiliriz: ¾ (açık alın görülme şansı) × ¼ (yapışık kulak memesi görülme şansı) = 3/16 (açık alın ve yapışık kulak memesinin birlikte görülme şansı).

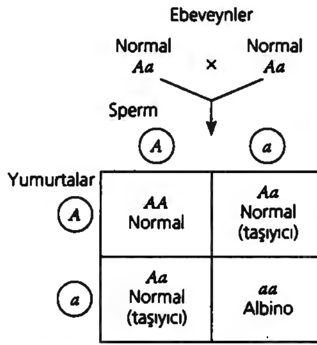
Söz konusu alleller, saç hattı ya da kulak memesi şekli gibi zararsız insan varyasyonları ile ilgili alleler yerine, sakatlıklara yol açan ya da öldürücü hastalıklarla ilgili alleller olduğunda, soy ağaçları daha ciddi ve önemli konu haline gelir. Ancak, basit Mendel özellikleri gibi kalıtılan hastalıklar için, aynı teknikler soy ağacı analizine de uygulanabilir.

Çekinik Olarak Kalıtılan Hastalıklar

Binlerce genetik hastalığın, basit çekinik özellikler olarak kalıtıldığı bilinmektedir. Bu hastalıkların şiddeti, albinizm (deri kanserlerine duyarlılık ve görme problemleriyle sonuçlanan pigmentasyon eksikliği) gibi oransal olarak daha az tehlikeli olabileceği gibi kistik fibrozis gibi ciddi yaşamsal tehlike riski de taşıyabilir.

Çekinik Allellerin Davranışı

Allellerin davranışını, çekinik olarak kalıtılan hastalıklardan nasıl sorumlu tutarız? Hatırlayacağınız üzere genler, belirli fonksiyonları olan proteinleri kodlarlar. Genetik bir bozukluğa neden olan bir allel (örneğin *a* alleli), ya fonksiyon göremeyen bir proteini kodlamaktadır ya da herhangi bir proteini kodlamamaktadır. Çekinik olarak sınıflandırılan hastalıklarda, heteozigotlar (*Aa*) normal fenotipe sahiptirler; çünkü normal allelin (*A*) bir kopyası, özgül proteinden yeterince üretmektedir. Böylece çekinik olarak kalıtılan hastalıklar, her bir ebeveynden bir çekinik allel alan yalnızca homozigot bireylerde (*aa*) kendini gösterir. Heterozigot bireyler hastalık bakımından fenotipik olarak normal olmasına karşın, ço-





▲ **Şekil 14.16 Albinizm: çekinik bir özellik.** Yukarıda görülen iki kız kardeşten birisi normal deri rengine sahiptir; diğeri se albinodur. Çekinik homozigotların çoğu, normal fenotipe sahip, fakat bu hastalığı taşıyıcı olan ebeveynlerin çocukları olarak doğarlar. Bu durum, Punnett karesinde gösterimiştir.

? *Normal ten rengine sahip kızkardeşin, albinizm allelini taşıma olasılığı kaçtır?*

cuklarına çekinik alleli geçirebileceklerinden dolayı bu hastalık için **taşıyıcı** olarak isimlendirilirler. **Şekil 14.16**, örnek olarak albinizmi kullanmak suretiyle bu fikri açıklamaktadır.

Çekinik hastalıklara sahip olan insanların çoğu, Şekil 14.6'daki Punnett karesinde gösterilen vakada olduğu gibi, normal fenotipe sahip ve her ikisi de taşıyıcı olan ana babanın çocuklarıdır. İki taşıyıcı arasında gerçekleşecek bir eşleşme, Mendel'in F_1 çaprazlamasına karşılık gelir; bu durumda, yavrular için tahmin edilen fenotipik oranlar 1 *AA*:2 *Aa*:1 *aa* şeklindedir. Böylece her çocuğun kalıtım yoluyla iki çekinik alleli alma şansı ¼'dür; albinizm olayında, böyle bir çocuk albino doğacaktır. Genotipik oranlardan, üç yavrunun *normal* fenotipe (biri *AA* ve ikisi *Aa*) sahip olma şansı, ikisi heterozigot taşıyıcı olmak üzere, 2/3'tür. Çekinik homozigotlar, *Aa* × *aa* ya da *aa* × *aa* eşleşmeleri sonucu da ortaya çıkabilir; ancak, eğer bu hastalık, çocuk olgunluk çağına ulaşmadan ölümüne neden oluyorsa ya da kısırlık yapıyorsa (bunların hiçbirisi albinizm için doğru değildir), *aa* genotipli hiçbir bireyler üreyemeyecektir. Çekinik homozigotlar üremeyi başarsalar bile, heterozigot taşıyıcılara oranla populasyonda çok daha düşük bir yüzde ile temsil edileceklerdir (bunun nedenini Bölüm 23'te inceleyeceğiz).

Bir genetik hastalık, genellikle, tüm insan grupları arasında tekdüze dağılım göstermez. Örneğin Tay-Sachs hastalığı, başka yerlerdekinden çok daha fazla bir oranda, ataları orta Avrupa'dan gelen Aşkenaz Yahudi'leri arasında görülmektedir. Bu populasyonda Tay-Sachs hastalığı frekansı 3600'de birdir. Bu oran, yahudi olmayanlar arasında ya da Akdeniz (Safardik) Yahudi'leri arasında görülenin yaklaşık 100 katıdır. Bu düzensiz dağılım ve farklılıklar, populasyonların coğrafik olarak (dolayısıyla genetik olarak) daha izole oldukları, teknolojik gelişmenin çok az olduğu dönemler boyunca dünyadaki insanların farklı genetik tarihlerinden kaynaklanmaktadır.

Hastalığa yol açan çekinik allel çok nadir olduğu zaman, aynı zararlı alleli taşıyan taşıyıcı iki bireyin karşılaşıp evlenmesi nispeten olası değildir. Ancak eğer adam ve kadın yakın akrabaysa (örneğin, kardeşler ya da birinci dereceden kuzenler), çekinik özelliklerin geçme olasılığı büyük ölçüde artar. Bunlara kan bağı olan eşleşmeler ("aynı kandan gelen") denir ve soyağaçlarında çift çizgi ile gösterilirler. Ortak ataları olan insanların, aralarında akrabalık bulunmayanlara göre aynı çekinik allelleri taşıma olasılıkları daha fazla olduğu için, yakın akrabalar arası gerçekleşecek evlilikler sonucunda, çekinik özellikler bakımından homozigot olan çocukların doğacağı beklenir —bu özellikler, zararlı olanları da içerir. Bu tip etkiler, evcil hayvanlarda ve hayvanat bahçelerindeki hayvanlarda gerçekleşen kendileşmelerin sonuçlarında gözlenebilir.

Genetikçiler arasında, insanlardaki yakın akraba evliliklerinin kalıtsal hastalık riskini arttırdığına ilişkin tartışmalar bulunmaktadır. Çoğu zararlı allel, oldukça şiddetli etkiye sahiptir ve doğumdan daha öncesinde homozigot embriyoların kendiliğinden düşürülmesine neden olur. Pek çok toplum ve kültürde yakın akraba evliliklerini yasaklayan kanunlar ya da tabular vardır. Bu tip kurallar bir çok populasyonda büyük bir olasılıkla yıllar boyunca yapılan gözlemler sonucu yakın akraba evliliklerinin doğum öncesi kayıplara ve doğum sonrası bazı özürlere neden olduğunun anlaşılması ile ortaya çıkmıştır. Ayrıca, sosyal ve ekonomik etkenler de yakın akraba evliliklerine karşı olan yasa ve geleneklerin gelişmesinde etkili olmuştur.

Kistik Fibrozis

Birleşik Devletler'de, öldürücü en yaygın genetik hastalık **kistik fibrozis**dir. Bu hastalık, diğer gruplarda daha nadirken özellikle Avrupa kökenli beyazlarda 2500 kişiden birinde görülmektedir. Avrupa kökenli beyazlar arasında 25 kişiden birisi (%4) taşıyıcıdır. Bu genin normal alleli, belirli hücreler ve hücredışı sıvı arasında klor iyonunun taşınmasında işlev gören bir zar proteinini kodlamaktadır. Bu klor nakletme kanalları, kistik fibrozise neden olan çekinik allellerin her ikisini de almış olan çocukların plazma zarlarında ya kusurludur ya da yoktur. Sonuç, hücredışı sıvıda anormal derecede yüksek klor derişiminin ortaya çıkmasıdır; bu, bazı hücrelerin üzerini mukusun kaplamasına ve hücrelerin normalden daha kalın ve yapışkan hale gelmesine neden olur. Mukus, pankreasta, akciğerlerde, sindirim kanalında ve diğer organlarda artar ve bağırsaklardan besinlerin zayıf emilimine, kronik bronşite ve tekrarlayan bakteriyel enfeksiyonlara yol açan çoklu etkiye (pleiotropik) sahiptir.

Eğer müdahale edilmez ise kistik fibrozisli çoğu çocuk beş yaşına gelmeden ölür. Ancak enfeksiyonlara karşı günlük antibiyotik uygulamaları yapılması, tıkanmış nefes yollarından dikkatle ve özenle mukusun temizlenmesi ve diğer koruyucu önlemler ile yaşam süresi uzatılabilmektedir. Birleşik Devletler'de kistik fibrozis hastalarının yarısından fazlası günümüzde 20'li ya da 30'lu yaşlara kadar ya da daha fazla yaşayabilmektedir.

Orak-Hücre Hastalığı: Evrimsel Etkileriyle Bir Genetik Hastalık

EVRİM Zenciler arasında en sık rastlanan kalıtsal hastalık ise yaklaşık 400 Afrika kökenli Amerikalının birinde görülen **orak-hücre hastalığıdır**. Orak-hücre hastalığı, alyuvarlarda hemoglobin proteininde tek bir amino asidin eklenmesi ile meydana gelir; homozigot bireylerdeki hemog-

lobinin hepsi, orak-hücre (anormal) çeşididir. Hasta bir bireyin kanındaki oksijen içeriği azaldığında (örneğin, yüksek bölgelerde ya da fiziksel stres altında kalınca) orak-hücreli hemoglobin molekülleri uzun çubuklar şeklinde kümeleşirler ve alyuvarların orak şeklinde kıvrılmasına yol açar (bakınız Şekil 5.21). Orak şeklini almış hücreler, kümeleşip küçük kan damarlarını tıkayabilir; böylece vücutta, fiziksel zayıflık, ağrı, organlarda hasar ve hatta felç gibi olayların yer aldığı diğer semptomlar gelişebilir. Düzenli kan nakilleri, orak-hücre hastalıklı çocuklarda beyin hasarlarını önleyebilir; ve yeni ilaçlar, diğer problemleri önlemeye ya da tedavi etmeye yardım edebilir, ancak kesin tedavisi yoktur.

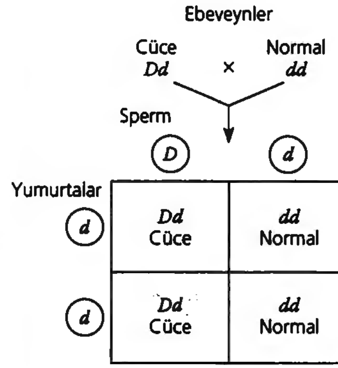
Bir bireyin orak-hücre hastalığını göstermesi için iki orak-hücre alleline sahip olması gereklidir; bir adet orak-hücre allelinin bulunması feneotipi etkileyebilir. Böylece organizma düzeyinde, normal allel, orak-hücre alleline karşı eksik baskındır. *Orak-hücre özellikli* denen heterozigotlar (taşıyıcı), ekseriyetle sağlıklıdır; fakat, kan oksijen içeriğinin düşük olması ve bu durumun uzun sürmesi durumunda bu bireylerde orak-hücre hastalığının bazı semptomları görülebilir. Moleküler düzeyde bu iki allel eşbaskındır ve heterozigotlarda hem normal hem de anormal (orak-hücre) hemoglobinler yapılır.

Yaklaşık her on Afrika kökenli Amerika'lının birinde, orak-hücre özelliği görülür; bu, homozigotlarda zararlı etkilere yol açan bir allel için alışılmadık biçimde yüksek heterozigotluk frekansıdır. Evrimsel süreçler, bu allelin bu populasyondan ortadan kaldırılmasını neden sağlamamıştır? Bu duruma bir açıklama, tek bir orak-hücreli allel kopyasının bulunmasının, özellikle genç çocuklarda sıtma nöbetlerinin frekansını ve şiddetini azaltıcı yönde etkilemesidir. Sıtma paraziti, yaşam döngüsünün bir bölümünü alyuvarlarının içinde geçirir (bakınız Şekil 28.10); ve hatta orak-hücre hemoglobin taşıyan heterozigot miktarı, daha düşük parazit yoğunluğu ile sonuçlanır. Bundan dolayı sıtma semptomları azaldı. Böylece, enfeksiyona neden olan sıtma parazitinin yaygın olduğu tropik Afrika'da, orak hücre alleli, homozigot durumda zararlı olmasına rağmen heterozigotlara avantaj sağlamaktadır. (Bu iki etki arasındaki denge, Bölüm 23, s.484'de tartışılacak). Orak-hücre özellikli Afrika kökenli Amerikalıların frekansının nispeten yüksek olması, onların Afrika köklerinin izidir.

Baskın Olarak Kalıtılan Hastalıklar

Zararlı allellerin çoğu çekinik olmasına karşın, insanlarda görülen hastalıkların bir çoğu baskın allellere bağlıdır. Buna bir örnek, her 25.000 kişiden birinde cüceliğe neden olan *akondroplazi*dir. Heterozigot bireyler, cüce fenotipe sahiptir (**Şekil 14.17**). Bu nedenle, akondroplastik cücelik görülmeyen insanların tamamı —yani populasyonun %99.99'u— çekinik allel bakımından homozigottur. Akondroplazi, daha önce bahsettiğimiz ilave el ve ayak parmağı bulunması durumuna benzer şekilde, çekinik alleli başat allele göre populayonda çok daha yaygın olan bir özelliktir.

Ölüme yol açan hastalıklardan sorumlu baskın alleller, lethal etkiye sahip çekinik allelere göre çok daha nadirdir. Tüm lethal (öldürücü) alleller sperm ve yumurta üreten hücrelerde mutasyonlar (DNA'daki değişiklik) sonucunda ortaya çıkmaktadır; böyle mutasyonların çekinik ya da başat olma





▲ **Şekil 14.17 Akondroplazi: başat bir özellik.** Dr. Michael C. Ain, başat bir allelin neden olduğu cüceliğin bir formu olan akondroplaziye sahiptir. Bu durum, onu bu konu üzerinde çalışmaya teşvik etmiştir; kendisi, akondroplazi ve diğer hastalıkların yol açtığı kemik bozukluklarının onarımı konusu üzerinde uzmandır. Başat allel (*D*), bir ebeveynin yumurtasında ya da sperminde mutasyonla ortaya çıkmış olabilir; ya da yukarıdaki Punnett karesinde görüldüğü gibi etkilenmiş bir babadan, yani ebeveynden kalıtılmış olabilir.

olasılıkları yaklaşık olarak birbirine eşittir. Lethal çekinik bir allel, heterozigot taşıyıcılar tarafından bir kuşaktan gelecek kuşağa aktarılabilir; çünkü taşıyıcı bireyler normal fenotipe sahiptir. Ancak lethal başat allel çoğunlukla hastalıklı bireylerin olgunluğa ya da üreme çağına erişmeden önce ölümüne yol açtığından, bu alleler gelecek kuşağa geçirilmez.

Huntington Hastalığı: Geç Başlangıçlı Bir Öldürücü Hastalık

Bir hastalığın başlangıç zamanı, onun kalıtımını önemli ölçüde etkiler. Lethal baskın bir allel, eğer nispeten ilerlemiş yaşlarda ölüme yol açıyor ise sonraki kuşağa aktarılabilir. Semptomlar ortaya çıkmadan önce, bu allelin bulunduğu birey, alleli çocuklarına geçirmiş olabilir. Örneğin bir dejeneratif sinir hastalığı olan **Huntington hastalığına,** lethal baskın bir allel neden olamaktadır; ve birey yaklaşık 35 - 45 yaşlarına gelinceye değin, bu allellin belirgin hiç bir fenotipik etkisi gözlenmemektedir. Sinir sistemi bozulmaya başladığında, bu geri dönüşümsüzdür ve ölüm kaçınılmazdır. Ebeveynlerinde Huntington hastalığı alleli bulunan her çocuk bu alleli ve hastalığı kalıtım yoluyla alma şansı, diğer başat özelliklerde olduğu gibi, %50'dir (Şekil 14.17'deki Punnett karesine bakınız). Bu mahvedeci hastalık, Birleşik Devletlerde, yaklaşık 10.000 bireyden birinde görülmektedir.

Bugüne kadar bir insanın Huntington allelini kalıtım yoluyla almış olduğunu, hastalık semptomları ortaya çıkmadan önce saptamak pek olası değildi; ancak artık durum değişmiştir. Genetikçiler, hastalığın yüksek oranda rastlandığı büyük ailelerden alınan DNA örneklerini analiz ederek, Huntington hastalığına neden olan allelin, 4. kromozomun uç kısmına yakın bir lokusta yer aldığını tespit etmişlerdir; ve 1993 yılında bu genin sekansı çıkartılmıştır. Bu bilgiler, bir bireyin genomunda Hungtington allellinin varlığını saptayabilen testlerin geliştirilmesine yol açmıştır. (Bu tip testlerin yapılmasını sağlayan yöntemler Bölüm 20'de tartışılacak-

tır). Ancak bu testin varlığı, ailesinde Huntington hastalığı geçmişi olanlar için endişe verici ikilem yaratmaktadır. Bazı bireyler bir aile planlamadan önce bu hastalık için test edilmek isteyebilir, oysa diğerleri, bu durumun araştırılmasının kendileri için çok stresli olacağını söyleyebilir. Açıkçası, bu, son derece kişisel bir karardır.

Çok Faktörlü Hastalıklar

Şimdiye kadar incelediğimiz hastalıklar, tek bir genetik lokustaki bir ya da her iki allelde mevcut olan anormallikten kaynaklandığı için, bazen, basit Mendel hastalıkları şeklinde tanımlanabilir. Birçok insan, çok faktörlü temele sahip —yani genetik bir içerik ile birlikte belirli bir çevresel etkenle ortaya çıkan— hastalıklardan muzdariptirler. Kalp rahatsızlıkları, şeker hastalıkları, kanser, alkolizm ile şizofreni ve bipolar rahatsızlık gibi manik-depresiflik ve diğer birçok rahatsızlık, çok faktörlü hastalıklardır. Pek çok durumda, genetik içerik poligeniktir. Örneğin kalpdamar sağlığını etkileyen birçok gen, bazılarımızı kalp krizi ve inme gibi hastalıklara karşı diğerlerine göre daha duyarlı kılar. Ancak genotipimiz ne olursa olsun, yaşam biçimimiz, kalpdamar sağlığı ve diğer çok faktörlü karakterler üzerinde çok büyük etkiye sahiptir. Spor yapmak, sağlıklı beslenmek, sigaradan uzak durmak ve stresten kaçınma kalp rahatsızlığı ve bazı kanser türleri gibi hastalıklara yakalanma riskimizi azaltır.

Şimdilik, çoğu çok faktörlü hastalığa genetiğin katkısı konusundaki bilgilerimiz son derece sınırlı olduğundan en iyi halk sağlığı stratejisi, insanları çevre faktörlerinin önemi hakkında eğitmek ve sağlıklı davranışa teşvik etmektir.

Genetik Testler ve Danışmanlık

Mendel kalıtımı gösteren basit hastalıklardan sakınmak için, çocuk yapmaya karar vermeden önce ya da hamileliğin erken dönemlerinde, belirli bir genetik hastalığa sahip olma riskini değerlendirmek mümkündür. Çoğu hastane müstakbel anne babaya, belirli bir hastalığın ailesel öyküsü hakkında bilgi veren genetik danışmanlara sahiptir.

Mendel Genetiği ve Olasılık Kurallarına Dayalı Danışmanlık

John ve Carol isimli bir çift olduğunu varsayalım. Bu çiftin her ikisininde erkek kardeşleri çekinik olarak kalıtılan bir hastalık nedeniyle ölmüştür. Çocuk yapmayı planlamadan önce John ve Carol, doğacak çocuklarında bu hastalığın bulunma riskini belirleyecek bir genetik danışman aramaktadır. Kendi kardeşlerinden gelen bilgiye göre biz, John ve Carol'un ebeveynlerinin her ikisinin de bu çekinik allel bakımından taşıyıcı olmak zorunda olduklarını biliyoruz. Böylece hem John ve hem de Carol birer *Aa* × *Aa* çaprazlamasının ürünleridir. Burada *a* bu hastalıktan sorumlu alleli ifade etmektedir. Sözkonusu hastalıktan muzdarip olmadıkları için John ve Carol'un çekinik homozigot (*aa*) olmadıklarını da biliyoruz. Bu nedenle onların genotipleri ya *AA* ya da *Aa* olmalıdır.

Bir *Aa* x *Aa* çaprazlamasında yavrulardaki genotipik oran 1*AA* : 2*Aa* : 1*aa* olduğuna göre John ve Carol'un her birinin taşıyıcı (*Aa*) olma şansı 2/3'dür. Çarpım kuralını kullanarak ilk doğacak çocuklarının bu hastalığa sahip olma olasılığını 2/3 (John'un taşıyıcı olma olasılığı) 2/3 (Carol'un taşıyıcı olma şansı) çarpı ¼ (iki taşıyıcının hasta çocukları olma şansı) 1/9 olarak hesaplarız. John ve Carol'un bu riski alıp çocuk sahibi olmaya karar verdiğini düşünelim, burada çocuğun sağlıklı olma olasılığı 8/9'dur. Eğer bu oranlara rağmen onların çocukları hastalıklı doğacak olursa, biz John ve Carol'un *her ikisinin* de kesin taşıyıcı (*Aa* genotipli) olduğunu biliriz. Eğer John ve Carol'un her ikisin de taşıyıcı olduğu biliniyorsa, çocuk yapmaya karar verdiklerinde artık bundan sonraki her çocuğun hastalıklı olma şansı ¼ olacaktır. Daha sonraki çocuklarda hastalığın ortaya çıkma olasılığının daha yüksek çıkması, ilk çocuğun genotipinin daha sonraki çocukların genotipi üzerinde herhangi bir etki yaptığından dolayı değil, ilk çocukta hastalığın teşhis edilmesinin her iki ebeveyninin taşıyıcı olduğunu ortaya koymasındandır.

Mendel kurallarını çeşitli eşleşme durumlarının olası sonuçlarını tahmin etmek amacı ile kullanırken, doğacak her çocuğun daha önce doğmuş olanların genotipik durumlarından etkilenmeden bağımsız olarak gerçekleşen ayrı bir genotipik olay olduğunu hatırlamamız gerekir. John ve Carol'un üç çocuk daha yaptığını ve bunların *üçünün* de hasta olduğunu düşünelim. Böyle bir sonucun oluşma olasığı 64'de bir (1/4 × 1/4 × 1/4) olacaktır. Ancak tüm bu şanssızlığa rağmen, bu çiftin doğacak yeni bir çocuğu için hastalıklı olma şansı ¼ olmaya devam edecektir.

Taşıyıcıların Belirlenmesi İçin Testler

Çekinik hastalıklara sahip çocukların çoğu, fenotipleri normal olan ebeveynlere sahiptir. Onun için, belirli bir genetik hastalığın bulunma riskini önceden tahmin etmenin anahtarı, müstakbel ana babanın bu hastalığa neden olan çekinik allelin taşıyıcısı olup olmadığını araştırmaktır. Artış gösteren bir takım kalıtsal hastalık için, normal fenotipe sahip homozigotları taşıyıcı heterozigotlardan ayırabilen testler bulunmaktadır (**Şekil 14.18**, bir sonraki sayfada). Günümüzde Tay-Sachs hastalığının, orak-hücre hastalığının ve kistik fibrozisin en sık rastlanan formunun allellerini taşıyan bireyleri tespit edebilen testler vardır.

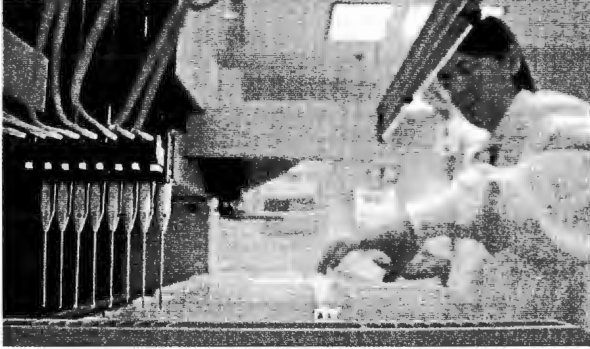
Taşıyıcıları belirleyen bu testler, bir yandan aile öykülerinde kalıtsal hastalıklar bulunan bireyleri çocuk yapma ile ilgili kararlarında bilgi sahibi olmalarını sağlarken, diğer yandan da başka konular doğurmaktadır. Sağlıklı görünmelerine karşın eğer bireylerin taşıyıcı oldukları ortaya çıkartılırsa, sağlık ve hayat sigortalarının yapılması reddedilebilir mi ya da işlerini kaybedebilirler mi? Birleşik Devletlerde 2008 yılında imzalanan Genetik Bilgi Ayrımcılığını Engelleme Yasası ile sigortalama ve istihdam konularında genetik test sonuçlarına dayalı ayrımcılığın yapılmasını yasaklamak suretiyle endişeler giderilmiştir. Kendi genetik test sonuçlarını anlamak isteyen toplumdaki çok sayıda bireye yeterince genetik danışmanlık hizmeti verecek danışmanın mevcut olup olmadığı sorusu varlığını sürdürmektedir. Hatta bu test sonuçları açıkça anlaşılsa bile, etkilenmiş bireyler, yine zor kararlar ile karşı karşıya kalabilir. Biyoteknolojideki geliş-

▼ Şekil 14.18

ETKİ

Genetik Test Yaptırma

İnsan genomu sekansının çıkarılma işleminin tamamlandığı 2003 yılından beri, DNA-temelli genetik testlerin çeşitlerinde ve sayısında gerçektende patlarcasına artış olmuştur. 2010 yılı itibanyla, hastalığa neden olan 2000'den daha fazla farklı allel için, genetik test mevcuttur.



NEDEN ÖNEMLİ Aile geçmişinde çekinik ya da geç-başlangıçlı başat hastalığı olan ve ana-baba olmak isteyenler için, çocuk yapma ya da yapmama kararını vermek çok güç olabilir. Genetik test yaptırma işlemi, bazı belirsizlikleri ortadan kaldırabilir ve olası risklerin ne olacağı konusunda daha iyi tahminler yürütülmesine izin verir.

EK OKUMA Designing rules for designer babies, *Scientific American* 300:29 (2009).

EĞER ÖYLE İSE? Bir hastalıkla ilgili çekinik allel için yapılan test sonuçlarına göre ebeveynlerden biri pozitif, diğeri ise negatif çıkmıştır; bu çiftin ilk çocuklarının hastalıklı olma olasılığı kaçtır? Onların ilk çocukları taşıyıcı olabilir mi? Eğer ilk çocukları taşıyıcıysa, ikinci çocuklarının da taşıyıcı olma olasılığı kaçtır?

melerin, insanların sıkıntılarını azaltma potansiyeli olmakla birlikte aynı zamanda vicdani kararlar gerektiren bazı etik konuları gündeme getirmektedir.

Fetal Test Yöntemleri

Çocuk bekleyen bir çiftin, her ikisinin de Tay-Sachs taşıyıcısı olduklarını öğrendiklerini varsayalım. Hamileliğin başlangıcının 14.-16. haftalarında, gelişmekte olan fetüsün Tay-Sachs hastası olup olmadığını **amniyosentez** adı verilen bir yöntemle anlamak mümkündür (**Şekil 14.19a**). Bu işlemde, doktor bir iğneği ile uterus içerisine girer ve fetüsün etrafını çevreleyen amniyotik sıvıdan yaklaşık 10 mililitre (ml) örnek alır. Bazı genetik hastalıkların varlığı amniyotik sıvıda bulunan bazı moleküllerin varlığının tespit edilmesi ile anlaşılabilir. Tay-Sachs gibi başka bazı hastalıklar ile ilgili testler, amniyotik sıvıya karışan fetal hücrelerden alınan ve laboratuvarda kültürü hazırlanan hücrelerin DNA'sı üzerinde gerçekleştirilir. Kültüre alınan bu hücrelerin karyotipi, aynı zamnda bazı kromozomal kusurları belirleyebilir (bakınız Şekil 13.3).

Koriyonik villus örneklemesi (CVS) adı verilen başka bir teknikte, doktor serviksten uterus içerisine ince bir boru yardımı ile girerek plasentadan küçük doku örnekleri-ni emme yolu ile alır; plasenta, fetüs ile anne arasında besinlerin ve fetal atıkların alışverişini sağlayan organdır (**Şekil 14.19b**). Örnekleri alınmış olan plasentanın koriyonik villuslarındaki hücreler, fetüsten türemiştir ve fetüs ile aynı genotipe ve aynı DNA sekansına sahiptir. Bu hücreler, hemen gerçekleştirilecek olan karyotip hazırlama işlemine izin verecek kadar yeterince hızla çoğalırlar. Bu hızlı analiz, karyotip hazırlamak için hücrelerin birkaç hafta kültürde kalması gereken amniyosenteze göre oldukça önemli bir avantaj sağlar. CVS'nin bir diğer avantajı da hamileliğin 8.-10. haftaları gibi erken bir dönemde uygulanabilmesidir.

Yakın zamanlarda tıp doktoru bilim adamları, annenin kanına karışan fetal hücrelerden fetal hücre izolasyonu ya da fetal DNA izolasyonu yöntemleri geliştirmeyi başarmışlardır. Bu hücreler çok az sayıda olmasına karşın kültüre alınıp test edilebilirler ve fetal DNA'ları da analiz edilebilir.

Görüntüleme teknikleri, hekimin doğrudan fetüsü incelemek suretiyle, genetik testlerde tespit edilemeyebilen büyük anatomik anormallikleri teşhis imkanı verir. Bu tekniklerden en çok bilineni ses dalgalarını kullanarak basit bir yansıma yöntemi ile fetüsün görüntüsünü almaya yarayan *ultrason*dur; bu işlem basit invasiv olmayan bir işlemdir. *Fetoskopi* denilen bir başka teknikte, bir kamera ve fiber-optik (ışık yaymak için) içeren iğne-ince tüp, uterus içerisine yerleştirilerek görüntüleme yapılmaktadır.

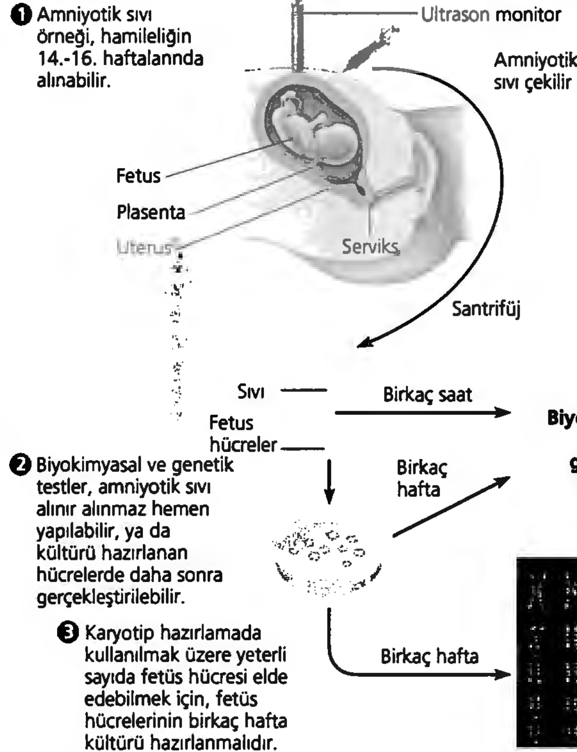
Ultrason ve anne kanından fetal hücre ya da DNA'izolasyonunun, anaya ya da fetüse bilinen herhangi bir riski yoktur; ancak diğer işlemler, vakaların yüzde olarak küçük bir bölümünde komplikasyonlara neden olabilmektedir. Teşhis amaçlı yapılan amniyosentez ya da CVS, genellikle, Down sendromlu çocuk taşıma riski artmış olan 35 yaşın üzerindeki kadınlara uygulanmaktadır; ya da eğer bilinen bir ilgisi varsa daha genç kadınlara da uygulanabilmektedir. Eğer fetal testler, ciddi bir bozukluğun olduğunu ortaya koyarsa ebeveynler hamileliği sona erdirmek ya da kalıtsal bir rahatsızlığa sahip bir çocuk büyütmek arasında zor bir seçim yapmak zorunda kalacaktır.

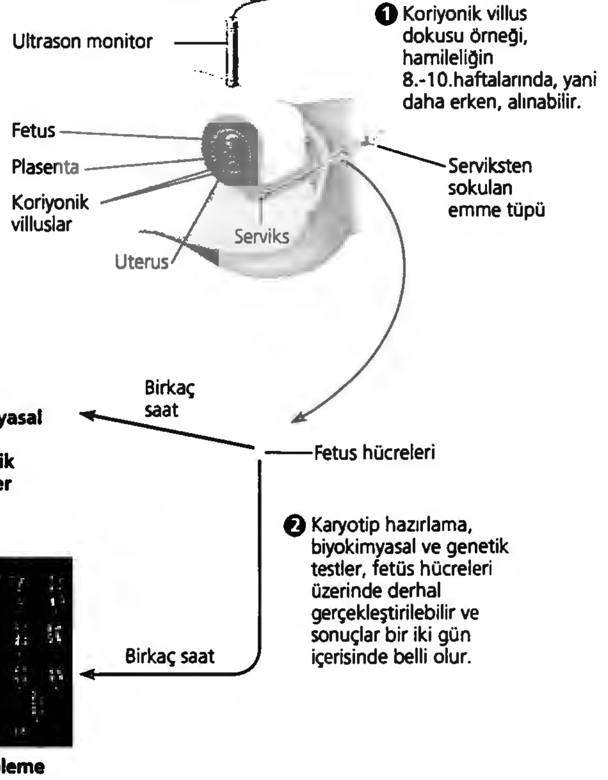
Yenidoğanlarda Tarama Yöntemleri

Birleşik Devletlerin birçok hastahanesinde rutin olarak yapılan basit biyokimyasal testler yardımı ile bazı genetik kusurlar, doğumda tespit edilebilmektedir. Bunlardan birisi, Birleşik Devletler'de yaklaşık her 10.000 - 15.000 doğumdan birinde görülen ve çekinik olarak kalıtılan bir hastalık olan fenilketonüridir (PKU). Bu hastalığı olan çocuklar fenilalenin aminoasitini uygun bir şekilde metabolize edemezler. Bu bileşik ve onun ürünü olan fenilprüvatın, kanda toksik olabilcek düzeylere kadar birikmesi zihinsel özürlülüğe (zeka geriliğine) yol açar. Ancak eğer bu hastalık yeni doğanlarda tespit edilirse, çocuğun fenilalenin bakımından fakir özel bir diyet ile beslenmesi, ekseriyetle onun normal gelişimini sağlayacaktır. (Birçok diğer maddenin arasında, bu diyette yapay tatlandırıcı aspartam bulunmaz; zira aspartam da fenilalanin içermektedir). Ancak, maalesef günümüzde çok az kalıtsal hastalık tedavi edilebilmektedir.

Ciddi kalıtsal hastalıklar için, fetal ve yenidoğan tarama testleri, taşıyıcıları belirleme testleri ve genetik danışmanlıkların hepsi, Mendel kalıtım modeline dayanmaktadır. "Gen fikrini" öğrenmemizi, -kalıtılabilen faktörlerin basit şans ku-

▼ **Şekil 14.19 Bir fetüste genetik hastalıklar için test yapma işlemi.** Biyokimyasal testler, belirli hastalıklarla birlikte bulunan maddeleri saptayabilir; ve genetik testler, birçok genetik anormalliği saptayabilir. Karyotip hazırlama işlemi, fetüsün kromozomlarının sayıca ve görünüş olarak normal olup olmadığını gösterir.





rallarına göre aktarıldığı kavramı- Gregor Mendel'in büyük titizlikle gerçekleştirdiği nicel deneylerine borçluyuz. Çoğu biyolog, onun keşiflerinin önemini yani 20.yüzyılın başlarına yani bulgularını kaydettikten yıllar sonrasına kadar, fark edemedi. Bir sonraki bölümde, Mendel kurallarının eşeyli yaşam döngülerinde kromozomların davranışı üzerinde nasıl bir fiziksel temele sahip olduğu; Mendelizm sentezinin ve kalıtımın kromozom teorisinin genetikteki gelişmeleri nasıl katalizlediğini öğreneceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 14.4

1. Hem Beth ve hem de Tom, kistik fibrozisli kardeşleri vardır; ancak, ne Beth ne de Tom'un ebeveynleri hasta değildir. Eğer bu çiftin çocukları olacak olursa, bu çocuğun kistik fibrozisli olma olasılığını hesaplayınız. Yapılan testler Tom'un taşıyıcı olduğunu Beth'nin ise taşıyıcı olmadığını ortaya koymuşsa olasılık kaç olacaktır? Yanıtınızı açıklayınız.
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 5.16, 5.20 ve 5.21'i (ss.79 ve 82-84) tekrar gözden geçiriniz. Hemoglobindeki tek bir amino asit değişikliğinin, hemoglobin moleküllerinin uzun çubuklar şeklinde kümeleşmesine nasıl yol açtığını açıklayınız.
3. Joan, her bir ayağında altı parmaklı doğmuştur; bu duruma polidaktili adı verilir ve başat özelliktir. Onun beş kardeşinden ikisi ve annesi de ilave parmak taşımaktadır; ancak babaları taşımamaktadır. Joan'ın parmak sayısı karakteri bakımından genotipi nedir? Cevabınızı açıklayınız. Bu karakterden sorumlu alleleri göstermek için *D* ve *d* sembollerini kullanınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Tablo 14.1'de (s.265), çiçek rengini içeren monohibrit çaprazlama için F_2 kuşağında başat ve çekinik özelliklerin fenotipik oranlarını not ediniz. Daha sonra, Şekil 14.15b'deki ikinci-kuşak çiftin yavruları için fenotipik oranları saptayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 14.1

Mendel, kalıtımın iki yasasını belirlemede bilimsel yaklaşımı kullandı (ss. 262-269)

- 1860'lı yıllarda Groger Mendel, bezelyeler üzerinde yaptığı deneylere dayanarak kalıtım teorisini formüle etti. Bu teoriye göre, ebeveynler yavrularına genlerini aktarmakta ve bu genler de kuşaklar boyunca benliklerini korumaktadır. Bu teori iki "kural" içermektedir.
- **Ayrılma kuralı**, genlerin **allel** denen alternatif formlarının olduğunu belirtir. Diploid organizmalarda bir genin iki alleli gamet oluşumu sırasında mayozda birbirinden ayrılır; her sperm ya da yumurta, her çiftin sadece tek bir allelini taşır. Bu kural, **monohibrit** kendi kendini döllediği zaman F_2'deki 3:1 fenotip oranını açıklar. Her organizma, her bir ebeveynden her genin bir allelini alır. **Heterozigotlarda** iki allel birbirinden farklıdır; birinin ifadesi (**başat allel**) diğerinin (**çekinik allel**) fenotipik etkisini maskeler. **Homozigotlar** söz konusu gen için aynı allele sahiptir ve **arıdöldür.**
- **Bağımsız açılım kuralı**, bir genin allel çiftlerinin başka bir genin allel çiftlerinden bağısız oarak ayrılıp gametlere gittiğini belirtir. **Dihibritler** (iki gen çifti bakımından heterozigotlar) arasındaki çaprazlamada yavruların fenotipik oranları 9:3:3:1 şeklindedir.

? *Mendel arıdöl mor çiçekli bezelye bitkisini beyaz çiçekli bezelye bitkisi ile çaprazladığı zaman F_1 kuşağında beyaz çiçekli bitkiler gözlenmiyor; fakat F_2 kuşağında yeniden görülmeye başlıyor. Ne olduğunu açıklamak için genetik terimleri kullanınız.*

KAVRAM 14.2

Mendel kalıtımında olasılık kuralları geçerlidir (ss.269-271)

- **Çarpma kuralı**, iki ya da daha fazla olayın birlikte ortaya çıkma olasılığının her bir olayın gerçekleşme olasılığının diğerinin olasılığı ile çarpımına eşit olduğunu belirtir. **Toplama kuralı**, birbirinden bağımsız iki ya da daha fazla yolla ortaya çıkabilen bir olayın meydana gelme olasılığının bu bireysel olasılıkların toplamına eşit olacağını ifade eder.
- Olasılık kuralları, karmaşık genetik problemleri çözmede kullanılabilir. Dihibrit ya da çok karakterli çaprazlamalar, eş zamanlı gerçekleşen birbirinden bağımsız iki ya da daha fazla monohibrit çaprazlamaya eşdeğerdir. Böyle çaprazlamalardan gelecek yavruların genotiplerini hesaplamada, her bir karakter önce tek başına düşünülür ve daha sonra bireysel olasılıklar çarpılır.

ÇİZİNİZ *Şekil 14.8'in sağ tarafında yer alan Punnett karesini, biri bir gen için olmak üzere iki küçük monohibrit Punnet karesini yeniden çiziniz. Her bir karenin altına, üretilen her bir fenotipin oranlarını yazınız. Her olası dihibrit fenotipin genel oranını hesaplamak için çarpma kuralını kullanınız. Fenotipik oran, nedir?*

KAVRAM 14.3

Kalıtım şekilleri, genellikle, basit Mendel genetiğinin öngördüğünden daha karmaşıktır (ss.271-275)

- Tek bir gen için Mendel genetiğinin uzantıları:

Bir genin allelleri arasındaki ilişki	Tanım	Örnek
Bir allelin tam baskınlığı	Heterozigot fenotip, homozigot başatınkiyle aynıdır	PP, Pp
Her bir allelin eksik baskınlığı	Heterozigot fenotip, iki homozigotun fenotipin arasında bir değere sahiptir	C^RC^R C^RC^W C^WC^W
Eşbaskınlık	Heterozigotlarda her iki fenotip de ifade edilir	I^AI^B
Çoklu alleller	Tüm populasyonda bazı genler ikiden fazla sayıda allele sahiptir	ABO kangrubu allelleri I^A, I^B, i
Pleiotropi	Bir gen, birçok fenotipik karekteri etkileyebilir.	Orak-hücre hastalığı

- İki ya da daha fazla gen için Mendel genetiğinin uzantıları:

Bir genin allelleri arasındaki ilişki	Tanım	Örnek
Epistasi	Bir genin fenotipik ifadesi, diğer genin fenotipik ifadesini etkilemesi	BbEe × BbEe; BE, bE, Be, be; 9 : 3 : 4
Poligenik kalıtım	Tek bir fenotipik karakterin, iki ya da daha fazla gen tarafından etkilenmesi	AaBbCc × AaBbCc

- Bir genotipin ifade edilmesi çevresel etkenler tarafından etkilenebilir. Belirli bir genotipin fenotip aralığı, **reaksiyon normu** olarak bilinmektedir. Çevrese koşulları tarafından etkilenen poligenik karakterler, **çokfaktörlü (multifaktoriyel)** karakterler olarak isimlendirilir.

- Bir organizmanın fiziksel görünüşünü, iç anatomisini, fizyolojisini ve davranışlarını kapsayan genel fenotipi, onun genel genotipini ve özgün çevresel öyküsünü yansıtır. Daha karmaşık kalıtım modellerinde bile Mendel'in ayrılma ve bağımsız açılım kuralları, halen daha uygulanabilmektedir.

? *ABO kan grubu allellerinin kalıtım modeli tarafından aşağıda verdiklerimizden hangileri ispatlanabilir? Tam baskınlık, eksik baskınlık, çoklu alleller, pleiotropi, epistasi, ve/ya da poligenik kalıtım. Yanıtlarınızın her biri için nasıl olduğuna ilişkin açıklama yapınız.*

KAVRAM 14.4

İnsanlarda görülen pek çok özellik, Mendel kalıtım modeline uymaktadır (pp. 275-281).

- **Soyağacı** analizleri, bireylerin ve oluşacak yavruların olası genotiplerini tahmin etmede kullanılabilir. Bu tahminler, kesin olmaktan ziyade istatiksel olasılıklardır.
- Birçok kalıtsal hastalık, basit çekinik özellik olarak kalıtılır. Çoğu etkilenmiş (homozigot çekinikler) bireyler, fenotipik olarak normal gözüken heterozigot **taşıyıcıların** çocuklarıdır.
- Öldürücü başat alleller, eğer etkilenmiş bireyler üremeden önce ölecek olurlarsa, populasyondan ayıklanır. Öldürücü olmayan başat alleller ve öldürücülüğü nispeten daha geç ortaya çıkan lethal alleller, Mendel kalıtımı yoluyla kalıtılırlar.
- Çoğu insan hastalığı çok faktörlüdür-yani, bu hastalıklar hem genetik hem de çevresel ögelere sahiptir; ve basit Mendel kalıtımını takip etmezler.
- Genetik danışmanlar, ailenin öyküsünü kullanarak, çocukların bir genetik hastalığa sahip olma olasılığını belirleme konusunda çiftlere yardımcı olmaktadır. Gelecekte anne baba olmayı tasarlayanlara, özgül bir kalıtsal hastalıktan sorumlu çekinik alleller için taşıyıcı olup olmadıklarını belirlemek için genetik testler, yaygın olarak kullanılmaktadır. **Amniyosentez** ve **koriyonik villus örneklemesi**, fetusta, şüpheli bir genetik hastalığın olup olmadığına işaret edebilir. Başka genetik testler, doğumdan sonra yapılabilir.

? *Bir evli çiftin her ikisinin de kistik fibrozis allelini taşıdıkları bilinmektedir. Bunların çocuklarının hiçbirisi kistik fibrozisli değildir; fakat onlardan bir tanesi taşıyıcı olabilir. Bu çift, dördüncü çocuğa sahip olmak istiyor; ancak bu konuda diğer üç çocuklarındaki kadar şanslı olamayacakları endişesindeler. Çifte bu konuda ne söyleyebilirsiniz? Eğer bu çifti, diğer üç çocuğun taşıyıcı olup olmadığını araştıran testler yaptıracak olursa bu testlerin sonucu onların tahminlerindeki bazı belirsizlikleri ortadan kaldıracak mıdır?*

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

1. Alleller için semboller yazın. (Bunlar, problemde verilebilir). Tek harf ile gösterdiğinizde, başat allel büyük harfle, çekinik allel küçük harfle yazılır.
2. Fenotip tarafından ortaya çıkartılabilen olası genotipleri yazınız.
   a. Eğer fenotip başat özellik ise (örneğin mor çiçekler), o zaman genotip ya homozigot başat ya da heterozigottur (bu örnekte *PP* ya da *Pp*).
   b. Eğer fenotip çekinik özellik ise, genotip homozigot çekinik olmalıdır (bu örnekte *pp*).
   c. Eğer soruda arıdölden bahsediliyorsa, genotip homozigottur.
3. Soruda sizden ne istendiğini belirleyin. Eğer çaprazlama yapmanız isteniyor ise, karar verdiğiniz allelleri kullanarak [Genotip] × [Genotip], çaprazlamasını yazınız.
4. Çaprazlamanın ürünlerini göstermek için Punnett karesi hazırlayınız.
   a. Bir ebevenden gelen gametleri Punnett karesinin üst kısmına, diğer ebeveynden gelen gametleri de sol kısmına yerleştirin. Bir genotip için her gametteki alleli (leri) belirlemek için tüm olasılıkları kapsayan sistematik bir yol izleyin. (Her gamette her genin tek bir alleli bulunacağını hatırlayın). 2^n kadar gamet tipi olacağını not edin; *n*, heterozigot olan gen lokuslarının sayısıdır. Örneğin *AaBbCc* genotipli bir birey $2^3 = 8$ tip gamet üretecektir. Gametlerin genotiplerini sütunların üstüne ve satırların sol tarafına daireler içinde yazınız.
   b. Olası her spermin olası yumurta ile döllenmesiyle oluşacak yavruların genotiplerini Punnett kareleri içine yazarak kareleri doldurunuz. Örneğin, *AaBbCc* × *AaBbCc* çaprazlamasında Punnett karesi, 8 sütun ve 8 satıra sahiptir; böylece 64 farklı yavru olacaktır; bunların genotiplerini ve böylece fenotiplerini bileceksiniz. Genotip ve fenotip oranlarını elde etmek için genotip ve fenotipleri sayınız. Punnett karesi çok büyük olduğundan, bu yöntem çok verimli değildir. Bunun yerine 5.ipucuna bakınız.
5. Eğer Punnet karesi çok büyük olacaksa olasılık kurallarını kullanabilirsiniz. (Örneğin, özetteki Kavram 14.2'nin altında ki soruya ve arka sayfadaki 7.soruya bakınız). Her geni ayrı olarak düşünebilirsiniz (bakınız ss. 270-271).
6. Eğer soruda, yavruların fenotipik açılım oranları verilmiş fakat çaprazlamada yer alan ebeveynlerin genotipleri verilmemişse, bu fenotipler ebeveynlerin bilinmeyen genotiplerini tahmin etmede kullanılabilir.
   a. Örneğin, eğer yavruların ½'si çekinik fenotipte, ½'si başat fenotipteyse bu durumda çaprazlamanın bir heterozigot ile bir çekinik homozigot arasında yapılmış olduğunu anlarsınız.
   b. Eğer oran 3:1 şeklindeyse, çaprazlama iki heterozigot arasında yapılmıştır.
   c. Eğer çaprazlanan ebeveynler iki gen çifti bakımından heterozigot ise, yavrular arasında fenotipik açılım oranı 9:3:3:1 şeklinde olacaktır. Dikkat: Kaydedilen sayının tahmin edilen oran ile birebir aynı olacağını varsaymayın. Örneğin, yavruların 13 tanesi başat özellikli, 11 tanesi çekinik özellikliyse, bu oranın bir başat bir çekinik şeklinde olduğunu kabul edin.
7. Soyağacı problemleri için Şekil 14.15'deki ipuçlarını kullanın ve özelliğin ve kalıtım tipinin nasıl olduğunu belirlemek için aşağıda verilenlere dikkat ediniz:
   a. Eğer ebeveynlerde olmayan bir özellik yavrularda ortaya çıkıyorsa bu özellik çekinik ve ebeveynler taşıyıcı olmalıdır.
   b. Eğer bir özellik her kuşakta ortaya çıkıyorsa, büyük olasılıkla başattır (başka olasılıklar da olabilmesine karşılık).
   c. Eğer her iki ebeveynde gözlenen özellik çekinikse, yavrularının hepsinde bu çekinik özelliğin görülmesi gerekir.
   d. Soyağacındaki belirli bireylerin olası genotiplerini belirlemek için, ilk olarak soyağacında yer alan ve genotiplerini belirleyebildiğiniz bireylerin genotiplerini belirleyerek işaretleyin. Genotiplerin bazılarını tam olarak bilmeseniz bile bilebildiklerinizi işaretleyin. Örneğin eğer bir birey başat fenotipe sahipse bu bireyin genotipi *AA* ya da *Aa* olmalıdır; siz bunu *A-* şeklinde yazabilirsiniz. Sonuçlarla uyum gösteren diğer olasılıkları bulmaya çalışın. Doğru olan genotipi saptamak için her olası genotipin olasılığını hesaplamada olasılık kurallarını kullanın.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Sol tarafta yer alan her terimi sağ taraftaki ifade ile eşleştiriniz.

Terim	İfade
— Gen	a. Heterozigotta fenotip üzerine etkisi yok
— Allel	b. Karakter için bir çeşit
— Karakter	c. Bir gen için iki özdeş allele sahip
— Özellik	d. Tek bir karakter için heterozigot olan bireyler arasında yapılan çaprazlama
— Başat allel	e. Bir genin alternatif versiyonu
— Çekinik allel	f. Bir gen için iki farklı allele sahip
— Genotip	g. Bireyler arasında varyasyon gösteren kalıtılabilir özellik
— Fenotip	h. Bir organizmanın görünüşü ya da gözlemlenebilir özellikler
— Homozigot	i. Genotipi bilinmeyen bir organizma ile homozigot çekinik birey arasında yapılan çaprazlama
— Heterozigot	j. Heterozigotta fenotipi saptama
— Testçaprazı	k. Bir organizmanın genetic yapısı
— Monohibrit çaprazlama	l. Bir karakteri belirleyen kalıtılabilir birim; farklı formlarda bulunabilir

2. **ÇİZİNİZ** Tohum zarfı rengi ve tohum zarfı şekli karakterleri bakımından heterozigot olan iki bezelye bitkisi çaprazlanıyor. Yavruların fenotipik oranlarını belirlemek için Punnettt karesi çiziniz.

3. Bazı bitkilerde kırmızı çiçekli arıdöl bir soy beyaz çiçekli bir soy ile çaprazlandığında hepsi pembe çiçekler vermektedir: C^RC^R (kırmızı) × C^WC^W (beyaz)àC^RC^W (pembe). Eğer çiçek durumu (aksiyal ya da terminal) bezelyelerdeki gibi kalıtılıyor ise (bakınız Tablo 14.1) aksiyal-kırmızı (arıdöl) x terminal-beyaz çaprazlamasının F_1 kuşağındaki genotip ve fenotipler oranları ne olacaktır:? F_2 kuşağında oranlar ne olur?

4. A kan grubundan bir erkek B kan grubundan bir kadınla evleniyor. Çocukları O kan grubuna shiptir. Bu bireylerin genotipleri nelerdir? Bu evlilikten olabilecek başka çocuklardaki genotipleri ve frekanslarını yazınız?

5. Elleri ve ayaklarında altışar parmağı olan bir adamın kızlarında ve eşinde böyle bir durum görülmemektedir. Fazla parmaklılık baskın bir özelliktir. Bu çiftin çocuklarının fazla parmaklı olma olasılığı nedir?

6. **ÇİZİNİZ** Şişkin tohum zarfına sahip heterozigot (*Ii*) bir bezelye bitkisi, boğumlu tohum zarfına sahip homozigot (*ii*) bir bitki ile çaprazlanıyor. Bu çaprazlama için bir Punnett karesi çiziniz. Polenlerin homozigot (*ii*) bitkiden geldiğini varsayın.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

7. Çiçek durumu, dal uzunluğu ve tohum biçimi Mendel'in çalıştığı üç karakterdir. Bunların her biri bağımsız olarak açılan bir gen tarafından kontrol edilmektedir ve baskınlık çekiniklik durumları da şu şekildedir:

Karakter	*Başat*	*Çekinik*
Çiçek durumu	Aksiyal (*A*)	Terminal (*a*)
Dal uzunluğu	Uzun (*T*)	Kısa (*t*)
Tohum biçimi	Düz (*R*)	Buruşuk (*r*)

Eğer bu üç karakter bakımından heterozigot olan bir bitkinin kendi-kendini döllemesi sağlanır ise yavruların aşağıdaki durumlarda hangi oranlarda olacağını yazınız (*Not*: Büyük bir Punnett karesi yerine olasılık kurallarını kullanın)

(a) Üç baskın özellik bakımından homozigot özellikler
(b) Üç çekinik özellik bakımından homozigot özellikler
(c) Üç özellik bakımından heterozigotlar
(d) Aksiyal ve uzun olma durumu için homozigot, tohum şekli bakımından heterozigotlar

8. Siyah bir kobay albino bir kobay ile çaprazlanmış ve sonuçta 12 siyah yavru oluşmuştur. Albino olan, başka bir siyah kobay ile çaprazlandığında ise bu kez 7 siyah ve 5 albino yavru elde edilmiştir. Bu genetik sonuç için en iyi açıklama nasıldır? Ebeveyn, gamet ve yavruların genotiplerini yazınız.

9. Susam bitkisinde bir-kabuklu tohum durumu (*P*), üç-kabuklu duruma (*p*), normal yaprak da (*L*) kıvrık yaprağa (*l*) baskındır. Her iki karakter de bağımsız olarak kalıtılmaktadır. Aşağıdaki yavruları meydana getirebilecek olan ebeveynlerdeki tüm olası genotipleri yazınız:

(a) 318 bir- kabuklu normal, 98 tek- kabuklu kıvrık
(b) 323 üç- kabuklu normal, 106 üç- kabuklu kıvrık
(c) 401 bir-kabuklu normal
(d) 150 bir-kabuklu normal, 147 bir-kabuklu kıvrık, 51 üç-kabuklu normal, 48 üç-kabuklu kıvrık
(e) 223 bir-kabuklu normal, 72 bir-kabuklu kıvrık, 76 üç-kabuklu normal, 27 üç-kabuklu kıvrık

10. Fenilketonüri (PKU) çekinik bir allel nedeni ile oluşan kalıtsal bir hastalıktır. Bir kadın ve eşi her ikisi birden taşıyıcı iseler aşağıdaki durumların herbirinin oluşma olasılıkları nelerdir?
(a) Üç çocuklarının da normal fenotipe sahip olması
(b) Üç çocuktan birinin ya da daha fazlasının hasta olması
(c) Üç çocuğun da hasta olması
(d) En az bir çocuğun fenotipinin normal olması

(*Not*: Olası durumların toplamının 1'e eşit olması gerektiğini unutmayınız)

11. Tetrahibrit bir çaprazlamada F_1'deki bireylerin genotipi *AaBbCcDd*'dir. Bu dört genin de bağımsız açıldığını hatırlayarak F_2'deki yavruların aşağıdaki genotiplere sahip olma olasılıkları nedir?

(a) *aabbccdd*
(b) *AaBbCcDd*
(c) *AABBCCDD*
(d) *AaBBccDd*
(e) *AaBBCCdd*

12. Aşağıda gösterilen çaprazlamalarda verilen yavruların oluşma olasılıklarını hesaplayınız (Tüm gen çiftleri için bağımsız açılım olduğunu varsayınız)

(a) *AABBCC* × *aabbcc* → *AaBbCc*
(b) *AABbCc* × *AaBbCc* → *AAbbCC*
(c) *AaBbCc* × *AaBbCc* → *AaBbCc*
(d) *AaBbCC* × *AABbcc* → *AaBbCc*

13. Karen ve Steve isimli bir çiftin her birinin ikiz kardeşinde orak-hücre hastalığı bulunmaktadır. Ne Karen, ne Steve ne de anne ve babalarında bu hastalık bulunmamaktadır. Bunlardan hiç biri orak-hücreli özellik açısından herhangi bir teste de tabii tutulmamışlardır. Tüm bu eksik bilgilerden yola çıkarak, bu çiftin doğacak çocuklarında orak-hücreli hastalığı olma olasılığını hesaplayınız.

14. 1981 yılında siyah renkli ve kulakları alışılmadık bir biçimde geriye doğru kıvrık olan başıboş bir kedi Kaliforniya'da bir aile tarafından bulunup bakılmıştır. Bugüne kadar bu kedinin soyundan yüzlerce kedi oluşmuştur ve kedi sevenler hala arıdöl kıvrık kulaklı bir kedi soyu elde etmeye çalışmaktadırlar. Diye-

lim ki ilk kıvrık kulaklı kedinin sahibi sizsiniz ve andöl bir soy elde etmek istiyorsunuz. Kıvrık kulaklılık allelinin baskın mı yoksa çekinik mi olduğunu nasıl belirlersiniz? Andöl kedileri nasıl seçersiniz? Bunların andöl olduklarından nasıl emin olursunuz?

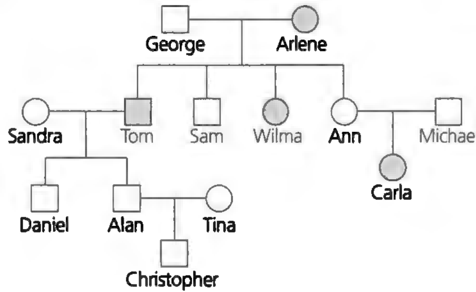


15. Diyelim ki yeni bulunan bir kalıtsal hastalık, hem kan grupları ve hem de hastalık bağımsız olarak kalıtılmasına karşın, yalnızca O kan grubuna sahip kişilerde ortaya çıkıyor. A kan grubuna sahip sağlıklı bir erkek ile B kan grubuna sahip sağlıklı bir kadının hasta bir çocukları oluyor. Kadın ikinci kez hamile kalıyor. İkinci çocukta da bu hastalığın görülme olasılığı nedir? Her iki ebeveynin de hastalığa yol açan gen açısından heterozigot olduğunu varsayın.

16. Kaplanlarda çekinik bir allel hem kürk rengi pigmentasyonunu ("beyaz kaplan") etkilemekte hem de çarpı biçimli göz oluşmasına neden olmaktadır. Bu lokus bakımından heterozigot olan fenotipik normal iki kaplan eşleşir ise yavrularının çarpı biçimli göze sahip olma olasığı nedir? Yavruların beyaz olma olasılığı nedir?

17. Mısır bitkisinde baskın bir allel olan *I*, dane rengi oluşumunu engellerken çekinik olan *i* homozigot iken dane rengini belirlemektedir. Başka bir lokusta yer alan başat *P* alleli mor dane, homozigot *pp* çekinik genotipi de kırmızı dane oluşturmaktadır. Her iki lokus bakımından heterozigot olan bireyler çaprazlanır ise F_1 kuşağında fenotipik oranlar ne olur?

18. Aşağıda çizilen soyağacında biyokimyasal bir hastalık olan alkaptonürinin kalıtımı görülmektedir. Burada içi dolu kare ve daireler ile belirtilen hasta bireyler idrar rengini değiştiren ve vücut dokularını boyayan alkapton adı verilen bir maddenin yıkımını gerçekleştirememektedirler. Alkaptonüri hastalığına neden olan başat allel mi yoksa çekinik çekinik allel midir? Genotiplerini bildiğiniz bireyleri yerlerine yazınız. Diğer bireylerde olası genotipler nelerdir?



19. Bir genetik uzmanı olduğunuzu ve bir çiftin aile kurmadan önce danışmak için size başvurduğunu varsayın. Charles daha önce evlenmiş ve bu evlilikten kistik fibrözisli bir çocuğu olmuştur. Şimdiki eşi Elaine'nin erkek kardeşi de bu hastalıktan ölmüştür. Charles ve Elaine'nin çocuklarında kistik-fibrözis olma şansı nedir? (Ne Charles ne de Elaine kistik fibrözis hastası değillerdir).

20. Farelerde siyah renk (*B*) beyaza (*b*) baskındır. Başka bir lokustaki baskın bir allel (*A*) siyah renkli farelerde her kılın ucunun hemen altında sarı bir bant oluşmasına neden olmaktadır. Bu renk durumuna agouti adı verilir. Çekinik alleller (*a*) ise düz renkli bir kürke neden olmaktadır. Her iki lokus bakımından da heterozigot olan fareler çaprazlanır ise yavrularındaki fenotipik oran ne olur?

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

21. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
Geçen son yarım yüzyılda Amerika Birleşik Devletleri ve diğer gelişmiş ülkelerde gençlerin, anne ve babaları ile dede ve büyükannelerine göre çok daha ileri yaşlarda evlenme ve çocuk sahibi olma eğilimleri bulunmaktadır. Populasyonda geç-ortaya çıkan baskın lethal allellerin insidansı (görülme sıklığı) açısından bu durumun etkilerini tartışınız.

22. **BİLİMSEL SORGULAMA**
Elinizde uzun saplı ve aksiyal çiçekli bir "bilinmeyen" bezelye bitkisi bulunmaktadır ve sizden mümkün olduğunca çabuk biçimde bunun genotipini söylemeniz istenmektedir. Uzun saplılığın (*T*) kısa sapa (*t*) ve aksiyal çiçek durumunun (*A*) da terminal çiçek durumuna (*a*) baskın olduğunu bilmektesiniz. Buna göre;
(a) Bilinmeyen bitkinizin olası *tüm* genotipleri nelerdir?
(b) Bilinmeyen bitkinin genotipini saptayabilmek için yapabileceğiniz çaprazlamalardan *birini* yazınız.
(c) Çaprazlamanın sonucunu beklerken, çalışma masanıza gidip arkanıza yaslanırınız. a şıkkında sıraladığınız olası genotiplerin sonuçları için de tahminlerde bulununuz. Bunu nasıl yaparsınız? Bu neden "bir çaprazlama yapama" olarak değerlendirilmez?
(d) Sizin çaprazlamanızın sonuçları ve tahminleriniz, genotipi bilinmeyen bitkinin genotipini öğrenmenize nasıl yardım edecektir? Açıklayınız.

23. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
Anne ya da babanızdan birisinin Huntington hastası olduğunu varsayın. Sizin de bu hastalığa yakalanma olasılığınız nedir? Huntington hastalığının bilinen bir tedavisi yoktur. Huntington allelinin varlığı bakımından test edilmek ister miydiniz? Neden isterdiniz ya da neden istemezdiniz?

24. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
Yaşamın Genetik Temeli Yaşamın devamlılığı, DNA şeklindeki kalıtılabilir bilgiye dayanmaktadır. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), ebeveynlerden yavrulara genlerin belirli alleller halinde nasıl geçtiğini, yavrularda atasal özelliklerin devamlılığını nasıl sağladığı ve aynı zamanda yavrularda genetik varyasyonu nasıl sağladığını açıklayınız. Açıklamanızda genetic terimleri kullanınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Genotip Belirleme: Bezelye Tohum Zarfı Rengi • Farelerde Kürk Renginin Kalıtımı • Soyağacı Analizi: Galaktozemi
Aktiviteler Monohibrit Çapraz • Dihibrit Çapraz • Mendel'in Deneyleri • Bağımsız Açılım Prensibi • Kilisenin Bahçesi • Eksik Baskınlık
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testi • Toplu testler • BioFlix® 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

15

Kalıtımın Kromozomal Temeli



▲ Şekil 15.1 **Mendel'in kalıtım faktörleri hücrede nerede yer almaktadır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

15.1 Mendel kalıtımının fiziksel temeli, kromozomların davranışında yatmaktadır

15.2 Eşeye-bağlı genler, özgün kalıtım tarzı sergiler

15.3 Bağlı genler, aynı kromozom üzerinde bulunduklarından birlikte kalıtılma eğilimindedir

15.4 Kromozom sayısının ya da yapısının değişmesi, bazı genetik bozukluklara yol açar

15.5 Bazı kalıtım modelleri, standart Mendel kalıtımına istisna oluşturur

GENEL BAKIŞ

Genler Kromozomlar Boyunca Konumlanmıştır

Gregor Mendel, 1860'da kalıtım faktörlerinin varlığını önerdiğinde O'nun "kalıtım faktörleri" tamamıyla soyut bir kavramdı. O tarihte, bu hayali birimleri barındırabilecek hücresel yapılar bilinmiyordu. Hatta kromozomların ilk olarak gözlenmesinden sonra bile birçok biyolog bu konuda şüpheli kalmıştı. Mendel'in ayrılma ve bağımsız açılım yasaları ileri sürülünceye değin, kalıtımın bu prensiplerinin fiziksel bir temeli olduğu ve bunun kromozomların davranışında yattığına ilişkin yeterince kanıt vardı.

Bugün, biz biliyoruz ki genler—yani Mendel'in "faktörleri"—kromozomlar boyunca konumlanmıştır. Geni gösteren flöresan boya ile kromozomları işaretlemek suretiyle belirli bir genin yerleştiği yeri görebiliriz. Örneğin **Şekil 15.1**'deki dört sarı nokta, insanın replikasyon geçirmiş homolog kromozom çiftinin kardeş kromatidleri üzerindeki özgül bir gen lokusuna işaret etmektedir. Bu bölüm, geçen iki bölümde öğrenmiş olduklarınızı kapsayacaktır: Standart kalıtım tarzlarına uymayan bazı önemli istisnalarla birlikte genlerin ebeveynlerden yavrulara aktarılmasının kromozomal temelini tanımlayacağız.

KAVRAM **15.1**

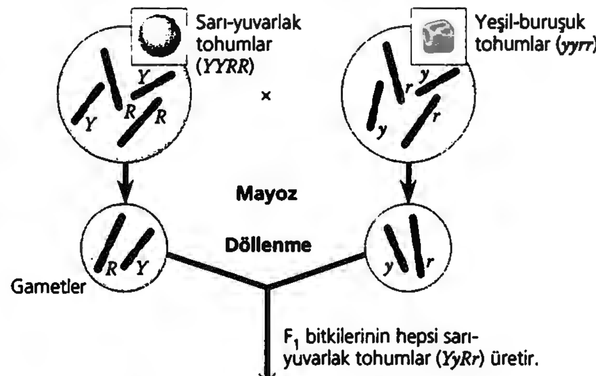
Mendel kalıtımının fiziksel temeli, kromozomların davranışında yatmaktadır

Sitologlar gelişmiş mikroskopi tekniklerini kullanmak suretiyle 1875'de mitozu ve 1890'lı yıllarda da mayoz olayını çözdüler. Biyologların, eşeyli yaşam döngüsü sırasında Mendel'in önerdiği kalıtım faktörlerinin davranışı ile kromozomların davranışı arasında paralelliklerin olduğunu görmeye başlaması, sitologlar ve genetikçileri bir araya getirdi: Diploid hücrelerde hem kromozomlar hem de genler çiftler olarak yer almaktadır; mayoz bölünme sırasında homolog kromozomlar ve alleller ayrılmaktadır; döllenme olayı hem kromozomların hem de genlerin yeniden çift duruma gelmesini sağlar. 1902'de Walter S. Sutton, Theodor Boveri ve diğer bazı bilim adamları birbirlerinden bağımsız olarak bu paralellikleri not ettiler ve **kalıtımın kromozom teorisi** oluşmaya başladı. Bu teoriye göre, Mendel genleri kromozomlar üzerinde özgül lokuslara (konumlara) sahiptir; ve ayrılma ve bağımsız dağılım geçirenler, kromozomlardır.

Şekil 15.2, mayoz sırasında homolog kromozomların sergilediği davranışın, her bir genetik lokustaki allellerin ayrılarak farklı gametlere geçmesinden sorumlu olabileceğini göstermektedir. Bu şekil aynı zamanda, homolog olmayan kromozomların davranışının, farklı kromozomlar üzerinde yer alan iki ya da daha fazla sayıda genin allellerinin bağımsız dağılımından sorumlu olabileceğini de göstermektedir. Bu şekil dikkatlice incelendiğinde, Şekil 14.8 de öğrenmiş olduğunuz dihibrit bezelye çaprazlamasının izlerini sürebilir ve F_1 kuşağındaki mayoz sırasında kromozomların davranışını ve bunu izleyen rastgele (şansa dayalı) döllenme olayının Mendel tarafından gözlenen F_2 fenotip oranlarını nasıl verdiğini görebilirsiniz.

P kuşağı

İki arı döl bezelye bitkisi ile başlayarak F_1 ve F_2 kuşakları boyunca iki geni takip edeceğiz. Tohum rengini (sarı renk için *Y* alleli, yeşil renk için *y* alleli) ve tohum şeklini (yuvarlak için *R* alleli; buruşuk için *r* alleli) belirleyen iki gen farklı kromozomlar üzerindedir. (Bezelye bitkisi, yedi çift kromozoma sahiptir; fakat burada sadece iki çifti gösterilmiştir).



F_1 bitkilerinin hepsi sarı-yuvarlak tohumlar (*YyRr*) üretir.

F_1 Kuşağı

AYRILMA İLKESİ
Her bir gen için iki allel, gamet oluşumu sırasında birbirinden ayrılır. Örnekteki gibi, uzun kromozomun (*R* ve *r* allellerini taşıyan) geçirdiği evreleri izleyin. Aşağıdaki numaralandırılmış açıklamaları okuyun.

BAĞIMSIZ DAĞILMA İLKESİ
Gamet oluşumu sırasında homolog olmayan kromozomlar üzerindeki genlerin allelleri birbirlerinden bağımsız olarak ayrılırlar. Örnek olarak hem uzun hem de kısa kromozomların izledikleri yolu takip edin. Aşağıdaki numaralandırılmış açıklamaları okuyun.

Mayoz

Metafaz I'de kromozomların iki eşit olasılıkta düzenlenmesi

Anafaz I

Metafaz II

Gametler

❶ Anafaz I evresinde *R* ve *r* allelleri birbirinden ayrılır ve bu lokus için iki çeşit kardeş hücre meydana getirir.

❶ Her iki lokustaki alleller, anafaz I evresinde birbirlerinden ayrılır; kromozomların metafaz I evresindeki dizilimine bağlı olarak dört çeşit yavru hücre üretilir. *R* ve *r* allellerinin düzenlenmesini, anafaz I evresindeki *Y* ve *y* allellerine göre karşılaştırınız.

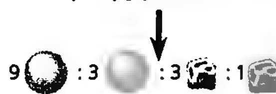
❷ Her gamet, *R* ya da *r* alleli taşıyan bir adet uzun kromozoma sahiptir.

❷ Her gamet, bir uzun bir kısa kromozoma sahiptir; her birinde dört alleli kombinasyonlardan bir tanesi yer alır.

1/4 (*YR*) 1/4 (*yr*) 1/4 (*Yr*) 1/4 (*yR*)

F_2 kuşağı

Bir F_1 × F_1 çapraz döllenmesi



❸ Döllenme rastgele bir şekilde *R* ve *r* allellerini tekrar bir araya getirir

❸ Döllenme sayesine F_2 kuşağında, 9:3.3:1 fenotip oranları ortay çıkar.

▲ **Şekil 15.2 Mendel yasalarının kromozomal temeli.** Burada Mendel'in dihibrit çaprazlamalarının birisinin sonuçlarını (bakınız Şekil 14.8), kromozomların mayozdaki davranışıyla (bakınız Şekil 13.8) karşılaştırıyoruz. Mayozun metafaz I evresinde kromozomların dizilişi ve onların anafaz I evresindeki hareketleri, tohum rengi ve şeklinden sorumlu allellerin ayrılma ve bağımsız dağılımlarından sorumludur. F1 bitkisinde mayoz geçiren her hücre, iki çeşit gamet üretir. Bununla birlikte eğer tüm hücreler için sonuçları hesaplarsak, her bir F1 bitkisi, dört çeşit gametten eşit sayıda üretir; çünkü metafaz I evresinde alternatif kromozom dizilimleri, yaklaşık olarak eşittir.

? *Eğer bir F1 bitkisini her iki gen bakımından homozigot çekinik (yyrr) olan bir bitki ile çaprazlarsanız, oluşacak yavruların fenotipik oranlarını burada görülen 9:3.3:1 oranları ile karşılaştırdığınızda durum ne olacaktır?*

Morgan'ın Deneysel Kanıtı: *Bilimsel Araştırma*

Özgül bir genin özgül bir kromozomla ilişkili olduğuna ilişkin ilk sağlam kanıt, 20.yüzyılın başında Columbia Üniversitesi'nde embriyolog olan Thomas Hunt Morgan'ın çalışmasından geldi. Morgan, başlangıçta hem Mendelizm hem de kromozom teorisi konusuna şüpheyle yaklaşıyordu; ancak, O'nun bu ilk deneyleri, Mendel'in kalıtılabilir faktörlerinin kromozomlarda bulunduğuna ilişkin ikna edici kanıtlar oluşturmuştur.

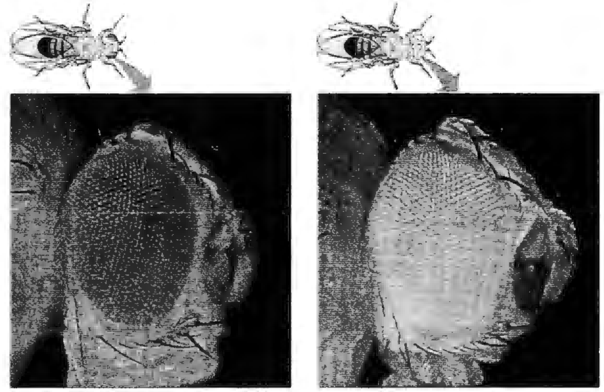
Morgan'ın Deney Hayvanı Seçimi

Biyolojinin tarihinde bir çok defa, önemli keşifler, üzerinde uğraşılan araştırma problemine en uygun deney hayvanını seçecek kadar basiretli ya da şanslı olan kişiler tarafından yapılmıştır. Mendel bezelyeyi seçti; çünkü, birkaç farklı varyetesi bulunuyordu. Morgan çalışmaları için *Drosophila melanogester* adlı bir meyve sineği türünü seçti. Yaygın olan bu sinek, meyveler üzerinde büyüyen mantarlarla beslenir. Meyve sinekleri hızlı ürerler; bir çift sinek, yüzlerce yavru oluşturur ve iki haftada bir yeni bir döl elde edilebilir. Morgan'ın laboratuvarı, bu uygun hayvanı kullanarak 1907 de genetik çalışmalara başladı ve kısa bir süre sonra "sinek odası" olarak anılmaya başladı.

Meyve sineğinin diğer bir avantajı, ışık mikroskobunda kolayca fark edilebilen sadece dört çift kromozomunun olmasıdır. Üç çift otozomu ve bir çift eşey kromozomu vardır. Dişi meyve sinekleri, homolog X kromozomu çiftine sahipken erkekler bir X ve bir Y kromozomuna sahiptir.

Mendel farklı bezelye varyetelerini kolayca elde edebilirken, Morgan büyük bir olasılıkla farklı meyve sineği varyeteleri isteyen ilk kişiydi. O, meyve sinekleri arasında çok sayıda çaprazlama yapıp elde edilen çok sayıda yavru bireyi mikroskop altında gözden geçirerek doğal olarak bulunan varyant bireyleri elde etmek üzere çok sıkıcı bir işle yüz yüze geldi. Bu işle geçen ayların ardından O duygularını şöyle ifade etmiştir: "İki yıllık çalışma boşa gitti. Bu süre boyunca bu sinekleri ürettim ve hiçbir şey elde edemedim". Ancak Morgan kararlılıkla çalışmaya devam etti ve kırmızı yerine beyaz gözlere sahip olan bir adet erkek sineği keşfetmesiyle sonunda ödülünü aldı. *Drosophila*'daki kırmızı göz rengi gibi bir karakter için doğal populasyonlarda en yaygın olarak gözlenen fenotipe, **yabanıl tip (Şekil 15.3)** denir. *Drosophila*'daki beyaz göz rengi gibi yabanıl tipe alternatif olan özelliklere, *mutant fenotipler* denir. Çünkü onlar yabanıl-tip alleldeki değişiklikler ya da mutasyonlardan kaynaklandıkları varsayılan alleller sayesinde ortaya çıkarlar.

Morgan ve öğrencileri, *Drosophila*'daki allelleri sembolize etmek için günümüzde de halen yaygın olarak kullanılan bir işaretleme sistemi icat ettiler. Sineklerde bir karakterden sorumlu gen, sembolünü, keşfedilen ilk mutanttan (yabanıl olmayan tip) alır. Böylece, *Drosophila*'da beyaz gözlerden sorumlu allel, *w* harfi ile sembolize edilir. Bu harfin üzerinde + işaretinin olması yabanıl tip özellikten sorumlu alleli ifade eder- örneğin w^+, kırmızı gözden sorumlu alleldir. Yıllar geçtikçe, farklı organizmalar için genleri göstermek üzere çeşitli sistemler geliştirilmiştir. İnsan genlerini ifade etmek için genellikle büyük harfler kullanılır; örneğin, Huntington hastalığından sorumlu allel *HD* olarak gösterilir.



▲ **Şekil 15.3 Mendel'in ilk mutantı.** Yabanıl tipteki *Drosophila* sinekleri, kırmızı gözlere sahiptir (solda). Morgan, meyve sinekleri arasında beyaz gözlü, mutant bir erkek sinek buldu (sağda). Bu varyasyon, Morgan'a özgül bir kromozom üzerinde bulunan göz renginden sorumlu geni izleme olanağı verdi (LM).

Kromozom Çiftlerinin Davranışı İle Gen Allellerinin Davranışı Arasındaki İlişki

Morgan, beyaz-gözlü erkek sineğini kırmızı-gözlü dişi ile çiftleştirdi. F_1 dölünün tümünün kırmızı gözlü olması yabanıl tipin başat olduğunu göstermekteydi. Morgan, F_1 sineklerini kendi aralarında çiftleştirdiğinde F_2 dölünde klasik 3:1 fenotipik oranın olduğunu gözledi. Ancak, sürpriz ilave sonuçlar da vardı: Beyaz-gözlülük sadece erkeklerde görülüyordu. F_2 dişilerinin tümü kırmızı gözlüyken erkeklerin yarısı kırmızı gözlü, yarısı beyaz gözlüydü. Onun için Morgan, sineğin göz renginin her nasılsa, onun eşeyine bağlı olduğu sonucuna vardı. (Eğer göz rengi geni, eşeyle ilişkili olmasaydı, O, beyaz gözlü sineklerin yarısının erkek yarısının dişi bireylerden oluşmasını bekleyecekti).

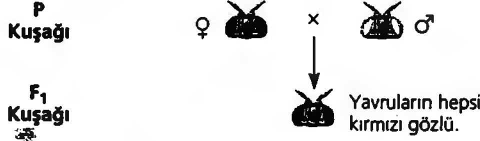
Hatırlayacağınız üzere, dişi sinek iki tane X kromozomuna (XX) sahipken erkek sinek bir X ve bir Y kromozomuna (XY) sahiptir. Beyaz göz rengi özelliği ve bu özelliğin görüldüğü F_2 sineklerinin erkek eşeyli olması durumu Morgan'ı, beyaz-gözlü mutant sinekte beyaz gözlülükten sorumlu genin, sadece X kromozomu üzerinde bulunduğu ve Y kromozomu üzerinde buna karşılık gelen allelin olmadığı sonucuna götürdü. Onun öngörüleri, **Şekil 15.4** de gösterilmiştir. Erkek için mutant allelin tek bir kopyası, beyaz göz oluşturacaktır; çünkü erkekler sadece tek bir X kromozomuna sahiptir ve çekinik alleli maskeleyecek yabanıl-tip allel (w^+) yoktur. Diğer taraftan, dişi eğer her iki X kromozomu üzerinde de çekinik mutant alleli (*w*) taşırsa beyaz gözlere sahip olacaktır. Morgan'ın deneyinde F_1'deki ebeveyn erkek sineklerin tümü kırmızı gözlü olduğundan F_2 dişilerinin beyaz gözlü olması olası değildir.

Morgan'ın belirli bir özellik ile bireyin eşeyi arasındaki bağıntıya ilişkin bulgusu, kalıtımın kromozom teorisine destek sağladı: yani özgün bir genin özgün bir kromozom üzerinde taşındığı gösterilmiş oldu (bu örnekte, göz rengi

▼ **Şekil 15.4** **SORGULAMA**

Yabanıl tip dişi meyve sineği ve beyaz gözlü mutant erkek sinek arasındaki çaprazlamada F_1 ve F_2 yavruları hangi göz renklerine sahip olacaktır?

DENEY Thomas Hunt Morgan, meyve sineği göz renginden sorumlu iki allelin davranışını analiz etmek istedi. Mendel'in bezelyelerle yaptığı çaprazlamalara benzer olarak, Morgan ve arkadaşları, yabanıl tip (kırmızı gözlü) dişiyi, beyaz gözlü mutant erkekle çiftleştirdi.

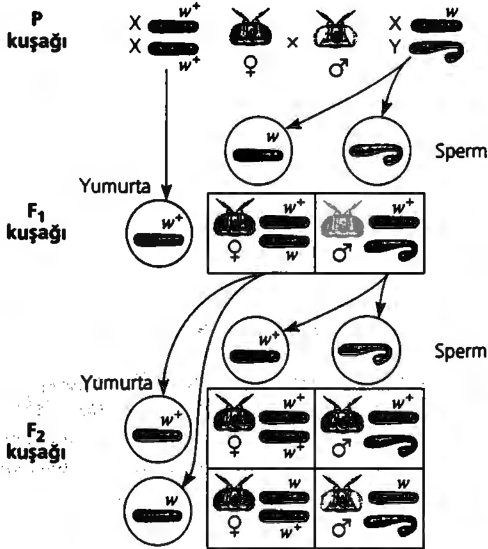


Daha sonra Morgan, F_2 kuşağını oluşturmak üzere F_1'deki kırmızı gözlü dişiyi F_1'deki beyaz gözlü erkekle çaprazladı.

BULGULAR F_2 kuşağı, tipik Mendel oranlarını, yani 3 kırmızı gözlü sinek:1 beyaz gözlü sinek oranını gösterdi. Bununla birlikte, hiçbir dişi beyaz gözlü değildi, ve beyaz gözlü sineklerin hepsi erkekti.



SONUÇ F_1 dölünün hepsi kırmızı gözlüydü, bu nedenle mutant beyaz göz özelliği (*w*), yabanıl tip kırmızı göz özelliğine (*W*) karşı çekinik olmalıdır. Çekinik özellik –beyaz göz- F_2 kuşağında sadece erkek bireylerde ifade edildiğinden, Morgan bu göz renginden sorumlu genin X kromozomu üzerinde yer aldığına ve Y kromozomu üzerinde bu gene karşılık gelen lokusun bulunmadığı sonucuna vardı.



KAYNAK T.H.Morgan, Sex-limited inheritance in *Drosophila*, *Science* 32:120-122 (1910).

Öğrenme Biyolojisindeki Deneysel Sorgulayarak Öğrenme kısmındaki ilgili konuya bakınız.

EĞER ÖYLE İSE? Bu göz rengi geninin bir otozom üzerinde yer aldığını farz edin. Bu farazi çaprazlamadaki F_2 sineklerinin fenotiplerini (erkekleri içeren) tahmin ediniz. (*İpucu*: Punnett karesi çizin).

geni X kromozomu üzerinde yer almaktadır). Morgan'ın çalışması, ayrıca, eşey kromozomları üzerinde yer alan genlerin kendilerine özgün kalıtım tarzı sergilediğini ortaya koydu. Morgan'ın ilkin çalışmasının önemini kavrayan pek çok öğrenci için onun sinek odası cezp edici olmuştur.

KAVRAM KONTROLÜ 15.1

1. Mendel yasalarından hangisi, tek bir karakter için allellerin kalıtımıyla ilişkilidir? Hangi yasa, dihibrit çaprazlamadaki iki karakter için allellerin kalıtımı ile ilişkilidir?
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 13.8 deki (ss.254-255) mayozun tanımını ve Kavram 14.1 deki (ss. 264-269) Mendel'in iki yasasını yeniden gözden geçir. Mendel'in yasalarının her biri için fiziksel temel nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Morgan'ın gördüğü ilk doğal mutant sinekteki mutant genin eşey kromozomu üzerinde yer almasına ilişkin olası neden öneriniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

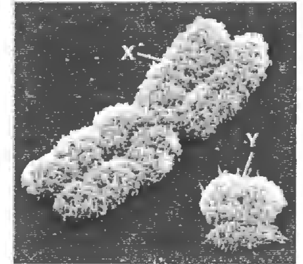
KAVRAM 15.2

Eşeye-bağlı genler, özgün kalıtım tarzı sergiler

Az önce öğrenmiş olduğunuz gibi, Morgan tarafından sineğin eşeyi ile ilişkili bir özelliğin (beyaz gözün) keşfedilmesi, kalıtımın kromozom teorisinin gelişmesinde anahtar olaydır. Çünkü bir bireydeki eşey kromozomlarının kimliği, sineğin eşeyi gözlemlenerek çıkartılabilirdi ve eşey kromozomu çiftlerinin iki üyesinin davranışı ile göz rengi geninin iki allelinin davranışı ilişkilendirilebllirdi. Bu bölümde eşey kromozomlarının kalıtımdaki rolünü daha ayrıntılı olarak göreceğiz. İnsanda ve diğer bazı hayvanlardaki eşey belirlenmesinin kromozomal temelini, tekrar gözden geçirerek işe başlayacağız.

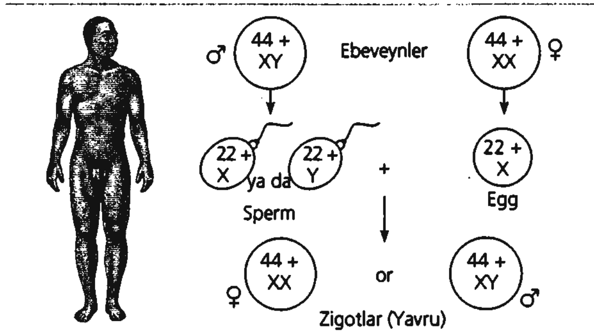
Eşeyin Kromozomal Temeli

Erkek ya da dişi olmamız, bizim daha bariz fenotipik karakterlerimizden biridir. Bayanlarla ve erkek arasında çok sayıda anatomik ve fizyolojik farklılık olmasına karşın, eşeyi belirlemenin kromozomal temeli oldukça basittir. İnsanda ve diğer memelilerde X ve Y ile gösterilen iki çeşit eşey kromozomu vardır. Y kromozomu, X kromozomundan daha küçüktür (**Şekil 15.5**). İki ebeveynin her birinden birer X kromozomu alan bir kişi, genellikle dişi olarak gelişir. Erkek ise bir X bir de Y

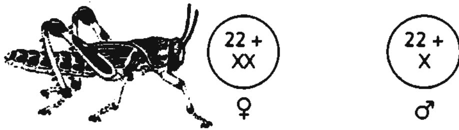


▲ **Şekil 15.5 İnsan eşey kromozomları.**

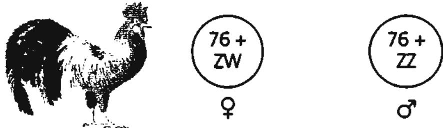
kromozomu içeren zigottan gelişir (**Şekil 15.6a**). Y kromozomunun bir ucundaki kısa segmentler, X'in karşılık gelen bölgeleri ile homolog olan yegane bölgelerdir. Bu homolog bölgeler, erkek bireylerde X ve Y kromozomlarının çift oluşturmasına ve testislerde mayoz sırasında homolog kromozomlar gibi davranmalarına izin verir.



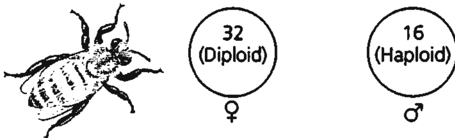
(a) X-Y sistemi. Memelilerde yavrunun eşeyi, spermin X kromozomu mu yoksa Y kromozomu mu taşıdığına bağlıdır.



(b) X-0 sistemi. Çekirgelerde, cırcır böceklerinde, hamam böceklerinde ve diğer bazı böceklerde sadece tek tip eşey kromozomu (X) vardır. Dişiler XX, erkekler X0'dır. Yavruların eşeyi, sperm hücresinin X kromozomu taşıyıp taşımamasına bağlıdır.



(c) Z-W sistemi. Kuşlarda, bazı balıklarda ve bazı böceklerde, yavruların eşeyini yumurtada bulunan (spermde değil) eşey kromozomu belirler. Eşey kromozomları Z ve W şeklinde gösterilir. Dişiler ZW, erkekler ZZ'dir.



(d) Haploid-diploid sistem. Arı ve karınca türlerini çoğunda eşey kromozomu yoktur. Dişiler döllenmiş yumurtalardan geliştikleri için diploidtir. Erkekler döllenmemiş yumurtadan geliştikleri için haploidtir ve babaları yoktur.

▲ **Şekil 15.6 Eşey saptanmasının bazı kromozomal sistemleri.** Rakamlar, eşey kromozomu olmayan otozomların sayısını göstermektedir. *Drosophila*'da erkekler XY'dir; fakat eşey, basitçe Y kromozomunun bulunmasına göre değil, X kromozomu sayısının otozom takımı sayısına oranına göre belirlenmektedir.

Testislerde ve ovaryumlarda mayoz sırasında iki eşey kromozomu ayrılır ve her gamet bir kromozom alır. Her yumurta bir X kromozomu taşır. Oysa spermler iki kategoriye ayrılır: Bir erkeğin ürettiği sperm hücrelerinin yarısı X kromozomu, yarısı da Y kromozomu taşır. Her bir yavrunun eşeyini hamilelik anına kadar izleyebiliriz: eğer X kromozomu taşıyan bir sperm hücresi yumurtayı döllerse zigot XX olur, eğer Y kromozomu taşıyan bir sperm hücresi yumurtayı döllerse zigot XY olur (bakınız Şekil 15.6a). Böylece eşeyin ne olacağı şansa bağlıdır—kız ve erkek olma ihtimali, yüzde elli-yüzde ellidir. Memelilerdeki X-Y sistemi, eşey belirlemek için tek bir kromozomal sistem olmadığını not etmeliyiz. **Şekil 15.6b-d**, diğer üç sistemi göstermektedir.

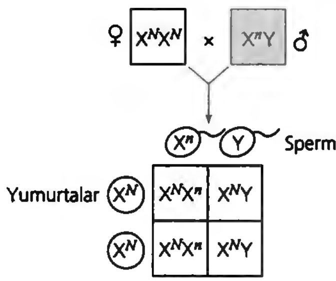
İnsanda, eşeyin anatomik belirtileri embriyo 2 aylıkken ortaya çıkmaya başlar. Bu dönemden önce gonatların öncü taslakları henüz özelleşmemiştir—gonatlar, Y kromozomunun olup olmamasına göre testislere ya da yumurtalıklara dönüşebilir. 1990'da bir İngiliz araştırma grubu, testislerin gelişmesi için gerekli olan bir geni tanımladılar. Y kromozomunun eşey belirleme bölgesi ifadesinin baş harflerini kullanarak bu gene *SRY* geni adını verdiler. *SRY* olmayınca gonatlar ovaryumlara dönüşür. Erkek ve dişiyi ayırt ettiren biyokimyasal, fizyolojik ve anatomik özellikler karmaşıktır, ve bunların ortaya çıkmasında birçok gen rol oynar. Gerçektende *SRY* geni, diğer genleri düzenleyen bir protein kodlamaktadır.

Araştırmacılar, insan Y kromozomunun sekansını çıkararak 25 kadar proteini şifreleyen 78 gen tanımladılar (bazı genler eş kopyadır). Bu genlerin yaklaşık yarısı sadece testislerde ifade edilmektedir; bazıları normal testis fonksiyonları için, bazıları da normal sperm üretimi için gereklidir. Her bir eşey kromozomu üzerinde yer alan gene, **eşeye-bağlı gen** adı verilir; Y kromozomu üzerinde yer alanlara *Y-bağlı genler* adı verilir. Y kromozomu, babadan tüm erkek çocuklarına aktarılmaktadır. Çok az sayıda Y-bağlı gen olduğundan babadan erkek çocuklara Y kromozomu sayesinde çok az sayıda hastalık geçirilmektedir. Nadir bir örnek, Y-bağlı belirli genlerin olmamasıdır; bu durumda birey XY kromozomlu bir erkektir, fakat normal sperm üretmez.

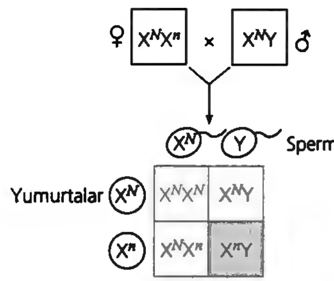
İnsan X kromozomu, yaklaşık 1100 tane gen içerir; bu genlere **X-bağlı genler** denir. Erkekler ve dişiler kalıtım yoluyla farklı sayıda X kromozomu aldığı için, otozomlar üzerinde yer alan genlerin yarattığı kalıtım tarzından farklı bir kalıtım modelinin ortaya çıkmasına yol açar.

X-Bağlı Genlerin Kalıtımı

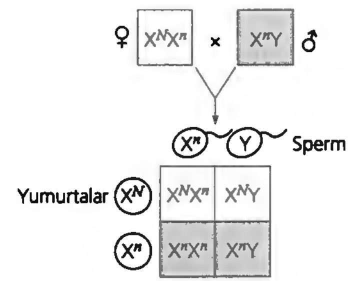
Y-bağlı çoğu gen eşeyin belirlenmesine yardım ederken, X kromozomları eşeyle ilişkili olmayan birçok karakter için genlere sahiptir. İnsanda *X- bağlı* genler, Morgan'ın *Drosophila*'daki beyaz-göz lokusunda gözlemlediği kalıtım modelinin aynısı ile kalıtılırlar (bakınız Şekil 15.4). Babalar eşeye bağlı allelleri tüm kızlarına aktarır ama oğullarının



(a) Renk körü baba, mutant alleli kızlarının hepsinse aktarır; oğullarının hiçbirisine aktarmaz. Anne başat homozigot olduğunda kızlar normal fenotipte olacaktır; fakat, mutasyonun taşıyıcısı olacaklardır.



(b) Eğer taşıyıcı bir birey renk körü olmayan normal bir erkekle evlenecek olursa, bu çiftin kızları %50 şansla anneleri gibi taşıyıcı olacak; erkek çocukları ise %50 şansla renk körü olacaktır.



(c) Eğer taşıyıcı bir birey renk körü bir erkekle evlenecek olursa, cinsiyetine bakmaksızın, doğacak her çocuk %50 şansla renk körü olacaktır. Normal fenotipte sahip kız çocuklarının hepsi taşıyıcıdır; oysa renk körü olmayan normal fenotipe sahip erkekler, çekinik allele sahip değildir.

▲ **Şekil 15.7 X-bağlı çekinik özelliklerin aktarılması.** Bu diyagramda, renk körlüğü bir örnek olarak kullanılmıştır. Üssel *N*, X kromozomu üzerinde taşınan normal renkli görmeden sorumlu başat alleli temsil etmektedir; üssel *n* ise renk körlüğüne neden olan çekinik alleli göstermektedir. Beyaz kutular, normal bireyleri; açık san kutular, taşıyıcı bireyleri ve koyu turuncu kutular, renk körü olan bireyleri göstermektedir.

? *Eğer renk körü bir bayan, normal fenotipli bir bey ile evlenecek olursa bu çiftin meydana gelecek çocuklarının olası fenotipleri nasıl olur?*

hiçbirine aktarmaz (Şekil 15.9). Buna zıt olarak anneler, **Şekil 15.7** de görüldüğü gibi, eşeye bağlı allelleri hem oğullarına hem de kızlarına aktarabilir.

Eğer eşeye bağlı bir özellik çekinik allelden kaynaklanıyorsa, bir dişi sadece homozigot durumda olduğunda bu özelliği fenotipte gösterecektir. Erkekler sadece bir lokusa sahip oldukları için, onların X-bağlı genlerini tanımlamada *homozigot* ve *heterozigot* terimleri bir anlam ifade etmez; bu tür durumlarda *hemizigot* terimi kullanılır. Annesinden çekinik alleli alan herhangi bir erkek bu özelliği fenotipte gösterir. Bu nedenle eşeye bağlı çekinik olarak kalıtılan hastalıklara erkeklerde dişilerden çok daha sık rastlanır. Ancak, her ne kadar, bir dişinin mutant allelden iki tane (çift doz) alma ihtimali bir erkeğin bir tane (tek doz) mutant allel alma ihtimalinden çok daha az olmasına rağmen, X- bağlı genlere dayalı hastalıkları olan dişiler de vardır. Örneğin, renk körlüğü X-bağlı özellik olarak kalıtılan nadir bir bozukluktur. Taşıyıcı biriyle evlenen renk körü bir babanın renk körü bir kızı olabilir (bakınız Şekil 15.7c). Ancak, renk körlüğünden sorumlu X- bağlı allel oransal olarak nadir olduğundan, böyle bir bayan ile bayın eşleşme olasılığı düşük olacaktır.

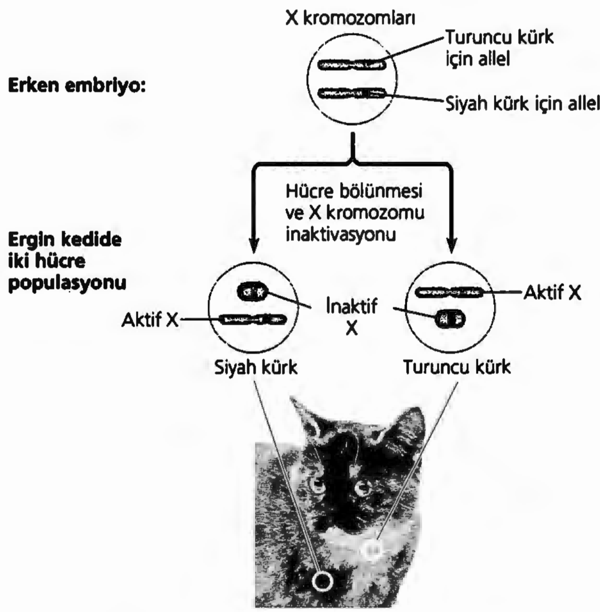
İnsanlardaki eşeye-bağlı bozukluklardan bazıları renk körlüğünden çok daha ciddidir. Örnek, Birleşik Devletler'de doğan her 3.500 erkekten birini etkileyen **Duchenne kas distrofisidir**. Bu hastalık kasların gittikçe zayıflaması ve eşgüdüm kaybı ile özellik kazanmıştır. Etkilenmiş bireyler, nadiren 20'li yaşlara ulaşacak kadar yaşarlar. Araştırmacılar, bozukluğun distrofin adlı anahtar bir kas proteininin yokluğundan kaynaklandığını saptadılar ve bu proteini şifreleyen geninin, X kromozomu üzerindeki özel bir lokusta olduğunu belirlediler.

Hemofili, kan pıhtılaşması için gerekli olan bir ya da daha fazla proteinin eksikliğinde ortaya çıkan, X-bağlı çekinik genlerle kalıtılan bir hastalıktır. Hemofili olan bir insan yaralandığı zaman dayanıklı pıhtı oluşumu geciktiği için kanama uzun sürer. Derideki ufak çizikler genellikle problem değildir; fakat bilinmeyen bir sebeple gerçekleşebilen kas ya da eklemlerdeki kanama ağrılı olabilir ve ciddi tahribata yol açabilir. Hemofili, 1800'lerde Avrupa'nın kraliyet ailelerinin bireyleri arasında çok yaygındı. İngiltere Kraliçesi Victoria'nın bazı çocuklarına bu alleli geçirdiği bilinmektedir. Daha sonradan İspanya ve Rusya gibi diğer milletlerin kraliyet aileleri üyeleri ile yapılan evlilikler, bu X-bağlı özelliğin daha da yayılmasına yol açmıştır, ve bu hastalığın görülme sıklığı, kraliyet soy ağacında çok iyi bir şekilde belgelenmiştir. Bugün, hemofili olan insanlar eksik proteinin damara enjeksiyonu ile tedavi edilmektedir.

Memelilerin Dişi Bireylerinde X inaktivasyonu

İnsan dahil memelilerin dişi bireylerinde, iki X kromozomu kalıtılmaktadır. Bu sayı erkek bireylerde gözlenenin iki katıdır. Böylece, X-bağlı genlerle şifrelenen proteinlerin dişi bireylerde erkektekinin iki katı kadar fazla sentezlenip sentezlenmediğini merak edebilirsiniz. Gerçi, memelilerin dişi bireylerinde her hücredeki bir X kromozomunun büyük bir kısmı embriyonik gelişim sırasında inaktif hale gelir. Sonuçta, hem dişilerin hem de erkeklerin hücrelerinde, çoğu X-bağlı genin aynı efektif dozu (tek kopyası) bulunur. Dişinin her bir hücresindeki inaktif X, yoğunlaşarak sıkı ve yoğun bir cisim olan **Barr cisimciğine** (Kanadalı bir anatomist olan Murray Barr tarafından keşfedilmiştir) dönüşür. Barr cisimciği çekirdek kılıfının iç tarafında uzanır. Barr cisimciğini oluşturan X kromozomundaki genlerin çoğu ifade edilmez. Ovaryumlarda, yumurtayı üreten hücrelerde Barr cisimciği kromozomları, tekrar aktive edilir; böylece her dişi gamet aktif bir X kromozomuna sahip olur.

İngiliz genetikçi Mary Lyon, X kromozomlarının hangisinin Barr cisimciğini oluşturacağının rastgele belirlendiğini ve X inaktivasyonu sürecindeki embriyonik hücrelerde birbirinden bağımsız olarak gerçekleştiğini göstermiştir. So-



▲ **Şekil 15.8 X İnaktivasyonu ve kaplumbağa kabuğu desenli kedi.** Kaplumbağa kabuk deseni geni X kromozomu üzerindedir; ve kaplumbağa kabuk deseni fenotipi, bir turuncu kürk için bir de siyah kürk için iki farklı allelin bulunmasını ister. Sadece dişiler iki X kromozomuna sahip olduğundan normal olarak sadece dişi bireyler her iki allele de sahip olabilir. Eğer dişi kedi kaplumbağa kabuk deseni geni bakımından heterozigot ise, bu kedi kaplumbağa kabuğu desenlidir. Turuncu yamalar, turuncu renk alleline sahip X kromozomunun bulunduğu hücre populasyonlarında oluşur; siyah yamalar, siyah allelli taşıyan X kromozomunun aktif olduğu hücrelere sahiptir. ("Kaliko" kediler, aynı zamanda, başka bir gen tarafından kontrol edilen beyaz alanlara da sahiptir).

nuçta, dişiler iki hücre tipinin *karışımından (mozaik)* oluşur: babadan gelen X'in aktif olduğu hücreler ve anneden gelen X'in aktif olduğu hücreler. Belirli bir hücrede bir X kromozomu inaktif olduktan sonra, o hücrenin mitotik yavrularının hepsi aynı inaktif X'e sahip olur. Böylece, eşeye-bağlı bir özellik bakımından heterozigot olan bir dişinin hücrelerinin hemen hemen yarısı bir alleli ifade ederken diğerleri alternatif alleli ifade edecektir. **Şekil 15.8**, bu mozaiklik olayının kaplumbağa kabuğu desenli kedilerin benekli renklenmesiyle nasıl sonuçlandığını göstermektedir. İnsanlarda mozaiklik, ter bezlerinin gelişmesini önleyen X-bağlı çekinik mutasyonda gözlemlenebilir. Bu özellik açısından heterozigot olan bir bayan, ter bezine sahip normal deri kısmını ve ter bezi olmayan kısımları yamalar şeklinde taşır.

X kromozomunun inaktivasyonu, DNA'nın değişikliğe uğratılmasını ve ona histon proteinlerinin bağlanmasını gerektirir; ve DNA nükleotitlerinin azotlu bazlarından birine metil gruplarının (—CH_3) bağlanmasını kapsar. (DNA metilasyonunun düzenleyici rolü, Bölüm 18"de ayrıntılı olarak anlatılmıştır). Her X kromozomunun belirli bir bölgesi, inaktivasyon işleminde gerekli birkaç gen içermektedir. Embriyonik gelişimin erken evresinde her hücrede her bir X kromozomunda bir bölge olmak üzere iki bölge birbiriyle kısa süreli etkileşime girmektedir. Daha sonra *XIST* (X- inaktif spesifik transkript) adı verilen gen, *sadece* Barr cisimciği olacak kromozomunda aktif olmaktadır. Bu genin RNA ürününün çok sayıdaki kopyası, görünüşte, kendilerinin üretilmiş olduğu X kromozomuna tutunarak sonunda kromozomu tamamen kaplamaktadır. Bu RNA'nın kromozomla etkileşimi X-inaktivasyonunu başlatır gibi görünmektedir; X kromozomu üzerindeki yakında yer alan diğer genlerin RNA ürünleri, bu işlemi düzenlemeye yardım etmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 15.2

1. Beyaz gözlü dişi *Drosophila,* kırmızı gözlü (yabanıl tip) erkek ile çaprazlanıyor. Bu çaprazlamanın eşeyler bakımından tersi olan bir çaprazlama Şekil 15.4 de gösterilmiştir. Oluşacak yavrular için hangi fenotip ve genotipler olasıdır?
2. Ne Tim ne de Rhoda, Duchenne muscular distrofi hastalığına sahip değildir; ancak, onların ilk doğan erkek çocukları bu hastalığa sahiptir. Bu çiftin ikinci çocuklarının bu hastalığa sahip olma olasılığı kaçtır? Eğer ikinci çocukları erkek olursa olasılık nedir? Kız olursa olasılık nedir?
3. **BAĞLANTI KUR** Kavram 14.1 de (s. 265) başat ve çekinik alleller hakkında neler öğrendiğinizi düşünün. Eğer bir bozukluğa, X-bağlı başat allel neden oluyorsa, bunun kalıtım tarzı, X-bağlı çekinik allelin neden olduğu bozuklukta gördüğümüzden nasıl farklı olacaktır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 15.3

Bağlı genler, aynı kromozom üzerinde bulunduklarından birlikte kalıtılma eğilimindedir

Bir hücredeki genlerin sayısı kromozomların sayısından çok daha fazladır; gerçektende her kromozom üzerinde yüzlerce ya da binlerce gen bulunur. (Y kromozomu, istisnadır). Aynı kromozom üzerinde birbirine yakın yer alan genler, genetik çaprazlamalarda birlikte kalıtılma eğilimlidirler; bu genlerin genetik olarak bağlı olduğu söylenir ve bu genlere **bağlı genler** denir. (Eşey kromozomu üzerinde bulunan bir gene atfedilen *eşey-bağlı gen* terimi ile aynı kromozom üzerinde bulunup birlikte kalıtılma eğiliminde olan iki ya da daha fazla gen için söylenen *bağlı* genler terimi arasındaki ayrımı not ediniz). Genetikçiler çaprazlama deneylerinde bağlı genleri takip ettiklerinde, sonuçların, Mendel'in bağımsız dağılım prensibine göre beklenen sonuçlardan saptığını görürler.

Linkaj Kalıtımı Nasıl Etkiler

Genler arasındaki bağlılığın iki farklı karakterin kalıtımını nasıl etkilediğini görmek için Morgan'ın diğer bir *Drosophila* deneyini inceleyelim. Buradaki karakterler vücut rengi

ve kanat büyüklüğü olup her biri iki farklı fenotipe sahiptir. Yabanıl tip sinekler gri vücuda ve normal kanatlara sahiptirler. Bu sineklere ilave olarak Morgan sinek üretme çalışmaları sonucunda siyah vücutlu olup normale göre daha küçük kanatlı olan (vesitigial kanatlı denen) çifte mutant sinekleri elde etmeyi başardı. Bu mutant alleller, yabanıl tip allellere karşı çekiniktir; ve hiçbir gen eşey kromozomu üzerinde değildir. Bu iki geni incelerken Morgan **Şekil 15.9'** daki çaprazlamayı gerçekleştirdi. Önce, F_1 kuşağındaki dihibrit sinekleri elde etmek üzere P kuşağını çaprazladı; ve ikinci olarak da test çaprazlaması yaptı.

Elde edilen sinekler, P kuşağındaki sineklerde gözlenen özellik kombinasyonlarını (parental ya da atasal fenotipler), iki genin bağımsız dağılım göstermesi durumundakine göre çok daha yüksek oranda gösteriyordu. Morgan, vücut rengi ve kanat büyüklüğünün ekseriyetle belirli (parental) bir

▼ **Şekil 15.9** **SORGULAMA**

İki gen arasındaki linkaj, karakterlerin kalıtımını nasıl etkiler?

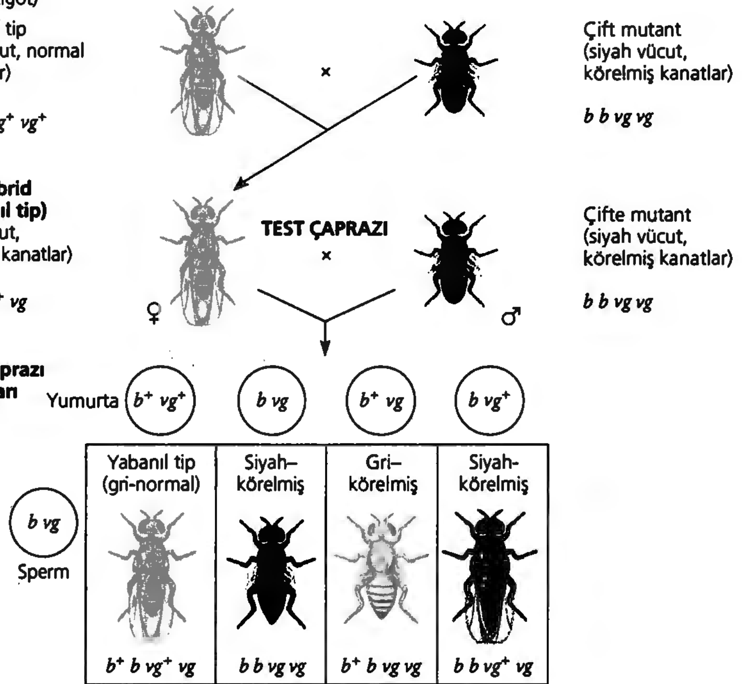
DENEY Morgan, vücut rengi ve kanat büyüklüğünden sorumlu genlerin genetik olarak bağlı olup olmadığını ve eğer öyle ise bu durumun onların kalıtımını nasıl etkilediğini öğrenmek istedi. Vücut rengi için alleller, b^+(gri) ve b (siyah); kanat büyüklüğü için alleller vg^+(normal) ve vg (körelmiş) şeklindedir.

Morgan, heterozigot F1 dihibritlerini (b^+ b vg^+ vg) elde etmek için, an döl P (parental) kuşağı sineklerini çaprazladı—yabanıl tip sinekler ile siyah vücutlu-körelmiş kanatlı erkek sinekler. F_1dihibritlerinin hepsi, yabanıl tip görünümündeydi.

O, daha sonra, yabanıl tip F_1 dişilerini, siyah vücutlu-körelmiş kanatlı erkek bireyler ile çaprazladı. Bu test çaprazlaması, dihibrit dişi tarafından üretilen yumurtaların genotipini ortaya koyacaktır.

Erkeğin spermi sadece çekinik allel katkısı yapacağından yavruların fenotipi, dişinin yumurtasının genotipini yansıtacaktır.

Not: Sadece dişiler (sivri abdomenli) gösterilmesine karşın, her bir sınıftaki yavruların yarısı erkek (yuvarlak abdomenli) olacaktır.



TAHMİN EDİLEN ORANLAR

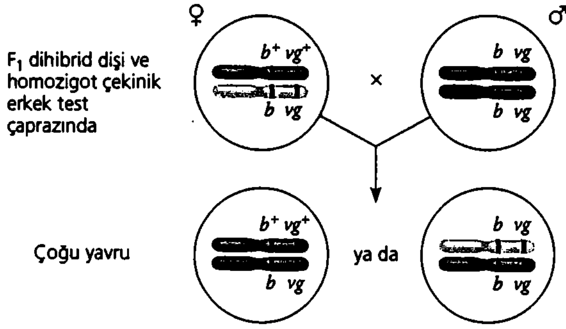
Eğer genler, farklı kromozomlar üzerinde yer alıyorsa	1	1	1	1
Eğer genler, aynı kromozomlar üzerinde yer alıyorsa ve atasal alleller, daima birlikte kalıtılıyorsa	1	1	0	0
BULGULAR	965	944	206	185

SONUÇ Yavruların çoğu atasal (P kuşağı) fenotipe sahip olduğundan, Morgan vücut rengi ve kanat büyüklüğü genlerinin aynı kromozom üzerinde birbirine genetik olarak bağlı olduğu sonucuna vardı. Bununla birlikte, atasal fenotipe sahip olmayan nispeten az sayıda yavrunun da üretilmiş olması, aynı kromozom üzerinde yer alan özgül alleller arasındaki bağlantıyı zaman zaman kıran bazı mekanizmaların olduğuna işaret etmektedir.

KAYNAK T.H.Morgan and C.J. Lynch, The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex-linked, *Biological Bülletin* 23:174-182 (1912).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer atasal (P kuşağı) sinekleri, gri vücut renkli körelmiş kanatlı ve siyah vücut renkli normal kanatlı fenotipindeyse ve arı döl iseler, test çaprazı yavruları arasında en büyük fenotipik sınıf(lar) hangisi olacaktır?

kombinasyonla birlikte kalıtıldığı sonucuna vardı; çünkü bu karakterlerden sorumlu genler aynı kromozom üzerinde birbirine yakın olarak yer almaktadır:



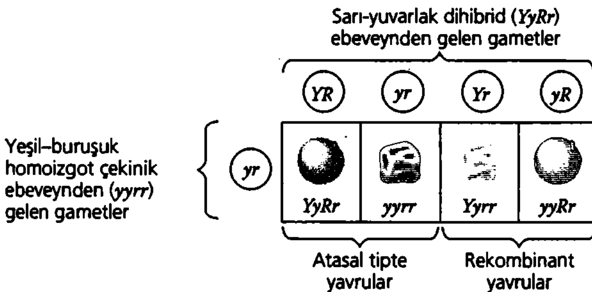
Ancak, Şekil 15.9 da görüldüğü gibi, P kuşağında görülmeyen özellik kombinasyonlarının (atasal olmayan fenotipler) her ikisinin de Morgan'ın deneylerinde üretilmiş olması, vücut rengi ve kanat büyüklüğü allellerinin genetik olarak her zaman bağlı olmadığını göstermektedir. Bu sonucu anlamak için **genetik rekombinasyon** olayını, yani ebeveynlerinde bulunandan daha farklı özellik kombinasyonlarına sahip yavruların üretilmesi olayını, biraz daha ayrıntılı olarak incelememiz gerekir.

Genetik Rekombinasyon ve Linkaj

Bölüm 13 de, mayoz ve rastgele döllenmenin eşeyli üreyen organizmaların yavruları arasında genetik varyasyon meydana getirdiğini öğrendiniz. Burada Mendel ve Morgan'ın genetik bulgularıyla bağlantılı olarak rekombinasyonun kromozomal temelini inceleyeceğiz.

Bağlı Olmayan Genlerin Rekombinasyonu: Kromozomların Bağımsız Dağılımı

Mendel, iki karakteri izleyerek yaptığı çaprazlamalardan elde ettiği bazı yavruların, parental kuşaktaki ebeveynlerinin her ikisine de uymayan özellik kombinasyonlarına sahip olduklarını öğrenmişti. Örneğin, hem tohum rengi hem de tohum şekli açısından heterozigot olan sarı-yuvarlak tohumlu bir bezelye bitkisiyle (dihibrit, *YyRr*) yeşil-buruşuk tohumlu bir bitki (her iki çekinik allel için de homozigot, *yyrr*) arasındaki çaprazlamayı aşağıdaki Punnett karesini çizerek gösterebiliriz: Bu Punnett karesinde yavruların yansı-



nın fenotipinin, atasal (P kuşağı) fenotiplerle eşleştiğine dikkat ediniz. Bu yavrulara, **parental tip** denir. Fakat yavrular arasında, aynı zamanda, parental olmayan iki tane fenotip vardır. Bu yavrular, tohum biçimi ve rengi bakımından yeni kombinasyona sahip olduğundan bunlara **rekombinant tip** ya da kısaca **rekombinant** denir. Bu örnekte olduğu gibi, tüm yavruların %50'si rekombinant olduğunda genetikçiler, rekombinasyon frekansının %50 olduğunu söylerler. Yavrular arasındaki tahmin edilen fenotipik oranlar, Mendel'in *YyRr* X *yyrr* çaprazlamasından (bu bir test çaprazlaması tipidir, çünkü dihibrit *YyRr* genotipli bir bitkinin üreteceği gamet genotiplerini ortaya koymaktadır) elde ettiği sonuca benzerdir.

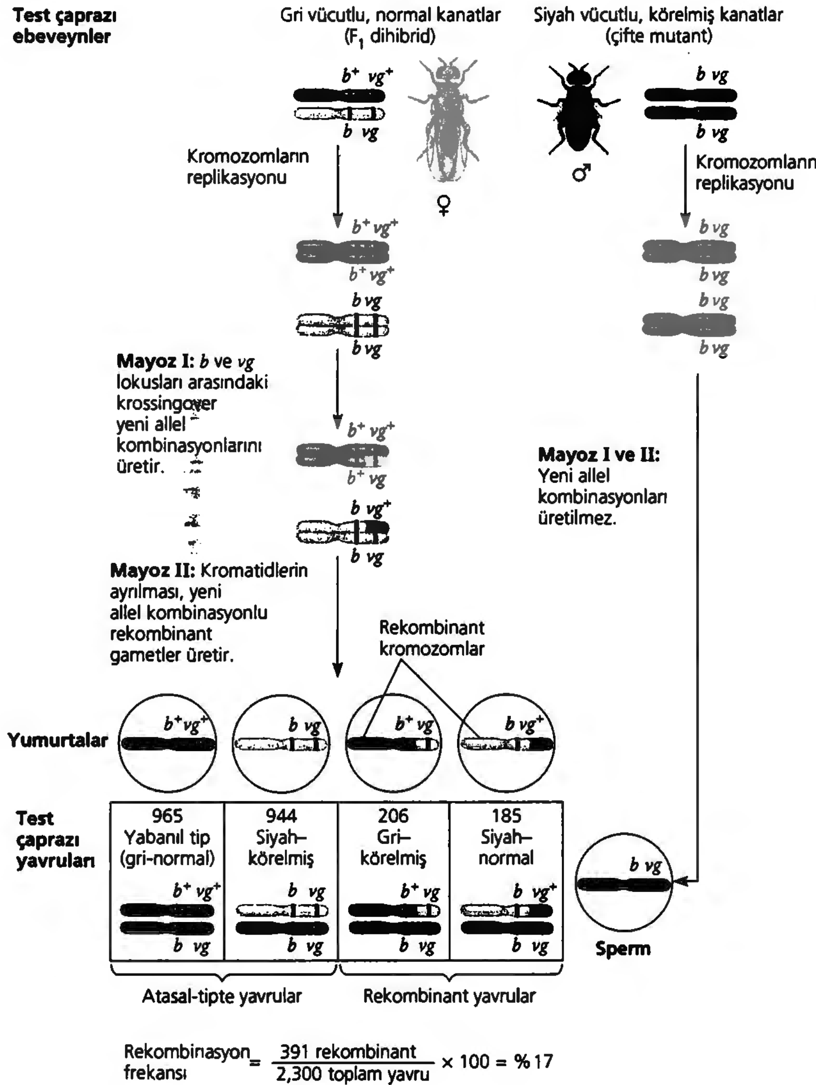
Böyle bir test çaprazlamasında, farklı kromozomlar üzerinde yer alan ve doğal olarak bağlı olamayan her hangi iki gen için, gözlenen rekombinasyon frekansı, %50'dir. Bağlı olamayan genler arasındaki rekombinasyonun fiziksel temelini, mayozun metafaz I evresinde homolog kromozomların şansa dayalı olarak konumlanması oluşturmaktadır; bu olay, bağlı olmayan iki genin birbirinden bağımsız olarak dağılımına yol açar (bakınız Şekil 13.10 ve Şekil 15.2 alt yazısı altındaki soru).

Bağlı Genlerin Rekombinasyonu: Krossing Over

Şimdi, Şekil 15.9'da gösterilmiş olan *Drosophila* test çaprazlamasının sonuçlarını nasıl açıklayabileceğimizi görmek için Morgan'ın sinek odasına dönelim. Test çaprazlamasından elde edilen yavruların çoğunun vücut renginin ve kanat büyüklüğünün atasal fenotipte olduğunu hatırlayın. Bu bize iki genin aynı kromozom üzerinde olduğu fikrini verir; çünkü atasal tiplerin frekansının %50'den daha fazla oranda bulunması; bu genlerin bağlı olduğuna işaret eder. Bununla birlikte, yavruların %17'si rekombinanttır.

Bu sonuçlarla karşılaşan Morgan, aynı kromozom üzerinde bulunan özgül alleller arasındaki fiziksel bağlantıyı bazen kıran bazı olayların olması gerektiğini ileri sürdü. Bunu izleyen deneysel çalışmalar, şimdi **krossing over** olarak bildiğimiz olayın bağlı genlerin rekombinasyonundan sorumlu olduğunu kanıtladı. Krossing over olayı, mayoz I'in profaz evresinde eş oluşturan homolog kromozomlar arasında gerçekleşir; bu olay sırasında bir protein grubu, kardeş olmayan kromatitlerin karşılık gelen segmentleri arasındaki alış-verişi yönetmektedir (bakınız Şekil 13.11). Aslında, krossing over olayında kardeş olamayan iki kromatitin uç kısımları arasında her defasında parça alış verişi olmaktadır.

Şekil 15.10, dihibrit bir dişi sinekte gerçekleşen krossing over olayı sonucunda rekombinant yumurtaların nasıl oluştuğunu ve sonuçta da Morgan'ın test çaprazındaki rekombinant yavruların nasıl meydana geldiğini göstermektedir. Yumurtaların çoğu vücut rengi ve kanat büyüklüğü bakımından atasal genotiplidir yani ya b^+vg^+ya da *b vg* genotipli kromozoma sahiptir; bazı yumurtalar ise rekombinant (b^+vg ya da $b\ vg^+$) kromozoma sahiptir. Bu çeşitli yumurta sınıflarının çekinik genotipli (*b vg*) sperm tarafından döllenmesiyle üretilen yavruların %17'si atasal olmayan rekombinant fenotipe sahiptir; bu, her iki ebeveynde daha önce görülmeyen allel kombinasyonunu yansıtmaktadır.



◀ **Şekil 15.10 Bağlı genlerin rekombinasyonunun kromozomal temeli.** Bu diyagramlarda Şekil 15.9'daki test çaprazlaması yeniden çizilmiştir. Genlerin yanı sıra kromozomları da izleyebilmekteyiz. Mayozdaki krossing over henüz olmadan önce, anaya ait (maternal) kromozomların bir homologunu diğerinden ayırt etmek için kırmızı ve pembe olmak üzere farklı renkle boyanmıştır. Çiftleşen dişide yumurta üreten hücrelerin bir kısmında, tümünde değil, *b* ve *vg* lokusları arasında krossing over meydana geldiğinden atasal tip kromozomlara sahip yumurtaların miktarı, rekombinant tip kromozoma sahip yumurtalardan daha fazladır. Yumurtaların, *b vg* genotipli spermler ile döllenmesi, bazı rekombinant yavruların meydana gelmesini sağlayacaktır. Rekombinasyon frekansı, tüm yavrular arasındaki rekombinant sineklerin yüzdesidir.

ÇİZİNİZ *Şekil 15.9'un altında yer alan soruda olduğu gibi, atasal (P kuşağı) sinekleri, gri vücut renkli körelmiş kanatlı ve siyah vücut renkli normal kanatlı fenotipte ve anı döl olarak varsayarak F1 dişilerinden gelen olası dört çeşit yumurtanın her birinin kromozomlarını çiziniz; ve her kromozomu "atasal" ya da "rekombinant" olarak işaretleyiniz.*

Allellerin Yeni Kombinasyonları: Doğal Seçilim İçin Varyasyon

EVRİM Bölüm 13'de Mayoz sırasında kromozomların fiziksel davranışının, yavrularda varyasyon yaratmaya nasıl katkı yaptığını öğrendiniz. Metafaz I evresinde homolog kromozomların her bir çifti, diğer çiftlerden bağımsız olarak sıralanır; ve bu olaydan önce profaz I evresinde gerçekleşen krossing over olayı, anadan ve babadan gelen homologların kısımlarını eşleştirip karıştırabilir. Bölüm 14'deki Mendel'in mükemmel deneyi, göstermektedir ki gen olarak bilinen (ya da daha somut olarak genlerin allelleri) soyut birimlerin davranışı, aynı zamanda yavru döllerde varyasyona yol açmaktadır. Şimdi bu farklı fikirleri bir araya koyacak olursak, krossing over sonucu oluşan rekombinant kromozomların allelleri yeni kombinasyonlarda bir araya getirebileceğini görebilirsiniz. Mayozun daha sonraki olayları, rekombinant kromozomları çoklu kombinasyonlarla gametlere dağıtır; bu şekilde ortaya çıkmış yeni varyantlar Şekil 15.9 ve 15.10'da görülmektedir. Ondan sonra rastgele döllenme, meydana gelebilecek allel kombinasyon çeşidi sayısını daha da artırır.

Bu şekilde oldukça yoğun olan genetik varyasyon, üzerinde çalışacak olan doğal seçme için ham madde oluşturur. Allellerin belirli bir kombinasyonu tarafından sunulan özellikler, verilen bir ortam için daha uygun geliyorsa, bu genotipleri taşıyan organizmaların daha iyi gelişmesini ve genetik yapılarının devamlılığını sağlamak üzere daha fazla yavru vermelerini bekleriz. Elbette ki gelecek kuşakta alleller yeniden karılacaktır. Sonuçta çevre ve genotip arasındaki etkileşim, hangi genetik kombinasyonun zaman boyunca varlığını sürdüreceğini belirleyecektir.

Rekombinasyon Verilerini Kullanarak Genler Arasındaki Uzaklığı Haritalamak: *Bilimsel Sorgulama*

Bağlı genlerin keşfi ve krossing over olayına uygun olarak ortaya çıkan rekombinasyon, Morgan'ın öğrencilerinden Alfred H. Sturtevant'ın genetik harita yapmak için bir yöntem bulmasını sağladı. **Genetik harita**, belirli bir kromozom üzerindeki genetik lokusların sıralı listesidir.

Sturtevant, rekombinant yavruların yüzdesinin, yani *rekombinasyon frekansının*, Şekil 15.9 ve 15.10'da verilen deneylerdeki gibi deneylerden hesaplanabileceğini öne sürdü; genler arasındaki rekombinasyon frekansı kromozomun üzerindeki genlerin arasındaki mesafeye bağlıdır. O, krossing overi kromozom boyunca tüm noktalarda yaklaşık olarak eşit şansla gerçekleşen şansa bağlı bir olay olarak kabul etti. Bu varsayımlara dayanarak Sturtevant, *iki genin arasındaki mesafe arttıkça bu genler arasında krossing overin meydana gelme ihtimalinin artacağını ve bu nedenle onlar arasındaki rekombinasyon frekansının daha yüksek olacağını tahmin etti.* Gerekçesi basitti: İki gen arasındaki mesafe arttıkça bu iki gen arasında krossing overın gerçekieşebileceği nokta sayısı artar. Sturtevant, çeşitli meyve sineği çaprazlamalarından elde edilen rekombinasyon verilerini kullanarak, aynı kromozom üzerindeki genlerin göreceli (birbirine göre) konumlarını belirledi — yani, genleri *haritaladı*.

Rekombinasyon frekansına dayanan genetik haritalar, **linkaj haritası** olarak adlandırılır. **Şekil 15.11**, üç geni gösteren Sturtevant haritasını göstermektedir: vücut-rengi (*b*) ve kanat-büyüklüğü (*vg*) genleri, Şekil 15.10'da gösterilmiştir, üçüncü gen ise cinnabardır (*c*). Cinnabar, *Drosophila*'da göz rengini etkileyen birçok genden biridir. Cinnabar gözler, mutant fenotip olup yabanıl tip renkten daha parlak kırmızıdır. *cn* ve *b* arasındaki rekombinasyon frekansı %9; *cn* ve *vg* arasındaki rekombinasyon frekansı %9.5; ve *b* ve *vg* arasındaki rekombinasyon frekansı %17'dir. Diğer bir ifade ile, *cn* ve *b* arasındaki krossing over ile *cn* ve *vg* arasındaki krossing over, b ve vg arasındaki krossing overin yarısı kadar frekansa sahiptir. Böylece, yalnız *cn*'yi *b* ve *vg* arasına yerleştiren harita verilere uygundur; bunu, alternatif haritalar çizerek kendi kendinize ispatlayabilirsiniz. Sturtevant, genler arasındaki mesafeyi **harita birimi** olarak ifade ederek % 1'lik rekombinasyon frekansını bir harita birimi olarak tanımlamıştır.

Uygulamada rekombinasyon verilerinin yorumlanması, bu örnekte önerilenden daha karmaşıktır.Aynı kromozom üzerindeki bazı genler birbirinden o kadar uzakta yer alırlar ki, aralarında krossing overin olması neredeyse kesindir. Bu tür genlerin arasında ölçülen rekombinasyon frekansının alabileceği en yüksek değer % 50'dir. Bu değer genler ayrı kromozomlar üzerinde olduğunda elde edilen değerle aynı olduğu için onlardan ayırt edilemez. Bu durumda, aynı kromozom üzerinde yer alan genler arasındaki fiziksel bağlantı, genetik çaprazlama sonuçlarına yansımaz. Aynı kromozom üzerinde bulunup *fiziksel olarak bağlantılı* olmalarına rağmen genler *genetiksel olarak bağlı değildir;* bu genlerin allelleri, sanki ayrı kromozomlar üzerindeymiş gibi bağımsız olarak dağılırlar. Gerçekten, Mendel'in çalıştığı bezelye karakterlerinden sorumlu genlerden en azından ikisinin, şimdi aynı kromozom üzerinde yer aldığı bilinmektedir; fakat, onlar arasındaki mesafe öylesine büyüktür ki genetik çaprazlamalarda linkaj gözlenmemiştir. Sonuç olarak, bu iki gen Mendel'in deneylerinde farklı kromozomlar üzerindeymiş gibi davranmıştır. Aynı kromozom üzerinde birbirinden oldukça uzak olan iki gen, bu uzak genler arasında bulunan ve birbirine daha yakın olan gen çiftlerini içeren çaprazlamalardan elde edilen rekombinasyon frekanslarının eklenmesiyle haritalanır. Mendel'in çalıştığı genlerden yalnızca bir çiftinde (boy uzunluğu ve meyve şekli genleri) günümüzdeki biyologlar linkaj saptamıştır. Mendel, monohibrit çaprazlamalarda, bu karakterlerin her biri için allellerin dağılımını (segregasyonunu) gözlemlemiş olmasına rağmen, karakterlerin bu özel kombinasyonları ile ilgili dihibrit çaprazlamaların sonuçlarını kaydetmemiştir.

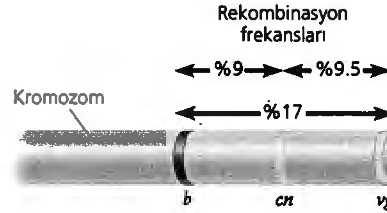
▼ **Şekil 15.11** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Linkaj haritası düzenlemek

UYGULAMA Linkaj haritası, bir kromozom boyunca yer alan genlerin göreceli konumlarını gösterir.

TEKNİK Linkaj haritası, iki gen lokusu arasında gerçekleşen krossing overin oluşma olasılığının bu iki lokusu birbirinden ayıran uzaklıkla orantılı olduğu varsayımına dayanmaktadır. Belirli bir kromozomun linkaj haritasını oluşturmak için kullanılan rekombinasyon frekansları, şekil 15.9 ve Şekil 15.10'da gösterilmiş çaprazlamalar gibi deneysel çaprazlamalardan elde edilir. Genler arasındaki uzaklık, harita birimi olarak ifade edilir; ve bir harita birimi %1'lik rekombinasyon frekansına eşittir. Genler, verilere en iyi uyacak şekilde kromozom üzerinde dizilir.

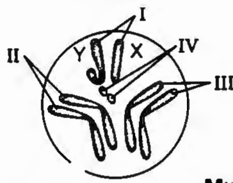
BULGULAR Bu örnekte üç *Drosophila* gen çifti arasında gözlenen rekombinasyon frekanslarına (*b-cn* %9, *cn-vg* %9.5 ve *b-vg* %17) göre kromozom üzerinde doğrusal bir dizilim yapılacak olursa buna uygun düşecek en iyi dizilim, *cn* geninin diğer iki genin arasında yaklaşık ortada yer alması olacaktır:

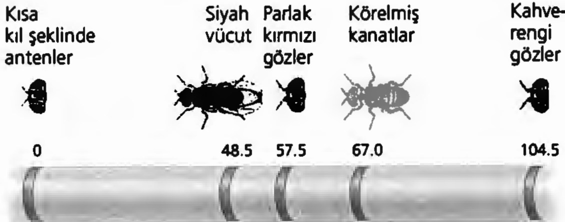


b-vg rekombinasyon frekansı (%17), *b-cn* ve, *cn-vg* rekombinasyon frekanslarının toplamından (9+9.5=%18.5) birazcık küçüktür; çünkü *b* ve *cn* arsında bir krossing over, *cn* ve *vg* arasında bir diğer krossover olmakta böylece bu aralıkta birkaç kez krossing ver gerçekleşmektedir. İkinci krossing over birincisini "iptal edip" *b-vg* rekombinasyon frekansını indirgerken birbirine daha yakın gen çiftleri arasındaki frekansa katkı yapmaktadır. %18.5'luk değer (18.5 harita birimi), genler arasındaki gerçek uzaklığa daha yakındır; böylece genetikçiler, haritayı oluştururken daha küçük bir mesafeyi ilave edecektir.

Sturtevant ve arkadaşları, krossing over verilerini kullanarak, çok sayıda *Drosophila* genini doğrusal dizeler halinde haritalayabilmiştir. Onlar, bağlı genlerin dört gen grubu (*linkaj grupları*) şeklinde kümelendiklerini bulmuşlardır. Işık mikroskobu, *Drosophila*'da dört çift kromozomun olduğunu ortaya koydu; onun için linkaj haritası genlerin kromozomların üzerinde yer aldığına ilişkin ilave kanıt sağladı. Her kromozom, doğrusal dizilmiş özgül gen dizisine ve her gen kendi lokusuna sahiptir (**Şekil 15.12**).

Linkaj haritası tam anlamıyla rekombinasyon frekanslarına dayandığı için, kromozomun sadece tahmini bir resmini verir. Krossing over frekansı, Sturtevant'ın sandığı gibi, aslında kromozom uzunluğu boyunca tekdüze değildir; bu nedenle harita birimleri, gerçek fiziksel uzunluklara (örneğin nano-





▲ **Şekil 15.12 Bir *Drosophila* kromozomunun kısmi genetik (linkaj) haritası.** Bu basitleştirilmiş harita, *Drosophila'nın* ikinci kromozomu üzerinde bulunan birkaç geni göstermektedir. Her gen lokusundaki sayı, ilgili lokus ile arista uzunluğundan sorumlu lokus (solda) arasındaki uzaklığı harita birimi olarak ifade etmektedir. Göz rengi gibi herhangi bir fenotipik karakteri, birden fazla sayıda genin etkileyebildiğine dikkat ediniz. Ayrıca, homolog otozomların (I-IV) aksine, X ve Y eşey kromozomları (I) belirgin olarak ayrı bir biçime sahiptir.

metre gibi) karşılık gelmez. Sonuçta, bir linkaj haritası genlerin kromozom üzerindeki sırasını tanımlar; fakat, genlerin tamı tamına yerlerini vermez. Diğer yöntemler genetikçilere, kromozomların **sitolojik haritalarını** yapmalarına olanak sağlar. Bu haritalar, mikroskop altında görünebilen boyanmış bantlar gibi kromozomal özelliklere göre, genleri yerleştirir. Bölüm 21'de inceleyeceğimiz, tam genetik haritalar, DNA nükleotidlerindeki gen lokusları arasındaki fiziksel mesafeyi gösterir. Linkaj haritasını aynı kromozomun fiziksel haritası ile ya da sitogenetik haritası ile karşılaştırınca, genlerin sırasının haritaların hepsinde aynı olduğunu, ancak genler arasındaki mesafenin uyuşmadığını görürüz.

KAVRAM KONTROLÜ 15.3

1. İki gen aynı kromozom üzerinde bulunduğunda, dihibrit ebeveyn ve çifte mutant (çekinik) ebeveyn arasında gerçekleştirilen test çaprazlamasında rekombinant yavruların üretilmesi için fiziksel temel nedir?
2. Şekil 15.9'daki test çaprazından gelen yavruların her bir tipi için, dişi ebeveyn tarafından katkı yapılan alleller ve yavrunun fenotipi arasındaki ilişkiyi açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** *A*, *B* ve *C* genleri aynı kromozom üzerinde yer almaktadır. Test çaprazlamaları, *A* ve *B* genleri arasındaki rekombinasyon frekansının %28, *A* ve *C* genleri arasındaki rekombinasyon frekansının %12 olduğunu göstermektedir. Bu genlerin doğrusal sıralanmasını saptayabilir misiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 15.4

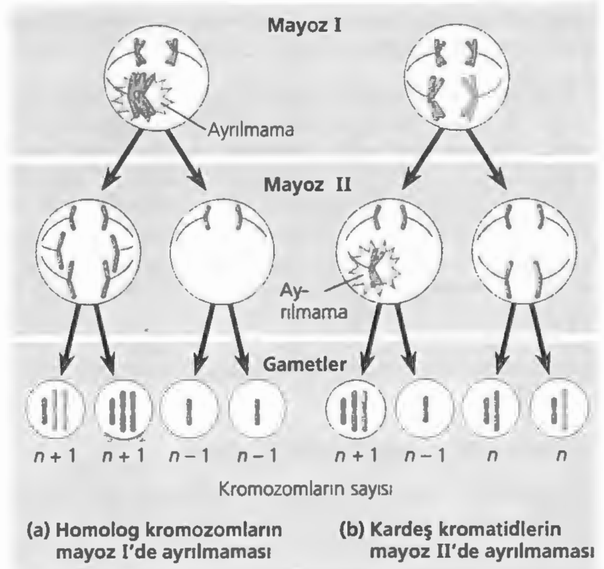
Kromozom sayısının ya da yapısının değişmesi, bazı genetik bozukluklara yol açar

Bu bölümde şimdiye kadar öğrenmiş olduğunuz gibi, bir organizmanın fenotipi bireysel genlerdeki küçük ölçekli değişikliklerden etkilenebilir. Şansa bağlı olarak ortaya çıkan mutasyonlar, tüm yeni allellerin kaynağıdır, bu yeni alleller, yeni fenotipik özelliklere yol açabilir.

Büyük ölçekli kromozomal değişiklikler de organizmanın fenotipini etkileyebilir. Fiziksel ve kimyasal tahribat, mayoz sırasında ortaya çıkan hatalar, kromozomlara büyük ölçüde zarar verebilir ya da hücredeki sayılarını değiştirebilir. İnsan ve diğer memelilerdeki büyük ölçekli kromozom değişiklikleri, çoğunlukla fetüsün kendiliğinden düşmesine (yavru düşürme) yol açar; ve bu tür genetik bozukluklarla doğan bireyler genellikle çeşitli gelişimsel bozukluklar gösterirler. Bitkiler, bu tür genetik bozukluklara karşı hayvanlara göre daha hoşgörülüdür.

Anormal Kromozom Sayısı

İdeal olarak, mayotik iğ iplikçikleri kromozomları, herhangi bir hata olmaksızın yavru hücrelere dağıtır. Fakat bazen **ayrılmama (nondisjunction)** denen talihsizlik yaşanır. Bu olayda, mayoz I sırasında homolog kromozom çiftinin üyeleri düzgün bir şekilde birbirlerinden ayrılmazlar ya da mayoz II sırasında kardeş kromatitler ayrılamazlar (**Şekil 15.13**). Böyle durumlarda, bir gamet aynı kromozom çeşi-



▲ **Şekil 15.13 Mayotik ayrılmama.** Anormal kromozom sayısına sahip gametler, ya mayoz I ya da mayoz II'de gelişen ayrılmama olayından doğabilir. Basit olması için, şekil, bitkilerdeki mayozla üretilen sporları göstermemektedir. Sonuçta sporlar, bozukluk gösteren gametler oluşturur (bakınız Şekil 13.6).

dinden iki tane alırken diğer gamet hiç almaz. Diğer kromozomlar genellikle normal olarak dağıtılır.

Eğer döllenme sırasında bu anormal gametlerden herhangi birisi normal bir gametle döllenirse, zigot da belirli bir kromozomun sayısı bakımından anormal olacaktır. Buna **anöploidi** denir. (bir kromozomdan birden daha fazla sayıda kromozom içermeyi kapsayabilir). Eğer döllenme belirli bir kromozomun bir kopyasını almamış olan bir gamet ile gerçekleşirse, zigotta bir kromozom eksik olacaktır (böylece hücre $2n$-1 kromozoma sahiptir); anöployit zigota o kromozom için **monosomik** denir. Eğer döllenmiş yumurtada bir kromozomdan 3 tane bulunursa (sonuçta hücrenin toplam $2n+1$ kromozomu olur) bu anöployit hücreye o kromozom için **trisomik** denir. Daha sonra mitoz, anormalliği embriyonik hücrelerin tamamına aktaracaktır. Eğer organizma yaşamını sürdürürse, ilave ya da eksik kromozomla ilgili genlerin anormal dozundan kaynaklanan bir takım özellikler taşır. Daha sonra tartışılacak olan Down sindromu, insanlardaki trisomi örneğidir. Ayrılmama (nondisjunction) mitoz sırasında da olabilir. Eğer böyle bir hata embriyonik gelişimin erken evrelerinde ortaya çıkacak olursa, anöploid durum mitozla çok fazla sayıda hücreye aktarılır ve organizma üzerinde olasılıkla önemli etki yapar.

Bazı organizmalar somatik hücrelerinde ikiden daha fazla sayıda tam kromozom takımına sahiptir. Bu kromozomal değişiklik için kullanılan genel terim **poliployididir**; *triployit* ($3n$) ve *tetraployit* ($4n$) terimleri sırasıyla üç ya da dört kromozom takımına işaret eden özel terimlerdir. Triployit bir hücrenin üretilebilmesi için bir yol, tüm kromozomlarının ayrılmaması ile üretilen anormal diployit bir yumurta hücresinin döllenmesidir. Tetraployidiyle sonuçlanacak bir kaza örneği ise $2n$ sayıda kromozom taşıyan bir zigotun kromozomlarını kopyaladıktan sonra bölünememesidir. Bunu izleyen mitozlar, daha sonra, $4n$ kromozomlu embriyo meydana getirecektir.

Poliployidi, bitkiler aleminde oransal olarak daha yaygındır. Bölüm 24'te bitkilerde poliployid bireylerin kendiliğinden ortaya çıkmasının, bitkilerin evriminde önemli bir rol oynadığını göreceğiz. Yediğimiz bitki türlerinin çoğu poliployittir; örneğin muz triploid, buğday hekzaploid ($6n$), çilek oktoploidtir ($8n$). Poliploidi hayvan türleri arasında yaygın değildir, ancak, balık ve amfibi türleri arasında poliploid olanlar vardır. Genellikle poliploidler, anöploidlere oranla, görünüş olarak daha normaldir. Bir ilave (ya da eksik) kromozomun olması, görünüşte, genetik dengeyi sanki ilave tam bir kromozom takımının yaptığından daha fazla bozmaktadır.

Kromozom Yapısının Değişmesi

Mayozdaki hatalar ya da radyasyon gibi tahribata yol açan ajanlar, bir kromozomun kırılmasına yol açabilir, bu etkenler, kromozomun yapısında dört çeşit değişikliğe yol açabilir (**Şekil 15.14**). Bir kromozom parçası kaybedildiği zaman **delesyon** olur. Parçası kopan bu kromozom, bundan sonra belirli genleri taşıyamayacaktır. (Eğer sentromer kaybedilirse tüm kromozom kaybolacaktır). Bazı durumlarda, "kopan" parça ilave bir segment olarak kardeş kromatite yapışabilir, ve **duplikasyona** yol açar. Alternatif olarak, kopan parça homolog kromozomun kardeş olmayan kromatidine

▼ **Şekil 15.14 Kromozom yapısının değişmesi.** Kırmızı oklar, kırılma noktalarını göstermektedir. Koyu mor kısımlar, yeniden düzenlenmeden etkilenen kısımlardır.

(a) Delesyon



(b) Duplikasyon



(c) Inversion



(d) Translokasyon



Daha az sıklıkla karşılıklı olmayan translokasyon olur. Bir kromozom parça verir; ancak hiçbir şey almaz (burada gösterilmemiş).

yapışabilir. Bu durumda, kromozomun "duplike" olan parçaları özdeş olmayabilir; çünkü, homologlar belirli genlerin farklı allellerini taşıyabilir. Kopan bir kromozom parçası orijinal kromozoma ters yönde tekrar yapışarak **inversiyona** neden olur. Kromozomal kırılmanın dördüncü olası sonucu, kromozom parçasının homolog olmayan bir kromozoma yapışarak **translokasyon** adı verilen yeni düzenlenmeye neden olmasıdır.

Delesyon ve duplikasyonlar özellikle mayoz sırasında gerçekleşirler. Krossing over olayında kardeş olmayan kromatitler bazen, eşit olmayan büyüklükte DNA segmentlerini değiş-tokuş eder; böylece bir eş diğerinden daha fazla gen kabul eder. Böyle bir eşit olmayan krossing overin ürünleri, bir delesyonlu kromozom ve bir duplikasyonlu kromozomdur.

Büyük bir delesyon için homozigot olan diployit bir embriyo (ya da büyük bir delesyonu olan tek bir X kromozomu taşıyan bir erkek), genellikle belirli sayıda temel (esansiyel) genden yoksundur. Bu durum normalde öldürücüdür. Duplikasyonlar ve translokasyonlar, aynı zamanda zararlı etkilere sahip olma eğilimindedirler. Homolog olmayan kromozomlar arasında karşılıklı parça değişimi olan resiprokal translokasyonlarda ve inversiyonlarda, gen dengesi anormal değildir—tüm genler normal dozda bulunur. Fakat yine de, inversiyonlar ve translokasyonlar, bir genin ifadesi, o genin komşu genler arasındaki yeri nedeniyle etkilenebildiği için, fenotipi değiştirebilir; böyle olaylar, bazen mahvedici etkilere sahiptir.

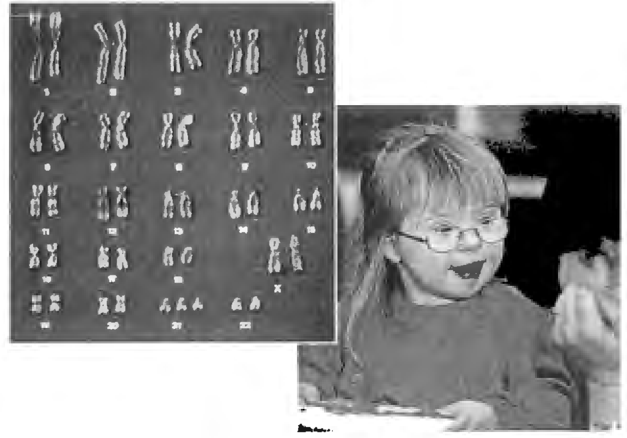
Kromozomal Değişimlere Uygun Olarak Gelişen İnsan Hastalıkları

Kromozom sayısında ve yapısındaki değişiklikler, insanlarda bir takım ciddi hastalıkları beraberinde getirir. Daha önce de açıklandığı gibi, mayozda ayrılmama olayı gerçekleştiğinde, gametlerde ve meydana gelecek olan zigotlarda anöploidi gelişir. Anöployid zigotların frekansı insanlarda beklide çok yüksektir; fakat bu kromozomal değişikliklerin çoğu embriyonik gelişime çok zararlı olduğundan embriyolar doğumdan uzun süre önce kendiliğinden düşürülür. Bununla birlikte bazı tipleri, genetik dengeyi diğerlerine göre daha az bozduğu için, belirli anöployid koşullara sahip bireyler doğmakta ve doğduktan sonra da yaşamlarını sürdürebilmektedir. Bu bireyler, anöploidinin tipine özgü bir takım belirtilere —*sendroma*— sahiptir. Anöploidinin neden olduğu genetik bozukluklar, fetal testler sayesinde doğumdan önce teşhis edilebilir (bakınız Şekil 14.19).

Down Sendromu (Trisomi 21)

Bir anöploidi durumu olan **Down sendromu**, Birleşik Devletlerde doğan her 700 çocuktan birini etkilemektedir (**Şekil 15.15**). Down sendromu genellikle fazladan bir adet 21. kromozomun bulunmasından kaynaklanır; böylece her vücut hücresi toplam 47 kromozom taşır. Hücreler, kromozom 21 için trisomik olduğundan Down sendromuna, genellikle *trisomi 21* denmektedir. Down sendromlu bireyler, karakteristik yüz özelliklerine, kısa boya, düzeltilebilir kalp bozukluklarına sahiptirler ve gelişimleri yavaştır. Ayrıca, Down sendromu olan bireylerde, lösemi ve Alzheimer hastalıklarının gelişme olasılığı yüksektir; fakat, yüksek tansiyon, atheroskleroz (atardamarların sertleşmesi), katı tümörlerin bazı tiplerine daha düşük sıklıkla rastlanmaktadır. Down sendromu olan bireyler, ortalama olarak, normalden daha kısa yaşam süresine sahip olmalarına karşın; uygun tıbbi tedaviler ile orta yaşlara kadar ya da biraz daha fazla yaşayabilirler. Birçoğu ailesiyle birlikte ya da bağımsız olarak yaşamını sürdürür; ve bulundukları topluma değerli katkılar yapar. Down sendromu erkek bireylerin hemen hemen hepsi ve bayanların ise yaklaşık olarak yarısı, eşeysel bakımdan gelişmemiştir ve kısırdır.

Down sendromunun frekansı, annenin yaşıyla ilişkili olarak artış gösterir. Down sendromu, 30 yaşın altında doğum yapan kadınların çocuklarında % 0.04 oranında görülürken 40 yaşındaki anneler için bu değer %0.92'ye çıkar; daha yaşlı anneler de ise daha da artar. Annenin yaşı



▲ **Şekil 15.15 Down sendromu.** Bu karyotip, Down sendromunun en yaygın nedeni olan 21.kromozom trisomisini göstermektedir. Çocuk, bu hastalık için tipik olan yüz özelliklerini göstermektedir.

ile Down sendromu arasındaki ilişki henüz açıklanamamıştır. Vakaların çoğu, mayoz I sırasındaki ayrılmama olayından kaynaklanır; ve bazı araştırmalar, tüm kinetekorlar iğ ipliklerine tutununcaya kadar normal olarak anafazı geciktiren mayoz kontrol noktasında gelişen yaşa bağlı anormalliğe işaret etmektedir (mitotik hücre döngüsündeki M-fazı kontrol noktası gibi; bakınız Bölüm 12). Bazı diğer kromozom trizomilerinin görülme sıklığı da annenin yaşı ile artar. Ancak bu otozomal trizomili çocuklar nadiren uzun süre yaşarlar. Düşük riskli olması ve faydalı bilgiler sağlaması nedeniyle embriyoda doğum öncesi trisomi taramalarının yapılması, şimdi, tüm hamile kadınlara sunulmaktadır. Birleşik Devletlerde 2008 yılında, Prenatal ve Postnatal Diyagnoz Koşulları Farkındalığı Sözleşmesi, imzalanarak yasallaştı. Bu yasa, hekimlerin, ebeveynlere prenatal ve postnatal teşhis hakkında güncel ve doğru bilgi vermesini ve onların ebeveynleri uygun destek servisleriyle bağlantı kurmalarını sağlamasını zorunlu kılmıştır.

Eşey Kromozomlarının Anöploidisi

Eşey kromozomlarının ayrılmaması insanlarda çeşitli anöployit durumlar meydana getirir. Bu durumların çoğu genetik dengeyi, otozomlarla ilgili anöploidinin yaptığından çok daha az bozar. Bunun nedeni Y kromozomunun çok az sayıda gen taşıması ve X kromozomunun fazladan kopyalarının vücut hücrelerinde Barr cisimciği şeklinde inaktive edilmesi olabilir.

Erkek bireyde ilave bir X kromozomunu olması, XXY kromozomlu bireyi üretir; ve her 500-1000 canlı doğan erkek bireyden birinde bu duruma rastlanmaktadır. *Klinefelter sendromu* adı verilen bu bozukluğa sahip olan bireyler, erkek eşey organlarına sahiptirler; ancak testisler anormal derecede küçüktür ve erkek kısırdır. İlave X, inaktivasyona uğratılmasına karşın, bazı bireylerin göğüsleri büyüktür ve diğer bayan özelliklerine de yaygın olarak rastlanır. Hasta bireyin zeka seviyesi normalin altında olabilir. Her 1000 erkekten biri ilave Y kromozomlu doğmaktadır (XYY). Bu erkekler, normal seksüel gelişim geçirirler ve iyi tanımlanmış her-

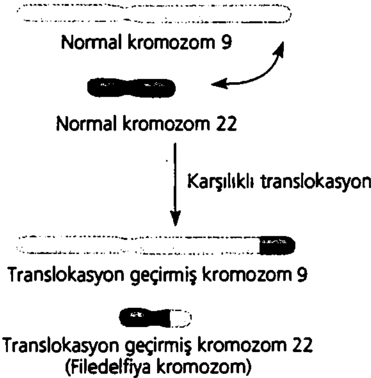
hangi bir sendrom belirtisi sergilemezler; ancak normalden biraz daha uzun olma eğilimindedirler.

Her 1000 canlı doğumdan birinde görülen trizomi X'li olan dişiler (XXX) sağlıklıdır ve ortalamadan biraz daha uzun boya sahip olmaları dışında alışılmadık fiziksel özellikleri yoktur. Üç X taşıyan dişiler,öğrenme yeteneği bakımından risktedirler; fakat, kısır değiller. *Turner Sendromu* diye adlandırılan monozomi X hemen hemen her 5000 doğumdan birinde görülür ve insan türü için yaşayabilen tek monosomik durumdur. Bu X0 bireyler fenotipik olarak dişi olmalarına rağmen ergenlikte eşey organları olgunlaşmadığından kısırdır. Ancak östrojen terapisi uygulandığında Turner sendromu olan kızlarda ikincil eşey karakterleri gelişebilir. Çoğunun zeka düzeyi normaldir.

Yapısal Olarak Değişikliğe Uğramış Kromozomların Neden Olduğu Bozukluklar

İnsan kromozomlarındaki çoğu delesyon, heterozigot durumda olsa bile bazı ciddi problemlere yol açar. *Cri du chat* ("cry of the cat" kedi miyavlaması) diye bilinen böyle bir sendrom, 5. kromozomda gerçekleşen özgül bir delesyondan kaynaklanmaktadır. Bu delesyonla doğmuş olan bir çocuk, ciddi ölçüde zeka geriliğine sahiptir; sıra dışı siması olan küçük bir kafaya sahiptir ve ağlarken acı çeken bir kedinin miyavlaması gibi ses çıkarmaktadır. Bu bireyler genellikle bebekken ya da erken çocukluk döneminde ölürler.

Kromozomal translokasyonlar *kronik miyolojenik lösemi* (*CML*)'nin de dahil olduğu bir grup kanserden sorumludur. Bu hastalık, akyuvarlara gelişecek olan hücrelerin mitozu sırasında karşılıklı translokasyon gerçekleştiğinde ortaya çıkmaktadır. Bu hücrelerde 22. kromozomun büyük bir kısmı, 9. kromozomun ucundaki küçük bir parça ile karşılıklı olarak değiştirilmektedir; bu işlem sonunda 22. kromozom iyice kısalır ve *Filedelfiya kromozomu* adını alır (**Şekil 15.16**). Böyle bir alış-veriş, kontrolsüz hücre döngüsünün ilerlemesine yol açan geni aktive ederek kansere neden olmaktadır. Gen aktivasyonunun mekanizması Bölüm 18'de tartışılacaktır.



▲ **Şekil 15.16 Kronik miyelojenik lösemi (CML) ile bağlantılı translokasyon.** Hemen hemen tüm CML hastalarının kanser hücreleri, filedelfiya kromozomu denen anormal derecede kısa 22.kromozoma ve oldukça uzun 9.kromozoma sahiptir. Değişime uğramış bu kromozomlar, burada gösterilen karşılıklı translokasyondan kaynaklanmaktadır. Bu translokasyon muhtemelen tek bir beyaz kan hücresi öncülü mitoz geçirirken oluşmuş ve daha sonra bu öncülden türeyen tüm hücrelere geçirilmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 15.4

1. Down sendromlu bireylerin %5'inde 21.kromozomun üçüncü kopyası 14.kromozoma translokasyonla bağlanmıştır. Eğer bu translokasyon babanın gonadında ortaya çıkmışsa, çocukta Down sendromuna nasıl yol açabilir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** ABO kan grubundan sorumlu lokusun 9.kromozom üzerinde olduğu belirlenmiştir. AB kan grubuna sahip bir baba ile O kan grubuna sahip bir annenin A kan grubuna sahip 9.kromozom trizomili bir çocukları olmuştur. Bu bilgileri kullanarak, ebeveynlerden hangisinde ayrılmama (nondisjunction) olduğunu anlatabilir misiniz? Cevabınızı açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Filedelfiya kromozomu üzerinde aktive edilen gen, hücre içindeki tirozin kinaz enzimini şifrelemektedir. Kavram 12.3 (ss. 242-243) de yer alan kanser ve hücre döngüsünün kontrolünü tekrar gözden geçiriniz ve bu genin aktive edilmesinin kanserin gelişimine nasıl katkı yaptığını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 15.5

Bazı kalıtım modelleri, standart Mendel kalıtımına istisna oluşturur

Mayoz ve mitozda ortaya çıkan anormal olaylara bağlı olarak kromozomal kalıtımın alışıldık tarzından sapmaların olduğunu önceki bölümde öğrendiniz. Bu bölümü Mendel genetiğine istisna oluşturan iki olayı tanımlayarak sonlandırıyoruz; Mendel genetiği çekirdekte yer alan genleri kapsarken diğeri, çekirdek dışında konumlanmış olan genlerin kalıtılmasıyla ilgilidir. Her iki durumda da allel katkısı yapan ebeveynin cinsiyeti, kalıtım modelinin belirlenmesinde bir faktördür.

Genomik Damgalama

Mendel genetiği ve kalıtımın kromozomal temeli konularını anlatırken, özgül bir allelin anneden mi yoksa babadan mı kalıtıldığına bakmaksızın aynı etkiyi gösterdiğini varsaydık. Bu çoğu zaman güvenilir bir varsayımdır. Örneğin, Mendel mor çiçekli bezelyeler ile beyaz çiçekli bezelyeleri çaprazladığı zaman, mor çiçekli ebeveynin yumurta mı yoksa polen mi sağladığından bağımsız olarak, aynı sonuçları elde etmiştir. Ancak son yıllarda genetikçiler, memelilerde, ilgili allellerin hangi ebeveynden aktarıldığına bağlı olarak ifade edilen iki-üç düzine özellik tanımladı. Allelin erkek ya da dişi ebeveynden kalıtılıp kalıtılmadığına bağlı olarak fenotipte gözlenen böyle varyasonlar, **genomik damgalama (genomik imprinting)** olarak adlandırılmaktadır. (Eşeyebağlı genlerin aksine damgalama olayında yer alan genlerin, otozomal kromozomlar üzerinde yer aldığını not ediniz).

Genomik damgalama, gamet oluşumu sırasında gerçekleşir ve bazı genlerin belirli allellerinin sessizleştirilmesiyle sonuçlanır. Bu genler spermde ve yumurtada farklı şekil-

de damgalandığından zigot, erkek ya da dişi ebeveynden almış olduğu damgalanmış bu genin yalnızca tek bir allelini ifade eder. Bu damgalar, ondan sonra, gelişim sırasında tüm vücut hücrelerine aktarılır. Her kuşakta, gamet üreten hücrelerde eski damgalar "silinir"; ve gelişen gametlerin kromozomları, gametleri oluşturan bireyin cinsiyetine göre yeniden damgalanır. Bir türde, damgalanmış genler, her zaman aynı şekilde damgalanır. Örneğin, anaya ait allelin ifade edilmesi için damgalanmış gen, kuşaktan kuşağa daima bu yolla damgalanır.

Örneğin, farenin insülin-benzeri büyüme faktörü 2 (*Igf2*) genini düşünün. Bu gen, tanımlanan ilk damgalanmış genlerden biridir. Bu büyüme faktörü, doğum öncesi büyümenin normal olması için gerekli olmasına rağmen, sadece babadan gelen allel ifade edilir (**Şekil 15.17a**). *Igf2* geninin damgalandığına ilişkin kanıtlar, normal vücut büyüklüğüne sahip fareler (yabanıl tip) ile *Igf2* geninin çekinik homozigot olduğu cüce (mutant) fareler arasındaki çaprazlamadan geldi. Heterozigot yavruların (bir adet normal allel bir adet mutant allel taşımaktadırlar) fenotipi, mutant allelin anadan mı yoksa babadan mı geldiğine bağlı olarak değişmektedir (**Şekil 15.17b**).

Genomik damgalama tam olarak nedir? Çoğu durumda, allellerden bir tanesinin sitozin nükleotidlerine eklenen metil (—CH_3) gruplarından meydana gelmiş gibi görünmektedir. Böyle bir metilasyon, alleli sessizleştirebilir, bu etki, yoğun bir şekilde metillenmiş genlerin, ekseriyetle inaktif olmalarıyla tutarlılık göstermektedir (bakınız Bölüm 18). Bununla birlikte birkaç gen için metilasyon olayının allelin ifade edilmesini *aktive ettiği* gösterilmiştir. Bu, *Igf2* geni için ortaya çıkan bir durumdur: babanın kromozomu üzerindeki bazı sitozinlerin metillenmesi, babaya ait *Igf2 allelinin* ifade edilmesine yol açar. Metilasyonun bir alleli aktive etmesi ya da sessizleştirmesiyle ilgili görünürdeki tezatlık, DNA metilasyonu üzerinde çalışma yapan araştırmacılar tarafından kısmen çözülmüştür, şöyle ki DNA metilasyonu, dolaylı olarak, DNA ile birlikte bulunan histon proteinlerini değişikliğe uğratan enzimlerin temin edilmesinde iş görmektedir. Bu enzimler, lokal DNA'nın yoğunlaşmasına yol açar. Allelin ifade edilmesinin düzenlenmesinde yoğunlaşmış durumdaki DNA'nın orijinal işlevine dayalı olarak sonuç, ya söz konusu allelin aktivasyonu ya da sessizleştirilmesidir.

Genomik damgalama, memeli genomundaki genlerin sadece küçük bir bölümünü etkilediği düşünülmektedir; fakat bilinen damgalanmış genlerin çoğu, embriyonik gelişim için kritik öneme sahiptir. Örneğin farelerle yapılan deneylerde, belirli bir kromozomun her iki kopyasını aynı ebeveynden alması için yönetilmiş embriyoların, doğumdan önce öldükleri saptanmıştır, bu olayda kromozomları veren ebeveynin ana ya da baba olması fark etmemektedir. Bununla birlikte, birkaç yıl önce, Japonya'da bilim insanları, iki yumurtadan gelen genetik materyali bir zigotta birleştirdi ve yumurta çekirdeklerinden sadece bir tanesinden gelen *Igf2* geninin ifade edilmesine izin verdiler. Bu zigot, görünüşte sağlıklı olan bir fareye gelişti. Normal gelişim, bazı genlerin kesinlikle tam bir aktif kopyasına –ne sıfır ne de iki- gereksinim duymaktadır. Normal olmayan damgalamanın anormal gelişime arkadaşlık etmesi ve bazı belirli kanserler, farklı genlerin nasıl damgalandığına ilişkin çok sayıda çalışmayı uyarmıştır.



(a) Homozigot. Yabanıl tip *Igf2* alleli için homozigot olan bir fare, normal büyüklüktedir. Bu genin sadece babadan gelen alleli ifade edilir.

(b) Heterozigotlar. Yabanıl tip fare ve çekinik mutant *Igf2* alleli için homozigot olan bir fare arasında yapılan çaprazlamadan heterozigot yavrular elde edilir. Cüce (mutant) fenotip, sadece baba mutant alleli verdiğinde ortaya çıkar; çünkü anadan gelen allel ifade edilmez.

▲ **Şekil 15.17 Fare *Igf2* geninin genomik damgalanması.**

Organel Genlerinin Kalıtımı

Bu bölümde kalıtımın kromozomal temeli üzerine odaklanmamıza karşın önemli bir düzeltme ile sonlandırıyoruz: Ökaryotik hücrelerin genlerinin tümü çekirdekteki kromozomlar üzerinde, ya da çekirdek içinde yer almaz; bazı genler, sitoplazmadaki organeller içerisinde yer almaktadır. Bu genler çekirdek dışında yer aldığından bazen *çekirdek dışı (ekstranuklear) genler* ya da *sitoplazmik genler* olarak isimlendirirler. Mitokondriler, bitkilerdeki kloroplastlar ya da diğer plastidler, birtakım genler taşıyan küçük halkasal DNA molekülleri içermektedir. Bu organeller kendi başlarına çoğalır ve genlerini yavru organellere aktarırlar. Organel genleri, yavrulara, çekirdekteki kromozomların mayoz sırasında dağılımını idare eden kurallara göre dağıtılmaz; böylece bu genler Mendel kalıtımını sergilemezler.

Çekirdek dışı genlerin varlığına ilişkin ilk ipucu, normalde yeşil olacak bitki yapraklarının sarı ya da beyaz yamalı olması durumunun kalıtımı üzerinde çalışan Alman bilim insanı Karl Correns'in çalışmalarından geldi. Karl Correns 1909'da, yavruların renklenmesinin baba (spermi veren kay-



◄ **Şekil 15.18 İngiliz çobanpüskülünün (*Ilex aquifolium*) alaca yaprakları.** Alaca (şeritli ya da benekli) yapraklar, genellikle anasal kalıtım ile kalıtılan plastidlerde bulunan pigment genlerindeki mutasyonlardan ortaya çıkmaktadır.

nak) tarafından değil sadece ana (yumurtayı veren kaynak) tarafından belirlendiğini gözlemledi. Bunu izleyen araştırmalar, bu şekildeki renklenme tarzının ya da alacalı durumun, renklenmeyi kontrol eden plastid genlerindeki mutasyondan kaynaklandığını göstermiştir (**Şekil 15.18**). Çoğu bitkide, zigot, plastitlerinin tümünü yumurtanın sitoplazmasından alır, spermden almaz. Sperm zigota sadece bir takım haploit kromozom vermektedir. Yumurta, pigmentasyon geni için farklı allellere sahip plastidler içerebilir. Zigot geliştiği zaman, yabanıl tip ya da mutant pigmentasyon genlerini içeren plastidler yavru hücrelere rastgele dağıtılmaktadır. Bir bitki tarafından sergilenen yaprak renklenmesinin tarzı, onun çeşitli dokularındaki yabanıl tip plastidlerin mutant tip plastidlere oranına bağlıdır.

Anasal kalıtım, aynı zamanda, çoğu hayvan ve bitkide mitokondriyal genlerin kalıtımının kuralıdır; çünkü, zigota geçen mitokondrilerin hemen hemen hepsi yumurtanın sitoplazmasından gelir. Çoğu mitokondriyal genlerin ürünleri, ATP sentaz ve elektron taşıma zinciri protein kompleksini yapmaya yardım eder (bakınız Bölüm 9). Bu proteinlerin birinde ya da daha fazlasında yer alan bozukluklar, hücrenin üretebileceği ATP miktarını düşürür ve bu durumun insanda nadir rastlanan bir takım hastalıklara yol açtığı gösterilmiştir. Vücudun, enerji yoksunluğuna en çok hassas olan kısımları, sinir sistemi ve kaslardır; çoğu mitokondriyal hastalıklar bu sistemleri etkiler. Örneğin, *mitokondriyal miyopati* zayıflığa, egzersize karşı hoşgörüsüzlüğe ve kasların bozulmasına neden olur. Bir başka mitokondriyal rahatsızlık, *Leber'in kalıtımsal optik nöropatisidir (Leber's hereditary optic neuropathy)*; bu hastalık, 20'li 30'lu yaşlardaki gençlerde aniden körlük meydana getirebilir. Bu hastalığa neden olan şimdiye dek saptanmış dört mutasyon, hücre için ciddi bir işlev olan hücre solunumu süresince oksidatif fosforilasyonu etkilemektedir.

Mitokondriyel DNA'daki bozukluklardan kaynaklanan nadir hastalıklara ek olarak, bir insanın annesinden kalıtılan mitokondriyel mutasyonlar, yaşlıların takatini kesen Alzhemier hastalığı gibi bozuklukların yanı sıra en azından bazı diyabet ve kalp hastalığı durumlarına katkıda bulunur. Bir ömür boyunca, yeni mutasyonlar mitokondriyel DNA'mızda adım adım birikir. Bazı araştırmacılar, bunların, normal yaşlanma sürecinde rol oynadığına inanırlar.

Genler hücrede nerede bulunursa bulunsunlar —çekirdek ya da sitoplazma— onların kalıtımları, DNA denen genetik materyalinin tamtamına kopyalanmasına bağlıdır. Bir sonraki bölümde bu moleküler çoğalmanın nasıl gerçekleştiğini öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 15.5

1. Bir genin aktif kopyalarının sayısı yani gen dozajı, uygun gelişim için önemlidir. Belirli genlerin uygun dozajını tesis etmede işlev gören iki süreci tanımlayarak açıklayınız.
2. İki çuhaçiçeği çeşidi olan A ve B arasında yapılan karşılıklı çaprazlamalar şu sonuçları vermiştir: A dişi x B erkek çaprazlamasında → yavruların tümü yeşil yapraklıdır (alacalı değil); B dişi × A erkek çaprazlamasında → yavruların yaprakları alacadır (benekli). Bu sonuçları açıklayın.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Mitokondriyal genler, hücrenin enerji metabolizması için önemlidir; fakat, bu genlerde ortaya çıkan mutasyonların neden olduğu mitokondriyal bozukluklar, genellikle öldürücü değildir. Neden değil?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

15 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 15.1

Mendel kalıtımının fiziksel temeli, kromozomların davranışında yatmaktadır (ss. 286-289)

- **Kalıtımın kromozom teorisi**, genlerin kromozomlar üzerinde yer aldığını ifade eder. Mendel'in ayrılma ve bağımsız dağılma yasalarından sorumlu olan şey, kromozomların mayoz sırasındaki davranışıdır.
- Morgan'ın, *Drosophila*' da X kromozomunun aktarılmasıyla göz rengi geninin aktarılması arasında bağlantının olduğunu keşfetmesi, özgül bir genin özgül bir kromozom ile birlikte yer aldığına ilişkin ilk katı kanıttı.

? *Eşey kromozomlarının hangi özelliği Morgan'ın, kromozomların davranışının göz rengi geni allellerinin davranışı ile bağlantılı olduğunu anlamasına izin vermiştir?*

KAVRAM 15.2

Eşeye-bağlı genler, özgün kalıtım tarzı sergiler (ss. 289-292)

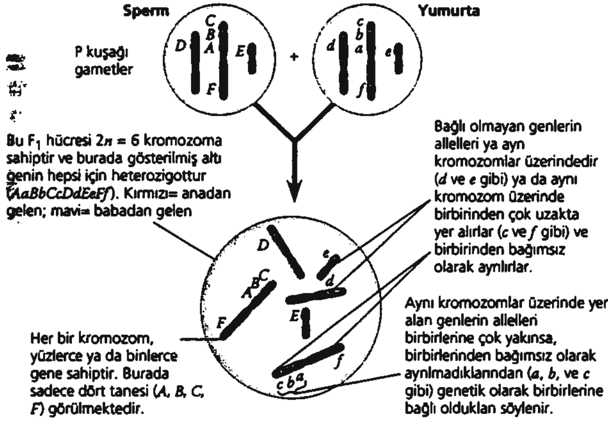
- Cinsiyet, ekseriyetle hangi eşey kromozomunun var olduğuyla belirlenen, kalıtılan fenotipik bir karakterdir. İnsan ve diğer memelilerde, eşey belirlenmesi X-Y sistemine göre olmaktadır. Bu sistemde Y kromozomunun var olup olmaması eşeyi belirlemektedir. Kuşlarda, balıklarda ve böceklerde başka sistemler bulunmaktadır.
- Bazı özellikler için **eşeye-bağlı genler** taşıyan eşey kromozomları, eşeylerin karakteristik özellikleriyle ilişkili değildir. Örneğin, renk körlüğüne neden olan çekinik alleller, **X-bağlıdır** (X kromozomu üzerinde taşınır). Babalar, bunu ve X-bağlı diğer allelleri tüm kızlarına aktarır; fakat erkek çocuklarına aktarmaz. Annesinden böyle bir alleli alan erkek çocuk, ilgili özelliği gösterir.
- Memeli dişilerinde, her bir hücredeki iki X kromozomundan bir tanesi, embriyonik gelişim sırasında şansa bağlı olarak inaktifleş-

tirilerek oldukça yoğunlaştırılmış olan **Barr cisimciğine** dönüştürülür. Bu hücreden türeyen hücrelerin hepsi aynı inaktif X kromozomu kalıtım yoluyla alır. Eğer bir dişi birey X kromozomu üzerinde yer alan belirli bir gen için heterozigotsa dişi birey bu karakter için mozaik olacaktır; yani bu bireyin hücrelerinin yaklaşık yansında anasından almış olduğu allel, yansında da babasından almış olduğu allel ifade edilecektir.

? *Neden X-bağlı bozukluklardan erkekler bayanlara göre daha fazla etkilenmektedir?*

KAVRAM **15.3**

Bağlı genler, aynı kromozom üzerinde bulunduklarından birlikte kalıtılma eğilimindedir (ss. 292-297)



- F_1 test çaprazından elde edilen yavrular arasında **atasal tipler**, P kuşağındaki ebeveynlerde gözlenen özelliklerin aynı kombinasyonuna sahiptir. **Rekombinant tipler (rekombinantlar)**, P kuşağındaki ebeveynlerde gözlenmeyen yeni özellik kombinasyonlarına sahiptir. Kromozomların bağımsız dağılımlarından dolayı, bağlı olmayan genler, gametlerde %50 rekombinasyon frekansı gösterir. Genetik olarak **bağlı genler** için mayoz I sırasında kardeş olmayan kromatidler arasında gerçekleşen **krossing over**, gözlemlenen rekombinantlardan sorumludur; rekombinantlar her zaman toplamın %50'sinden azdır.
- Kromozom üzerindeki genlerin sırası ve onlar arasındaki göreceli uzaklıklar, genetik çaprazlamalarda gözlenen rekombinasyon frekanslarından tahmin edilebilir. Bu veriler, **linkaj haritası** (bir çeşit **genetik harita**) yapmaya izin verir. Birbirinden daha uzakta yer alan genler arasında, krossing over sayesinde, yeni kombinasyonların oluşturulma olasılığı daha fazladır.

? *Birbirinden daha uzakta yer alan iki genin özgül allelleri, birbirine daha yakın olan iki genin allellerine göre neden daha fazla rekombinasyon gösterir?*

KAVRAM **15.4**

Kromozom sayısının ya da yapısının değişmesi, bazı genetik bozukluklara yol açar (ss. 297-300)

- Bir anormal kromozom sayısı olan **anöploidi**, mayoz sırasındaki **ayrılmama** olayından sonuçlanabilir. Normal bir gamet, belirli bir kromozomun iki kopyasını içeren ya da hiçbir kopyasını içermeyen bir gamet ile birleştiği zaman, meydana gelen zigot ve ondan türeyen hücreler, ya o kromozomun ilave bir kopyasına (**trisomi**, *2n+1*) sahip olacak ya da hiçbir kopyasına sahip olmayacaktır (**monosomi**, *2n-1*). **Poliploidi** (kromozomların iki tam takımından daha fazlası), gamet oluşumu sırasında tüm kromozomların ayrılamamasından kaynaklanabilir.
- Kromozomların kırılması, kromozom yapısında değişikliklerle sonuçlanabilir: **delesyon, duplikasyon, inversiyon, translokasyon.** Translokasyon, karşılıklı ya da tek taraflı olabilir.
- Bireysel kromozomların yapısındaki ya da hücre başına düşen kromozom sayısındaki değişiklikler, fenotipi etkileyebilir ve bazı durumlarda, insan kalıtsal hastalıklarına yol açabilir. Böyle değişiklikler **Down sendromuna** (21.kromozom trisomisi) yol açar; bazı kanser türleri ve diğer bazı insan hastalıkları, kromozomal translokasyonlarla ilişkilidir.

? *İnversiyon ve karşılıklı translokasyon neden anöploidi, duplikasyonlar, delesyonlar ve karşılıklı olmayan translokasyonlara göre daha az öldürücü olmaktadır?*

KAVRAM **15.5**

Bazı kalıtım modelleri, standart Mendel kalıtımına istisna oluşturur (ss. 300-302)

- Memelilerde az sayıdaki bazı genlerin fenotipik etkileri, allelin hangi ebeveynden kalıtıldığına bağlılık göstermektedir; bu olay, **genomik damgalama** olarak bilinmektedir. Damgalama, gamet oluşumu sırasında olmaktadır; ve sonuçta allellerden bir tanesi (anneden ya da babadan gelen) yavrularda ifade edilmez.
- Mitokondri ve plastidlerde bulunan genler tarafından kontrol edilen özelliklerin kalıtımı, ebeveynlerden sadece anneye bağlıdır; çünkü bu organelleri içeren zigotun sitoplazması, yumurtadan gelmektedir. Sinir ve kas sistemini etkileyen bazı hastalıklara mitokondriyal genlerdeki bozukluklardan kaynaklanmaktadır. Zira genlerdeki bu bozukluklar, hücrenin yeterli düzeyde ATP üretmesini engellemektedir.

? *Genomik damgalama, mitokondriyal ve kloroplast DNA'sının kalıtımının Mendel kalıtımına göre ayrıcalıklarının nasıl olduğunu açıklayınız?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Hemofili (çekinik, eşeye-bağlı bir hastalık) hastalıklı olan bir adamın normal fenotipe sahip bir kızı vardır. Bu kız, bu özellik bakımından normal olan bir adamla evleniyor. Bu çiftin kız çocuklarının hemofili olma olasılığı nedir? Bu çiftin erkek çocuklarının hemofili olma olasılığı kaçtır? Eğer bu çiftin dört tane erkek çocuğu olursa, bu çocukların dördünün de hemofili olma olasılığı nedir?
2. Pseudohipertrofik muskular distrofi, kasların gittikçe bozulmasına neden olan bir hastalıktır. Bu hastalık, görünüşte normal olan ana-babanın sadece erkek çocuklarında görülür ve genellikle de erken yaşlarda ölümle sonuçlanır. Bu hastalığa başat allel mi çekinik allel mi neden olmaktadır? Bu hastalığın kalıtım şekli eşeye-bağlı kalıtım mıdır yoksa otozomal kalıtım mıdır? Buna nasıl anlarsınız? Bu hastalığın neden sadece erkek çocuklarda görüldüğünü ve hiçbir zaman kız çocuklarda görülmediğini açıklayınız.
3. Yabanıl tipte bir meyve sineği (gri vücut rengi ve normal kanatlar için heterozigot), körelmiş kanatlı ve siyah renkli bir meyve sineği ile çiftleştiriliyor. Elde edilen yavruların fenotipik dağılımı, yabanıl tip, 778; siyah-körelmiş kanatlı, 785; siyah-normal kanatlı, 158; gri-körelmiş kanatlı, 162 şeklindedir. Vücut rengi ve kanat tipinden sorumlu olan bu genler arasındaki rekombinasyon frekansı kaçtır?
4. Hangi kalıtım modeli; bir genetikçide hücre metabolizması ile ilgili kalıtsal bir hastalığın mitokondriyal genlerdeki bir bozukluktan geliştiği şüphesi uyandırır?
5. Uzayda yapılan bir çalışma, bir gezegende, insandaki aynı kalıtım modeliyle çoğalan bir yaratığın bulunduğunu keşfetti. Üç fenotipik karakter, boy (*T* = uzun, *t* = cüce), baştaki üyeler (*A* = antenli *a* = antensiz) ve burun morfolojisidir (*S* = yukarıya dönük burun, *s* = aşağıya dönük burun). Bu yaratık "akıllı" olmadığından yeryüzündeki bilim adamları, test çaprazlamasında çeşitli heterozigotları kullanarak, bazı kontrollü üretim deneyleri yapabilirler. Antenli olan uzun heterozigot bi-

reyden elde edilen yavrular: uzun-antenli, 46; cüce-antenli, 7; cüce-antensiz, 42; uzun-antensiz, 5'dir. Anten ve yukarı dönük burunlu heterozigot için yavrular: antenli-yukarı dönük burunlu, 47; antenli-aşağıya dönük burunlu, 2; antensiz-aşağı dönük burunlu, 48; antensiz yukarı dönük burunlu, 3'tür. Her iki deney için rekombinasyon frekanslarını hesaplayınız.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Beşinci sorudaki bilgileri kullanılarak, vücut boyu ve burun morfolojisi bakımından heterozigot olan bir birey kullanılmak suretiyle bir test çaprazlaması daha yapılmıştır. Elde edilen yavruların fenotiplere göre dağılımı, uzun-yukarı dönük burunlu, 40; cüce-yukarı dönük burunlu, 9; cüce-aşağı dönük burunlu 42; uzun-aşağı dönük burunlu, 9'dur. Bu verilerden rekombinasyon frekansını hesapladıktan sonra, üç genin doğru sırasını saptamak için 5. problemdeki cevabınızı kullanınız.
7. Kırmızı-yeşil renk körlüğüne eşeye-bağlı çekinik bir allel neden olur. Renk körü bir adam, kendisi normal görünümlü; fakat babası renk körü olan bir kadın ile evleniyor. Bunların, renk körü kız çocuğuna sahip olma olasılıkları nedir? Bu çiftin ilk erkek çocuklarının renk-körü olma olasılığı nedir? (Not: İki soru, birbirinden biraz farklı olarak ifade edilmiştir.)
8. Yabanıl tipte bir meyve sineği (gri vücut rengi ve kırmızı göz rengi için heterozigot), mor gözlü, siyah vücut rengine sahip meyve sineği ile çiftleştiriliyor. Bu çaprazlamadan elde edilen yavrular: yabanıl tip, 721; siyah-mor, 751; gri-mor, 49; siyah-kırmızı, 45 şeklindedir. Vücut rengi ve göz renginden sorumlu bu genler arasındaki rekombinasyon frekansı kaçtır? 3. sorudan gelen bilgileri kullanarak, kromozom üzerindeki vücut rengi, kanat şekli, göz rengi genlerinin sırasını (sekansını) belirlemek için hangi meyve sineklerini (genotipler ve fenotipler) çaprazlarsınız?
9. **ÇİZİNİZ** Gri vücutlu ve körelmiş kanatlı arı döl bir meyve sineği (b^+b^+ *vg vg*), siyah vücutlu normal kanatlı olan arı döl bir meyve sineği (*bb* vg^+vg^+) ile çaprazlanıyor.
   (a) Gri renkli sinekler için kırmızı; siyah renkli olanlar için de pembe kullanarak P kuşağı sineklerinin kromozomlarını çiziniz. Her bir allelin konumunu gösteriniz.
   (b) Bir F_1 sineğinin allellerini işaretleyin ve kromozomlarını çiziniz.
   (c) F_1 dişisinin test çaprazına sokulduğunu varsayın. Punnet karelemesi yaparak meydana gelecek olan yavruların kromozomlarını çiziniz
   (d) Bu iki gen arasındaki mesafenin 17 harita birimi olduğu bilinmektedir; bu yavruların fenotipik oranlarını tahmin ediniz.
10. İlave X kromozomlu (XXX) doğan bir bayan, genellikle sağlıklıdır ve XX kromozomlu normal bir bayandan görünüş olarak ayırt edilemez. Bu bulgu için olası açıklama ne olabilir? Bu açıklamayı nasıl test edebilirsiniz?
11. Aşağıdaki rekombinasyon frekanslarına dayanarak bir kromozom boyunca bu genlerin diziliş sırasını saptayınız: A-B, 8 harita birimi, A-C, 28 harita birimi; A-D, 25 harita birimi; B-C, 20 harita birimi; B-D, 33 harita birimi.
12. A ve B genlerinin bağlı genler olup birbirlerinden 50 harita birimi uzaklıkta yer aldığını varsayın. Her iki lokus bakımından heterozigot olan bir hayvan, her iki lokus bakımından homozigot çekinik olan bir hayvan ile çaprazlanıyor. Krossing overden kaynaklanan fenotipleri gösterecek olan yavruların oranı (yüzdesi) kaçtır? Eğer bu genlerin aynı kromozom üzerinde olduğuna ilişkin bilgi mevcut değilse, bu çaprazlamanın sonuçlarını nasıl yorumlayacaktınız?
13. Bir çiçekteki taç yaprakların rengini kontrol eden iki gen, mavi renk (*B*) ve beyaz renk (*b*), ve stamenlerin yuvarlak (*R*) ya da oval (*r*) olmasından sorumlu genler birbirine bağlı genlerdir ve aralarındaki uzaklık 10 harita birimidir. Homozigot mavi-oval bir bitki homozigot beyaz-oval bir bitki ile çaprazlanıyor. Meydana gelen F_2 dölü, homozigot beyaz-oval bitkilerle çaprazlanarak 1000 tane birey elde ediliyor. Bu dört fenotipin her birinden kaç tane bitki olabileceğini tahmin ediyorsunuz?
14. Şekil 15.12'de gösterilen kromozomda konumlanmış olan *a* geni için rekombinasyon verileri elde etmek üzere *Drosophila* çaprazlamaları dizayn ediyorsunuz. *a* geninin körelmiş kanat lokusu ile rekombinasyon frekansı %14, kahverengi göz lokusu ile rekombinasyon frekansı %26'dır. *a* geni, kromozom üzerinde yaklaşık olarak nerede yer almaktadır.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

15. Triploit olduğu bilinen muz bitkisi, tohumsuzdur ve bu nedenle kısırdır. Olası bir açıklama öneriniz.
16. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Krossing-over ya da rekombinasyonun evrimsel olarak bir avantaj olduğunu gördünüz; çünkü, bu süreçler genetik allelleri yeni kombinasyonlar üretmek üzere sürekli karmaktadır. Y kromozomları üzerindeki genlerin X kromozomu üzerinde rekombinasyon yapacağı homologları olmadığından yakın zamanlara kadar Y kromozomu üzerindeki genlerin dejenere olabileceği düşünülmekteydi. Bununla birlikte, Y kromozomunun gen sekansı çıkartıldığında sekiz tane büyük bölgenin içsel olarak birbirine homolog olabileceği bulundu; 78 kadar gen kopyalan temsil etmekteydi. (Y kromozomu üzerinde çalışan David Page, bu durumu "aynanın yarısı" şeklinde tanımladı). Bu bölgelerin faydası ne olabilir?
17. **BİLİMSEL SORGULAMA**

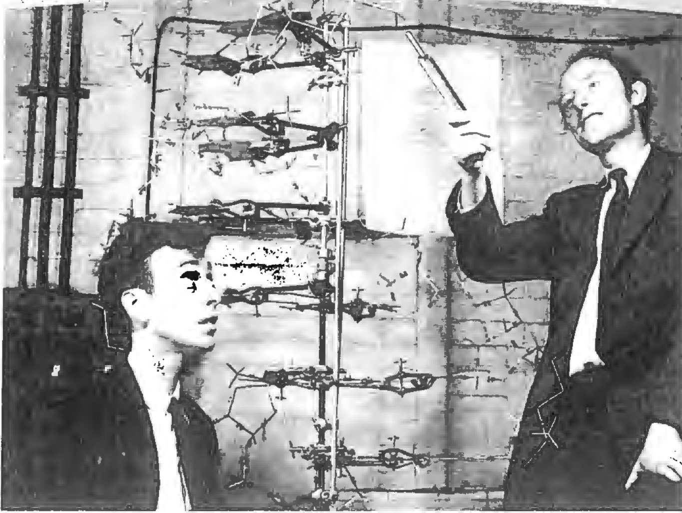
   

   Kelebeklerin X-Y eşey belirleme sistemi sineklerinkinden ve insandaki sistemden farklıdır. Dişi kelebekler XY ya da XO olabilir; erkek kelebekler ise iki ya da daha fazla X kromozomuna sahiptir. Bu fotoğraf kaplan çatalkuyruk kelebeğinin *ginandromorf* bireyini göstermektedir. Bu bireyin yarısı (sol tarafı) erkek, yarısı (sağ tarafı) dişidir. Zigotun ilk bölünmesi, embriyoyu gelecekte kelebeğin sol yarısı ve sağ yarısı olacak şekilde böldüğünü düşünerek, ayrılmama olayının ilk mitoz bölünme sırasında bu sıra dışı gözüken kelebeğin nasıl üretebileceğine açıklayacak bir hipotez öneriniz.
18. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Yaşamın Genetik Temeli Yaşamın devamlılığı, DNA şeklindeki kalıtılabilir bilgiye dayanmaktadır. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), eşeyli ve eşeysiz çoğalan türlerde kromozomun yapı ve davranışının kalıtımla ilgisini anlatınız.

16

Kalıtımın Moleküler Temeli



▲ **Şekil 16.1 DNA'nın yapısı nasıl belirlendi?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

16.1 DNA kalıtsal maddedir

16.2 Birçok protein, DNA replikasyonunda ve tamirinde birlikte çalışır

16.3 Kromozom, proteinlerle birlikte paketlenmiş bir DNA molekülünden oluşur

GENEL BAKIŞ

Canlının Çalışma Talimatları

James Watson ve Francis Crick, Nisan 1953'de, deoksiribonükleik asitin ya da DNA'nın yapısı için önerdikleri mükemmel çifte-sarmal modeliyle bilim dünyasını sarstılar. **Şekil 16.1**'de, teneke ve tel kullanarak yaptıkları kendi DNA modellerine hayranlıkla bakan Watson (solda) ve Crick görülmektedir. Geçtiğimiz son 60 yıl içerisinde onların modeli, modern biyolojinin simgesi olmaya yeni bir öneri haline gelmiştir. Aslında, Mendel'in kalıtılabilir faktörleri ve Morgan'ın kromozomlar üzerindeki genleri, DNA'dan meydana gelmiştir. Kimyasal anlamda konuşacak olursak sizin genetik yapınız, kendi ebeveynlerinizden kalıtım yoluyla aldığınız DNA'dır. Kalıtım maddesi olan DNA, çağımızın en meşhur molekülüdür.

Doğadaki tüm moleküller arasında nükleik asitler, monomerlerden kendi replikasyonlarını yönetme yeteneğine sahip yegane moleküllerdir. Gerçektende, yavruların ebeveynlerine benzerliği, DNA'nın tamıtamına kopyalanmasına ve onun bir kuşaktan diğerine aktarılması esasına dayanmaktadır. Kalıtsal bilgi, DNA'nın kimyasal dilinde kodlanır ve vücudunuzun tüm hücrelerinde çoğaltılır. Sizin biyokimyasal, anatomik, fizyolojik ve bir ölçüye kadar, davranışsal özelliklerinizin gelişimini yöneten, bu DNA programıdır. Bu bölümde, biyologların DNA'nın kalıtsal madde olduğunu nasıl anladıklarını; Watson ve Crick'in onun yapısını nasıl çözdüklerini keşfedeceksiniz. Aynı zamanda, bir DNA molekülünün kopyalanma işlemi olan **DNA replikasyonunu** ve hücrelerin kendi DNA'larını nasıl onardıklarını öğreneceksiniz. Son olarak, bir DNA molekülünün proteinlerle birlikte bir kromozomda nasıl paketlenmiş olduğunu inceleyeceksiniz.

KAVRAM **16.1**

DNA kalıtsal maddedir

Bugün, okul çağındaki çocuklar bile DNA'yı duymuştur; bilim adamları, deneylerindeki hücrelerin kalıtılabilir özelliklerini değiştirmek için DNA'yı laboratuarda rutin olarak maniple etmektedir. Bununla birlikte, yirminci yüzyılın başlarında kalıtım moleküllerinin tanımlanması, biyologlara meydan okuyan büyük bir hayal gibi gözüküyordu.

Kalıtsal madde ile ilgili araştırmalar: *Bilimsel Sorgulama*

T.H.Morgan'ın grubu, genlerin kromozomlar üzerinde yer aldığını gösterince (Bölüm 15'de tanımlandığı gibi) kromozomların iki kimyasal bileşeni, —yani DNA ve protein— kalıtsal madde için aday oldular. Biyokimyacılar, 1940'lara kadar, kalıtsal madde olmak için elzem gereksinimler olan büyük heterojenlik ve işlev özgüllüğüne sahip olma gibi özellikleri taşıdığından bir makromolekül grubu olan proteinlere, kalıtsal madde için en güçlü aday olarak bakıyordu. Ayrıca, bu evrede nükleik asitler hakkında çok az şey biliniyordu; bu moleküllerin fiziksel ve kimyasal özellikleri, her bir canlı tarafından sergilenen çok sayıdaki özgül kalıtsal karakterin oluşturulmasının sebebini izah etmek için çok fazla homojendi. Bu görüş, mikroorganizmalarla yapılan denemelerden elde edilen beklenmeyen sonuçlarla gittikçe değişmiştir. Mendel ve Morgan'ın çalışmalarında olduğu gibi, kalıtsal maddenin ne olduğunun belirlenmesindeki anahtar faktör, deneylerde kullanılan uygun organizmaların seçilmiş olmasıdır. DNA'nın kalıtımdaki rolü ilk olarak bakteriler ve virüsler üzerinde çalışılarak ortaya konmuştur; bunlar, enfekte ettikleri bezelye bitkisi, meyve sineği ya da insanlardan çok daha basit yapıya sahiptir. Bu bölümde, bilimsel sorgulamada vaka çalışması olarak, kalıtsal madde için gerçekleştirilen bir araştırmayı bazı ayrıntılarıyla izleyeceğiz.

DNA'nın Bakterileri Değiştirebildiğine İlişkin Kanıt

DNA'nın genetik rolünün keşfini 1928'e kadar geri giderek izleyebiliriz. Memeli hayvanlarda zatürreeye yol açan bir

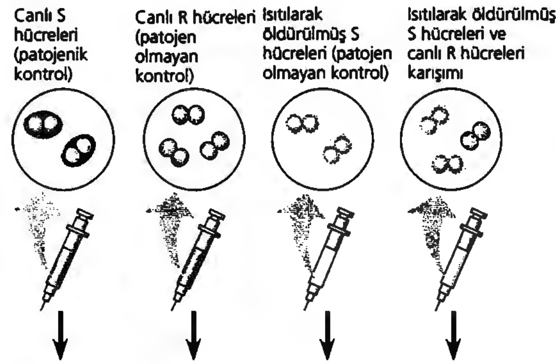
bakteri olan *Streptococcus pneumoniae* üzerinde çalışan bir İngiliz hekim Frederick Griffith, zatürreeye karşı bir aşı geliştirmeye çabalıyordu. Griffith'in elinde bakterinin bir patojen olan (hastalık yapıcı) ve bir de patojen olmayan (zararsız) iki suşu (varyetesi) vardı. Griffith, ısıtılarak öldürülmüş patojenik bakterileri zararsız olan canlı bakterilerle karıştırdığında canlı bakterilerden bazılarının patojenik forma dönüştüğünü saptadı (**Şekil 16.2**). Ayrıca, bu edinilmiş yeni patojenlik özellik, değişikliğe uğramış bakterinin tüm soylarında kalıtılmıştı. Bu maddenin kimliği bilinmiyor olmasına karşın ölü patojenik hücrelerdeki bazı kimyasal maddeler, açıkça, bu kalıtsal değişime neden olmuştur. Griffith bu olaya **transformasyon** adını verdi ve bugün bu olay bir hücre tarafından dış ortamda bulunan DNA'nın içeri alınmasıyla genotip ve fenotipteki bir değişim olarak tanımlanmaktadır. (*Transformasyonun* bu şekildeki kullanımı, Kavram 12.3'ün son kısmında tartıştığımız normal bir hayvan hücresinin kanser hücresi şekline dönüşümü ile karıştırılmamalıdır).

Griffith'in çalışması, Amerikalı bakteriyolog Oswald Avery tarafından yapılan ve transformasyona neden olan maddenin teşhisine yönelik olan 14 yıllık bir çabayı gündeme getirmiştir. Avery, üç ana aday üzerine odaklandı: DNA, RNA (hücrelerdeki diğer nükleik asitler) ve protein. Avery, ısıyla öldürülmüş olan patojen bakterileri parçalayıp açmış ve hücre içeriklerini çıkarmıştır. Avery, molekülün bir tipiyle inaktif hale getirilmiş olan ajanı içeren üç örnekten her birini, işleme tabi tuttu; ve ondan sonra örneğin, patojen olmayan canlı bakterileri değişikliğe uğratma yeteneğini test etti. Bu olayda sadece DNA'nın aktif kalmasına izin verildiği zaman, transformasyon meydana geldi. Avery ve onun meslektaşları Maclyn McCarty ve Colin MacLeod, 1944'de, transformasyona neden olan etkenin DNA olduğunu ilan ettiler. Bu buluş, kısmen proteinlerin kalıtsal madde için daha iyi bir aday olduğuna ilişkin süregelen görüşün de etkisiyle büyük şüphe ile karşılanmıştır. Ayrıca, pek çok biyolog, bakterilerdeki genlerin kompozisyon ve işlev yönünden daha kompleks canlılardakilerle benzer olabileceğine ikna olmamıştı. Fakat, süregelen bu kuşkudaki temel neden, DNA hakkında çok az şeyin bilinmesiydi.

▼ **Şekil 16.2** **SORGULAMA**

Bir kalıtsal özellik farklı bakteri suşları arasında transfer edilebilir mi?

DENEY Frederick Griffith, *Streptococcus pneumoniae*'nin iki suşu üzerinde çalıştı. Bu bakterilerin S suşu (düzgün kenarlı koloni oluşturur), farelerde zatürreeye neden olabilir; bu suş, hayvanın savunma sisteminden kendisini koruyan dış kapsüle sahip olduğu için patojendir. Bakterinin R suşu (pürüzlü kenarlı koloni oluşturur), kapsülden yoksun olduğu için patojenik değildir. Griffith, patojenlik özelliğini test etmek için, farelere iki suşu enjekte etti:



BULGULAR



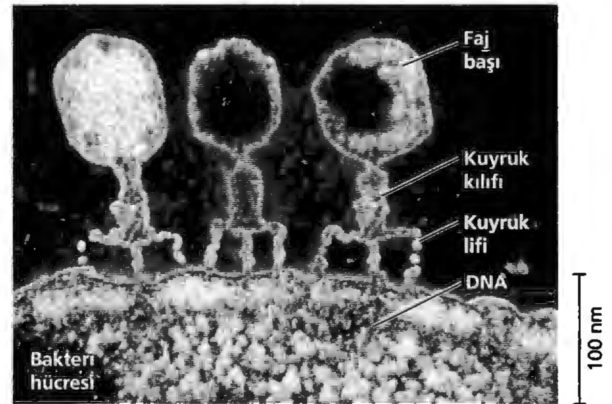
SONUÇ Griffith, canlı R tipi bakterilerin ölü S tipi hücrelerden gelen bilinmeyen kalıtılabilir bir madde tarafından patojenik S tipi bakterilere dönüştürüldüğünü ve bu maddenin R hücrelerinin kapsül yapmasına izin verdiği sonucuna varmıştır.

KAYNAK F. Griffith, The significance of pneumococcal types, *Journal of Hygiene* 27: 113-159 (1928).

EĞER ÖYLE İSE? Bu deney, R hücrelerinin patojenik olması için, ölmüş S hücrelerinin kapsüllerini basitçe kullanmış olabilme olasılığını nasıl saf dışı bırakmıştır?

Viral DNA'nın Hücreleri Programlayabildiğine İlişkin Kanıt.

DNA'nın kalıtsal madde olduğuna ilişkin ek deliller, bakterileri enfekte eden virüslerle yapılan çalışmalardan geldi (**Şekil 16.3**). Bu virüsler, **bakteriyofaj** ("bakteri yiyen" demek) ya da kısaca **faj** olarak adlandırılır. **Virüs**, çoğunlukla



▲ **Şekil 16.3 Bir bakteri hücresini enfekte eden virüsler.** T2 adı verilen fajlar, konukçu hücreye tutunur ve kalıtsal maddelerini plazma zarından enjekte eder; fajın baş ve kuyruk kısımları, bakteri yüzeyinin dış kısmında kalır (renkli TEM).

basit bir protein olan koruyucu bir kılıfla çevrelenmiş küçük bir DNA'dan (ya da bazen RNA) başka bir şey değildir. Virüsün, daha fazla virüs üretmesi için bir hücreyi enfekte etmesi ve hücrenin metabolik sistemini ele geçirmesi gerekir.

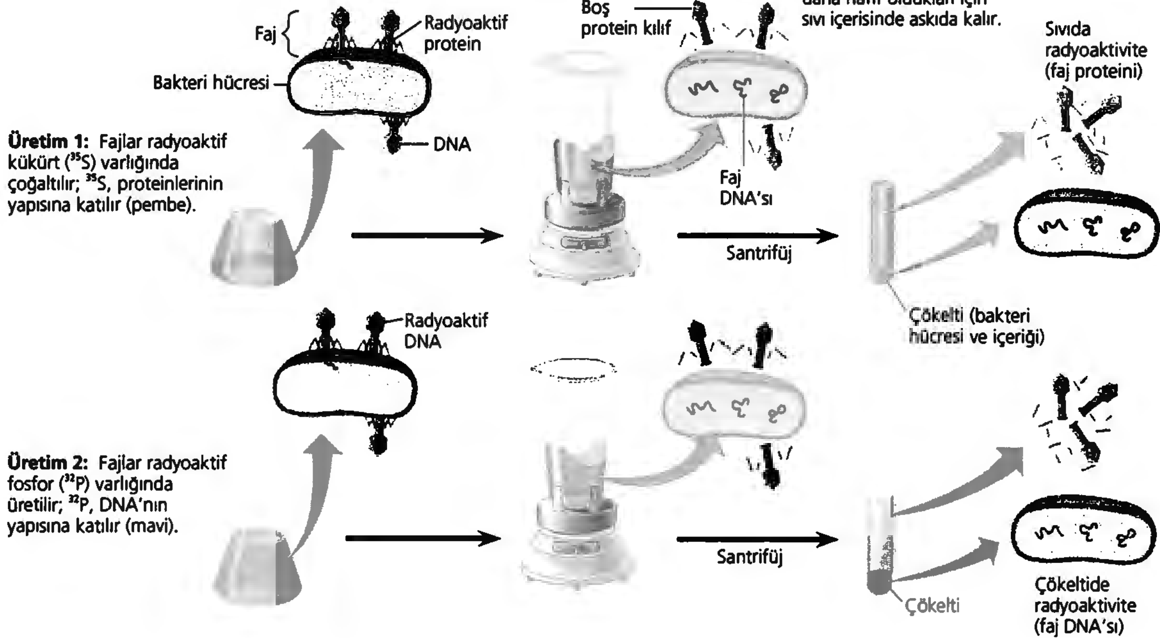
Fajlar, moleküler genetikte araştırmacılar tarafından araç olarak yaygın bir şekilde kullanılmaktadır. Alfred Hershey ve Martha Chase, 1952'de, T2 olarak bilinen bir fajın kalıtsal maddesinin DNA olduğunu gösteren denemeleri gerçekleştirdi. Bu faj, normal olarak memelilerin bağırsağında yaşayan ve moleküler biyologlar için bir model organizma olan *Escherichia coli (E. coli)* bakterisini enfekte eden çok sayıda fajdan birisidir. O zamanlar, biyologlar, T2 fajının diğer pek çok virüs gibi neredeyse tamamen DNA ve proteinden oluştuğunu biliyordu. Biyologlar, aynı zamanda, fajın, bir *E. coli* hücresini hızlı bir şekilde T2-üreten bir fabrikaya dönüştürdüğünü ve hücre patladığında fajların salındığını da biliyordu. Her nasılsa T2 fajı, ev sahibi hücreyi virüs üretecek şekilde tekrar programlayabilmişti. Fakat hangi viral öğe — yani protein mi DNA mı— bu olaydan sorumluydu?

Hershey ve Chase, enfeksiyon sırasında *E. coli* hücresinin içerisine T2'nin iki elemandan sadece birisinin girdiğini gösteren bir deney tasarlayarak bu soruyu yanıtladılar (**Şekil 16.4**). Onlar deneylerinde, T2'nin bir grubundaki proteini işaretlemek için kükürdün radyoaktif izotopunu; ve ikinci

▼ Şekil 16.4 **SORGULAMA**

T2 fajının kalıtsal maddesi, protein mi yoksa DNA mıdır?

DENEY Alfred Hershey ve Martha Chase, bakteri hücrelerini enfekte eden T2 fajlarının protein ve DNA'larının geleceklerini sırasıyla izlemek için radyoaktif kükürdü ve fosforu kullandı. Onlar, bu moleküllerden hangisinin hücrelere girdiğini görmek istediler ve daha fazla faj yapmaları için onları yeniden programlayabildiler.



BULGULAR Proteinler etiketlendiğinde (üretim 1), radyoaktivite hücre dışında kalmıştır; fakat DNA etiketlendiğinde (üretim 2), radyoaktivitenin hücrelerin iç kısmında olduğu saptanmıştır. Radyoaktif faj DNA'sına sahip olan bakteri hücreler, bir miktar radyoaktif fosfora sahip olan yeni fajlar salmıştır.

SONUÇ Faj DNA'sı bakteri hücrelerine girmiştir; fakat faj proteinleri girmemiştir. Hershey ve Chase, T2 fajının kalıtsal maddesi olarak proteinin değil DNA'nın işlev gördüğü sonucuna varmıştır.

KAYNAK A. D. Hershey and M. Chase, Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage, *Journal of General Physiology* 36: 39-56 (1952).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer proteinler kalıtsal bilgiyi taşısaydı, sonuçlar nasıl farklı olacaktı?

grubun DNA'sını işaretlemek için de fosforun radyoaktif izotopunu kullandılar. Protein kükürt içerdiği, DNA ise içermediği için radyoaktif kükürt atomları sadece fajın proteinine katılacaktır. Benzer şekilde, radyoaktif fosfor atomları, sadece DNA'yı işaretleyecek proteini işaretlemeyecektir; çünkü hemen hemen fajın fosforunun tümü, kendi DNA'sındadır. Deneyde, radyoaktif madde içermeyen *E. coli* hücrelerinin ayrı örneklerinin, proteini işaretli ve DNA'sı işaretli T2 gruplarıyla enfekte olmasına izin verilmiştir. Araştırmacılar, enfeksiyonun başlangıcından kısa bir süre sonra, bakteri hücrelerinin içerisine hangi molekülün -protein ya da DNA- girmiş olduğunu görmek ve böylece hücreleri yeniden programlama yeteneğine hangi molekülün sahip olduğunu anlamak için iki örneği test etti.

Hershey ve Chase, konak hücrenin içerisine faj proteininin değil faj DNA'sının girdiğini buldu. Ayrıca, bu bakteriler tekrar bir kültür ortamına aktarıldıklarında enfeksiyon kendi seyrinde ilerlemekteydi ve *E. coli,* bir miktar radyoaktif fosfor içeren fajları dışarıya salmaktaydı; bu olay, hücre içerisindeki DNA'nın, enfeksiyon işlemi sırasında devam eden bir rolü olduğunu göstermekteydi.

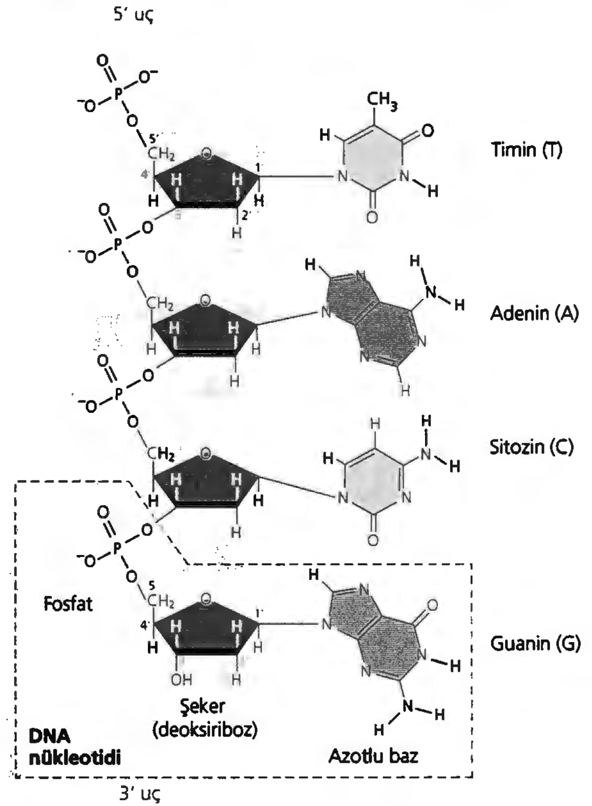
Hershey ve Chase, faj tarafından enjekte edilen DNA'nın, hücrelerin yeni viral DNA ve protein üretmesini sağlayan genetik bilgiyi taşıyan molekül olması gerektiği sonucuna vardılar. Hershey-Chase deneyi, bir dönüm noktası çalışmasıydı; çünkü bu deney, en azından virüsler için, proteinlerinden daha ziyade nükleik asitlerin kalıtsal madde olduğuna ilişkin güçlü kanıt sağlamıştır.

Kalıtsal Maddenin DNA Olduğuna İlişkin İlave Kanıt

DNA'nın kalıtsal madde olduğuna ilişkin ilave kanıt, bir biyokimyacı olan Erwin Chargaff'ın laboratuarından geldi. O dönemde, DNA'nın bir nükleotid polimeri olduğu ve her birinin üç birimden meydana geldiği biliniyordu: azotlu (azot-içeren) bir baz, deoksiriboz adı verilen bir pentoz şeker ve bir fosfat grubu (**Şekil 16.5**). Baz, adenin (A), timin (T), guanin (G) ya da sitozin (C) olabilir. Chargaff, farklı organizmalardan alınan DNA'ların baz bileşimlerini analiz etti. O, 1950'de, DNA'nın baz kompozisyonunun bir türden diğerine değiştiğini kaydetti. Örneğin, insanın DNA nükleotidlerinin %30.3'u adenin (A) bazına sahipken *E.coli* bakterisinin DNA'sı sadece %26 oranında adenin (A) içerir. Daha önceleri DNA'nın sahip olmadığı farz edilen, türler arasındaki moleküler çeşitliliğin olduğuna ilişkin bu kanıt, kalıtsal madde için DNA'yı daha güvenilir aday yaptı.

Chargaff aynı zamanda nükleotid bazlarının oranlarında özgün bir düzenliliğin olduğuna işaret etti. Onun çalıştığı her bir türün DNA'sındaki, adenin sayısı timin sayısına, ve guanin sayısı da sitozin sayısına yaklaşık olarak eşitti. Örneğin insan DNA'sında bu dört baz şu oranlarda bulunur: A= %30.3 ve T= %30.3; G= %19.5 ve C= %19.9.

Bu iki bulgu, *Chargaff kuralları* olarak bilinmektedir: (1) baz kompozisyonu, türler arasında değişir; ve (2) bir tür içerisinde A ve T bazlarının sayısı birbirine eşittir; aynı şekilde G ve C bazlarının sayısı birbirine eşittir. Bu kuralların temeli, ikili sarmalın keşfine kadar açıklanmadan kalmıştır.



▲ **Şekil 16.5 DNA zincirinin yapısı.** Her DNA nükleotid monomeri, bir azotlu baz (T, A, C ya da G), deoksiriboz şeker (mavi) ve bir fosfat grubu (sarı) içerir. Bir nükleotidin fosfat grubu, bir sonrakinin şekerine bağlanarak art arda dizilmiş şeker ve fosfatlardan bir "omurga" oluşur; bazlar, bu omurgadan kenara doğru çıkıntı oluşturur. Polinükleotid zinciri, 5' ucundan (fosfat grubu ile) 3' ucuna (şekerin -OH grubu ile) doğu yönelime sahiptir. 5' ve 3', şeker halkasındaki karbonları belirten numaralardır.

DNA'nın Bir Yapısal Modelini Yapmak: *Bilimsel Sorgulama*

Biyologlar, DNA'nın kalıtsal madde olduğundan emin olduktan sonra, DNA yapısının kalıtımdaki rolünün açıklanmasına yönelik bir yarış başladı. 1950'li yılların başlarında, bir nükleik asit polimerindeki kovalent bağların düzenlenişi çok iyi bir şekilde tesis edildi (Şekil 16.5); ve araştırmalar, DNA'nın üç boyutlu yapısının keşfedilmesi üzerine odaklandı. Bu konu üzerinde çalışan bilim adamları arasında California Institute of Technology'den Linus Pauling ve Londra'daki Kraliyet Kolejinden Maurice Wilkins ve Rosalind Franklin yer almaktaydı. Ancak doğu cevaba ilk ulaşan, o zamanlar nispeten az tanınan iki bilim insanı -Amerikan James Watson ve İngiliz Francis Crick- oldu.

DNA bilmecesinin çözüldüğü kısa, fakat meşhur işbirliği, Watson'un Cambridge Üniversitesi'ni ziyaretinden kısa bir süre sonra başladı; Crick, orada, X-ışını kristallografisi tekniği ile protein yapısını çalışmaktaydı (bakınız Şekil 5.24). Watson, Maurice Wilkins'in laboratuarını ziyareti sırasında, Wilkins'in çalışma arkadaşı Rosalind Franklin tarafından çekilen DNA'nın X-ışını kırınımı şeklini gördü (**Şekil 16.6a**). X-ışını kristallografisi ile elde edilen görüntüler, moleküllerin gerçek şeklini göstermez. **Şekil 16.6b**'deki lekeler ve izler, saflaştırılmış DNA'nın sıralar halinde dizilmiş liflerinden geçerken kırılan (saptırılan) X-ışınları tarafından oluşturulur. Watson, sarmal yapıdaki moleküllerinin oluşturduğu X-ışını kırınımı tipine aşinaydı; ve Wilkins'in ona gösterdiği fotoğrafın incelenmesi, DNA'nın sarmal yapıya sahip olduğunu doğruladı. Franklin'den ve diğerlerinden elde edilen daha önceki veriler, aynı zamanda sarmalın genişliği ve azotlu bazların heliks boyunca yerleşimi hakkında da bilgi veriyordu. Bu fotoğraftaki desen, sarmalın Linus Pauling tarafından kısa bir süre önce teklif edilmiş olan üçlü zincir modelinin tersine iki zincirden oluştuğunu gösteriyordu. İki zincirin varlığı, şu an bilinen **ikili sarmal** yapıyı ifade etmektedir (**Şekil 16.7**).

Watson ve Crick, aralarında Chargaff kuralının bazların eşitliği ilkesi de dahil olmak üzere o zamana dek DNA'nın kimyasal yapısı ile ilgili bilinenlerle ve X-ışını ölçümlerine uyumlu olan ikili sarmal modeli yapmaya başladılar. Onlar aynı zamanda, Franklin'in çalışmasını özetleyen, henüz yayınlanmamış olan yıllık raporu da okumuşlardı; ve kendilerinin çalıştığı modele aykırı olarak, Franklin'in DNA molekülünün dış tarafında şeker-fosfat iskeletlerin yer aldı-

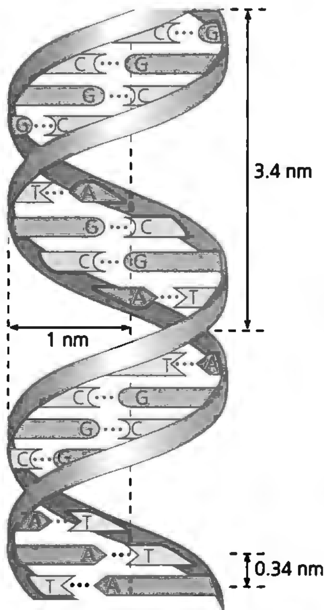


(a) Rosalind Franklin

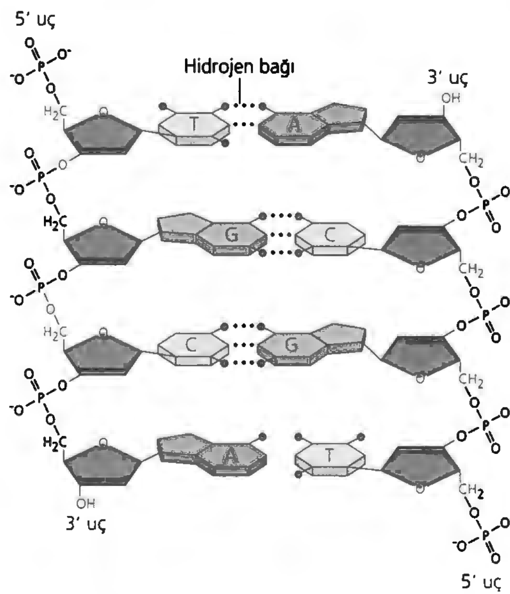


(b) Franklin tarafından çekilen DNA'nın X-ışını kırınımı fotoğrafı

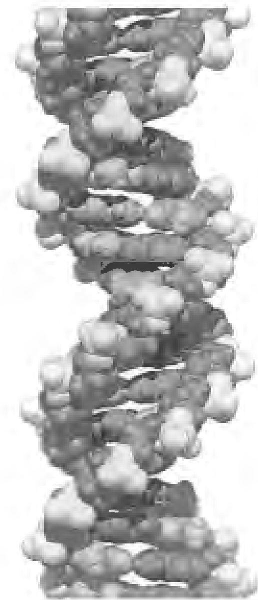
▲ **Şekil 16.6 Rosalind Franklin ve onun DNA'ya ait X-ışını kırınımı fotoğrafı.** Çok başarılı bir X-ışını kristallografı olan Franklin'in yürütmüş olduğu çok önemli deneylerde elde ettiği fotoğraflar, Watson ve Crick'in DNA'nın ikili sarmal yapısını anlamalarına izin vermiştir.



(a) DNA yapısının anahtar özellikleri. Bu şekildeki "şeritler" DNA zincirindeki şeker-fosfat iskeletini göstermektedir. Sarmal sağ tarafa doğru dönüş yapmıştır,"sağa dönüşlü". İki zincir, ikili sarmalın iç kısmında eş oluşturmuş olan azotlu bazlar arasındaki hidrojen bağlarıyla (noktalı çizgiler) birbirine bağlanmıştır.



(b) Kısmi kimyasal yapısı. Açıklık kazandırmak amacıyla iki DNA zinciri, bu kısmi kimyasal yapıda çözünmüş olarak gösterilmiştir. Güçlü kovalent bağlar, her bir zincirin birimlerini birarada tutarken, zayıf hidrojen bağları, bir zinciri diğerine bağlar. Zincirlerin birbirlerine zıt yönde konumlandıklarına dikkat ediniz.

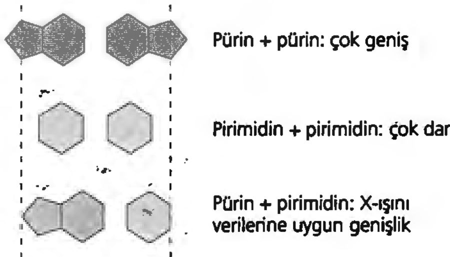


(c) Üç boyutlu yapısının modeli. Bilgisayarda çizilmiş bu modelde, baz çiftlerinin sıkı bir şekilde üst üste istiflendikleri açıkça görülmektedir. Molekülün bir arada tutulmasında en önemli etken, çiftler arasındaki Van der Waals çekim kuvvetleridir

▲ **Şekil 16.7 İkili sarmal.**

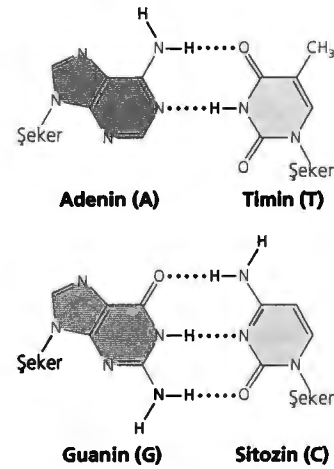
ğı sonucuna varmış olduğunu anladılar. Franklin'in düzenlemesi, cazip görünüyordu; çünkü görece hidrofobik olan azotlu bazlar, çevredeki sulu çözeltiden uzak tutularak molekülün iç kısmına konulmuştu ve negatif yüklü fosfat grupları, içeride birlikte zorlanmayacaktı. Watson, azotlu bazların ikili sarmalın iç kısmına baktığı bir model yaptı. Bu modeldeki iki şeker-fosfat iskelet, birbirine **antiparaleldi** – yani, onların alt birimleri, birbirine zıt yönlerde ilerliyordu (bakınız Şekil 16.7). Tüm bu düzenlemeyi, sağlam basamaklı bir ip merdiven olarak düşünebilirsiniz. Yan taraftaki ipler, şeker-fosfat iskeleti; basamaklar ise azotlu baz çiftlerini temsil eder. Şimdi, merdivenin bir ucunu tuttuğunuzu ve diğer ucu döndürerek spiral oluşturduğunuzu düşünün. Franklin'in X-ışını verileri, sarmalın kendi uzunluğu boyunca her 3.4 nm aralıkla tam bir dönüş yaptığına işaret ediyordu. Bazlar birbirlerinden tam olarak 0.34 nm mesafeyle dizildiklerinden sarmalın her tam dönüşünde on adet baz eşleşmesi ya da merdiven basamağı bulunuyordu.

İkili sarmalın azotlu bazları, özgül kombinasyonla eş oluşturmuşlardır: adenin (A) ile timin (T), ve guanin (G) ile sitozin (C). Watson ve Crick temel bazı yolları deneyerek DNA'nın bu anahtar özelliğine ulaştılar. İlk olarak, Watson baz eşleşmelerinin kendi kendine örneğin A ile A ve C ile C gibi, olduğunu düşündü. Fakat, bu model ikili sarmal çapının her bölgede aynı olduğuna işaret eden X-ışını verilerine uymuyordu. Kendi kendine baz eşleşmesindeki uyumsuzluk neydi? Adenin ve guanin, iki adet organik halka içeren pürin bazlarıdır; oysa, sitozin ve timin, tek halkaya sahip olan pirimidin denen azotlu bazlardır. Böylece pürinler (A ve G), pirimidinlerin (C ve T) iki katı genişliğe sahiptir. İkili sarmalın 2-nm çapa sahip olduğu düşünülürse pürin-pürin eşleşmesi çok geniş pirimidin-pirimidin eşleşmesi çok dar gelecektir. Bununla birlikte bir pürin ile bir pirimidinin eşleşmesi, her zaman aynı genişlikte çapla sonuçlanacaktır:



Watson ve Crick, bazların yapısıyla belirlenen baz eşleşmesinde ilave özgüllüğün olması gerektiği sonucuna vardılar. Her baz, kimyasal yan gruplara sahip olup bu gruplar uygun eşiyle hidrojen bağları oluşturabilir: Adenin, sadece timin ile iki hidrojen bağı oluştururken guanin sadece sitozin ile üç hidrojen bağı oluşturur. Kısacası A ile T ve G ile C eşleşir **(Şekil 16.8)**.

Watson-Crick modeli, Chargaff oranlarını dikkate aldı ve sonunda onları açıkladı. DNA molekülünün bir zincirinin neresinde bir A varsa, karşısındaki eş zincirinde bir T bulunuyordu. Ve bir zincirdeki G devamlı olarak tamamlayıcı zincirdeki C ile eş oluşturuyordu. Bu nedenle, herhangi bir canlıdaki DNA'da adenin miktarı timine ve guanin miktarı da



▲ **Şekil 16.8 DNA'da baz eşleşmesi.** DNA ikili sarmalındaki azotlu baz çiftleri, burada siyah noktalı çizgiler olarak görülen hidrojen bağlarıyla bir arada tutulur.

sitozine eşittir. Baz eşleşmesi ile ilgili bu kurallar, ikili sarmaldaki "basamakları" oluşturan azotlu baz kombinasyonlarının nasıl olacağını belirlediği halde her bir DNA zinciri *boyunca* nükleotidlerin dizilişini sınırlamıyordu. Dört bazın yan yana (doğrusal) dizilişi sayılamaz çeşitlilikte olabiliyordu; ve her bir gen, özel bir diziye ya da baz dizilimine sahipti.

Watson ve Crick, Nisan-1953'de, *Nature** dergisinde bir sayfalık bir makale yayınlayarak bilim dünyasını şaşırttı. Makale, araştırmacıların DNA ile ilgili moleküler modelini anlatıyordu: ikili sarmal, o tarihten beri moleküler biyolojinin sembolü haline geldi. Watson ve Crick, Maurice Wilkins ile birlikte, bu çalışmaları nedeniyle 1962 yılında Nobel Ödülü kazandı. (Rosalind Franklin, 1958 yılında üzüntülü bir şekilde 38 yaşında öldü; böylece ödül için seçilemedi). İkili sarmal modelinin güzelliği, öne sürülen DNA yapısının aynı zamanda onun temel replikasyon mekanizmasını anlatıyor olmasıydı.

KAVRAM KONTROLÜ 16.1

1. Bir sineğin DNA'sındaki nükleotidlerin yüzde olarak oranı şu şekildedir: A %27.3, T %27.6, G %22.5 ve C %22.5. Bu sayılar, baz oranları olarak Chargaff kuralını nasıl ispatlar?
2. GAATTC olarak verilmiş olan bir polinükleotid dizisinde, hangisinin 5′ ucu olduğunu söyleyebilir misiniz? Eğer söyleyemezseniz, uçları tanımlamak için hangi ilave bilgilere gereksinim duyarsınız? (Bakınız Şekil 16.5).
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Griffith, kendi deneyinde transformasyonun meydana gelmesini beklemedi. O, hangi sonuçları bekliyordu? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

*J.D. Watson and F. H. C. Crick, Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acids, *Nature* 171:737-738 (1953).

KAVRAM **16.2**

Birçok protein, DNA replikasyonunda ve tamirinde birlikte çalışır

Yapı ve fonksiyon arasındaki ilişki, ikili sarmal yapısında açıkça görülmektedir. DNA'da özgül azotlu baz eşleşmelerinin olduğu fikri, Watson ve Crick'in doğru olan ikili sarmal yapıya ulaşmalarında ilham kaynağı olmuştur. Onlar, aynı zamanda, baz eşleşme kurallarının işlevsel önemini görmüşlerdir. Onlar, bu klasik makalelerini aşağıdaki esprili ifadeyle sonlandırmıştır: "Özgül baz eşleşmelerinin, bizi, doğrudan kalıtsal maddenin olası kopyalanma mekanizmasına götürdüğü gözümüzden kaçmadı". Bu kısımda, DNA replikasyonunun temel ilkelerini ve bu işlemin bazı önemli ayrıntılarını öğreneceksiniz.

Temel İlke: Bir Kalıp Zincire Karşı Bazların Çift Oluşturması

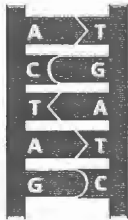
Watson ve Crick, ikinci bir makalede DNA replikasyonunun nasıl olduğuna ilişkin hipotezlerini açıkladılar:

> Deoksiribonükleik asit ile ilgili şu anki modelimiz, her biri diğerinin komplementeri olan bir çift kalıptır. Biz, duplikasyondan önce, hidrojen bağlarının kırıldığını ve iki zincirin çözülerek birbirinden ayrıldığını tahmin ediyoruz. Her zincir, daha sonra, yeni eş zincirin yapımında kalıp olarak iş görür. Böylece, sonuçta, daha önce sadece bir çift zincir mevcutken şimdi iki çift zincire sahip olacağız. Dahası, baz çiftlerinin oluşturduğu dizi, tamı tamına kopyalanmış olacaktır.*

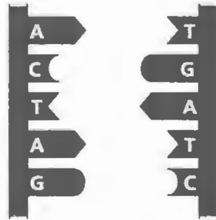
*F. H. C. Crick and J. D. Watson, The complementary structure of deoxyribonucleic acid, *Proceedings of the Royal Society of London* A 223:80 (1954).

Şekil 16.9, Watson ve Crick'in temel fikrini göstermektedir. Olayın aşamalarının daha kolay anlaşılabilmesi için, biz ikili sarmalın sadece kısa bir bölümünü bükülmemiş olarak gösteriyoruz. Şekil 16.9a'daki iki DNA zincirinden birini kapatırsanız, kapatılmayan zinciri dikkate alarak ve baz eşleşme kurallarını uygulayarak bu zincirin doğrusal baz dizilimini belirleyebileceğinize dikkat ediniz. Bu iki zincir birbirinin tamamlayıcısıdır; her biri, diğerinin yapımı için gerekli bilgiyi bulundurur. Bir hücre, DNA molekülünü kopyaladığında her bir zincir yeni tamamlayıcı zincirdeki nükleotidlerin diziliminde bir kalıp gibi iş görür. Baz eşleşmesi kurallarına göre nükleotidler birer birer kalıp zincir boyunca dizilirler; ve yeni zinciri oluşturmak üzere birbirine bağlanırlar. Bu işlemin başlangıcında bir adet çift zincirli DNA molekülü bulunurken sonuçta her biri "ana" molekülün tamamıyla kopyası olan iki adet molekül mevcuttur. Kopyalama mekanizması, bir fotoğraf negatifinin pozitif görüntü elde etmede ve bir pozitif görüntünün de tekrar yeni bir negatif elde etmede ve benzer şekildeki tekrar uygulamalarda kullanılışına benzerdir.

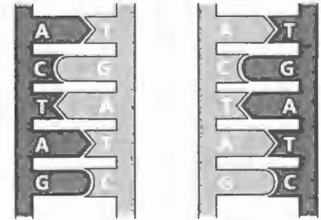
DNA replikasyonunun bu modeli, DNA yapısının yayınlanmasını izleyen birkaç yıl boyunca test edilmeden kaldı. Gerekli deneyleri tasarlamak basitti; ancak, deneyleri yapmak zordu. Watson ve Crick'in modeli, ikili sarmal replikasyon geçirdiği zaman, üretilen iki kardeş molekülün her birinin, ana molekülden eski bir zincire ve yeni yapılmış bir zincire sahip olacağını öngörmektedir. Bu **yarı-korunmalı model (semikonservatif model),** iki ana zincirin bir şekilde replikasyon işleminden tamamıyla korunarak çıktığını (yani, ana molekül korunuyor) ifade eden korunmalı replikasyon modelinden ayrılabilmektedir. Dispersif model adı verilen üçüncü bir modelde, replikasyon sonucunda oluşmuş DNA zincirlerinin dördü de eski ve yeni DNA'nın karışımına



(a) Ana molekül, iki adet komplementer DNA zinciri bulundurur. Her bir baz, özgül eşiyle hidrojen bağları sayesinde çift oluşturmuştur: A ile T ve G ile C.



(b) Replikasyonun ilk aşaması, iki DNA zincirinin ayrılmasıdır. Her bir ana zincir, şimdi, yeni bir tamamlayıcı zincir boyunca nükleotidlerin dizilimini belirleyen, bir kalıp olarak iş görür.

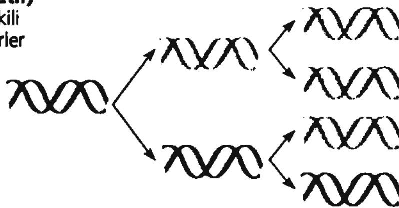


(c) Komplementer nükleotidler, yeni zincirin şeker-fosfat iskeletini oluşturmak üzere birbirine bağlanır. Her bir "yavru" DNA molekülü, bir adet ana zincir (koyu mavi) ve bir adet de yeni zincir (açık mavi) içermektedir.

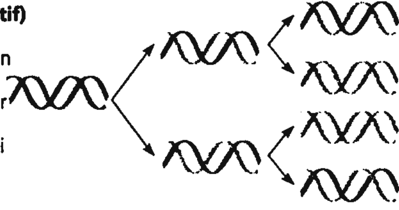
▲ **Şekil 16.9 DNA replikasyonu için bir model: temel görüş.** Şekilde, kısa bir DNA parçası, merdivene benzer bir yapıda olup sarmal yapılmayarak sadeleştirilmiştir. Merdivenin rayları, iki DNA zincirinin şeker-fosfat iskeletlerini; basamaklar ise azotlu baz çiftlerini göstermektedir. Dört farklı baz, basit şekillerle sembolize edilmiştir. Koyu mavi, atasal molekülde orijinal olarak bulunan DNA zincirini; açık mavi ise yeni sentezlenen DNA'yı ifade etmektedir.

	Ana hücre	Birinci replikasyon	İkinci replikasyon

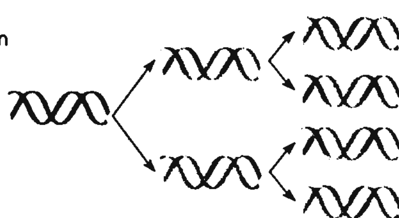
(a) Saklı (konservatif) model. Atasal ikili zincir, yeni zincirler için kalıp olarak işlev gördükten sonra tekrar bir araya gelir; böylece atasal ikili sarmal tekrar oluşur.



(b) Yarı saklı (semikonservatif) model. Atasal molekülün iki zinciri birbirinden ayrılır ve her biri tamamlayıcı yeni bir zincir sentezi için kalıp olarak görev yapar.



(c) Dispersif model. Üretilen her iki molekülün her bir zinciri, eski ve yeni sentezlenen DNA'nın bir karışımını içerir



▲ **Şekil 16.10 DNA replikasyonun birbirine alternatif üç modeli.** Burada, ikili sarmalın her bir kısa segmenti, bir hücre içerisindeki DNA'yı ifade etmektedir. Bir ana hücre ile başlayarak iki kuşak hücredeki DNA'yı – iki kez DNA replikasyonu- izliyoruz. Yeni sentezlenen DNA açık mavi ile gösterilmiştir.

sahipti. Bu üç model, **Şekil 16.10**'da gösterilmiştir. Korunmalı ya da dispersif DNA replikasyonu için mekanizmaları tasarlamak kolay olmamasına karşın, bu modeller devre dışı bırakılıncaya kadar olasılıklarını korumuşlardır. Matthew Meselson ve Franklin Stahl, 1950'lerin sonlarına doğru iki yıllık öncül bir çalışmanın ardından, bu modeller arasındaki ayırımı yapan zekice bir deney tasarladı; bu deney, **Şekil 16.11**'de ayrıntılı olarak tanımlanmıştır. Onların deneyi, Watson ve Crick tarafından öngörülmüş olan DNA'nın yarı saklı (semikonservatif) modelini destekledi; ve biyologlar arasında, mükemmel olarak tasarlanmış bir deney dizaynının klasik örneği olduğu yaygın olarak kabul edilir.

DNA replikasyonunun temel prensibi oldukça basittir. Bununla birlikte gerçek işlem, şimdi göreceğimiz gibi, karmaşık biyokimyasal egzersizleri içerir.

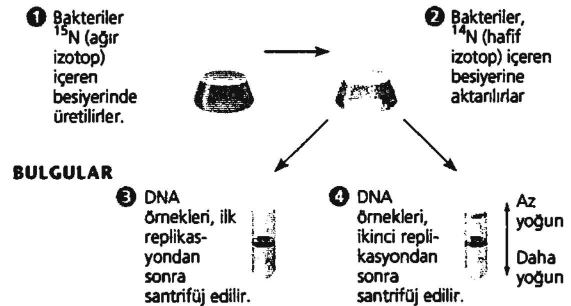
DNA Replikasyonu: *Yakından Bakış*

E. coli bakterisi, yaklaşık olarak 4.6 milyon nükleotid çiftinden oluşmuş tek bir kromozoma sahiptir. Bir *E. coli* hücresi, elverişli ortamlarda, bir saatten daha kısa bir süre içerisinde

▼ **Şekil 16.11** **SORGULAMA**

DNA replikasyonu, saklı (konservatif), yarı saklı (semikonservatif) ya da dispersif modellerden hangisini takip eder?

DENEY Kaliforniya Teknoloji Enstitüsünden Matthew. Meselson ve Franklin Stahl, *E. coli* bakterilerini, azotun ağır izotopu (^{15}N) ile etiketlenmiş olan nükleotid öncüllerini içeren besiyerinde birçok kuşak boyunca üretmiştir. Araştırmacılar, daha sonra, bu bakterileri azotun sadece hafif izotopu olan ^{14}N'ün bulunduğu bir besiyerine aktarmıştır. Bir defa DNA replikasyonu gerçekleştikten sonra, bir örnek alınmıştır; DNA tekrar replikasyon geçirdikten sonra başka bir örnek alınmıştır. Onlar, bu örneklerdeki bakterilerden DNA'yı çıkardıktan sonra her DNA örneğini santrifüj ederek farklı yoğunluklardaki DNA'ları birbirinden ayırt etmiştir.



SONUÇ Meselson ve Stahl, Şekil 16.10'da aşağıdaki gibi gösterilmiş olan üç modelin her birinin öngördükleriyle kendi bulgularını karşılaştırdı. ^{14}N'lü besiyerindeki birinci replikasyon bir hibrit (^{15}N -^{14}N) DNA bandı vermiştir. Bu sonuç, saklı (konservatif) modeli devre dışı bırakmıştır. İkinci replikasyon ise hem hafif hem de hibrit DNA bandı vermiştir; bu sonuç ise dispersif modeli devre dışı bırakmış, yarı saklı modeli desteklemiştir. Böylece onlar, DNA replikasyonunun yarı saklı olduğu sonucuna varmıştır.

Öngörü:	Birinci replikasyon	İkinci replikasyon
Saklı model		
Yarı saklı model		
Dispersif model		

KAYNAK M. Meselson and F. W. Stahl The replication of DNA in *Escherichia coli*, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 44: 671-682 (1958).

EYLEMDE SORGULAMA *Eylemde Sorgulama: Bilimsel Makalelerin Yorumlanması* başlığı altındaki orijinal makaleleri okuyun ve analiz ediniz.

TemelBiyoloji başlığı altındaki, konuyla ilgili Deneysel Sorgulamayla Öğrenme kısmına bakınız

EĞER ÖYLE İSE? Eğer Meselson ve Stahl, örnek almadan önce, bakterileri ilk olarak ^{14}N içeren besiyerinde üretseydi ve sonra ^{15}N içeren besiyerine aktarsaydı sonuçlar nasıl olacaktı?

bu DNA'nın tamamını kopyalayabilir ve kalıtsal olarak birbirinin aynı olan iki hücre oluşturmak üzere bölünür. *Sizin* hücrelerinizin her birinin çekirdeğinde 46 adet DNA molekülü bulunur; yani her kromozom için bir tane uzun ikili sarmal molekül vardır. Toplam olarak hücredeki tüm DNA, yaklaşık olarak 6 milyar baz çiftine karşılık gelmektedir; ya da bir hücrede, bakteri hücresinde bulunan DNA'nın bin katından daha fazla DNA bulunmaktadır. Eğer bazları (A, G, C ve T) şu an okuduğunuz büyüklükteki harflerle ifade edip basacak olursak tek bir diploid insan hücresindeki 6 milyar nükleotid çifti, bu tekst kalınlığında yaklaşık 1200 kitabı dolduracaktır. Sizin hücrelerinizden bir tanesinin bu DNA'nın tümünü kopyalaması sadece birkaç saat alır. Müthiş büyüklüğe sahip olan bu kalıtsal bilginin replikasyonu sadece birkaç hatayla gerçekleştirilir —10 milyar nükleotidde bir hata. DNA'nın kopyalanması, hız ve hatasızlık yönünden dikkate değerdir.

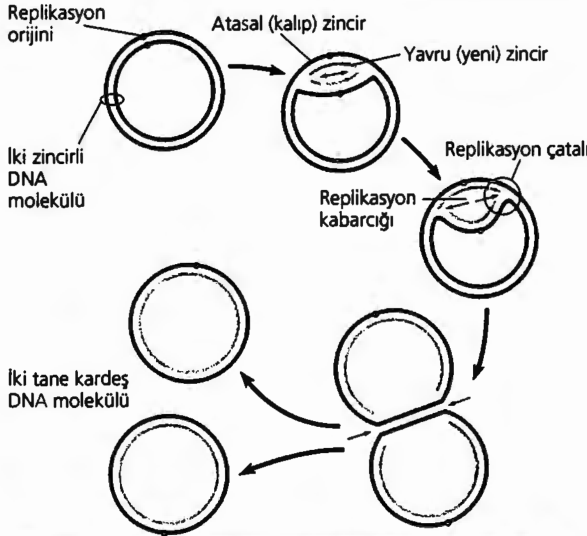
Bir düzineden daha fazla sayıda enzim ve diğer protein, DNA replikasyonuna katılır. Bu "replikasyon makinesinin" nasıl çalıştığı konusu, ökaryotlardakine göre bakterilerde (*E. coli* gibi) çok daha iyi bilinmektedir; ve biz, aksi belirtilmediği sürece, *E. coli* için bu işlemin temel adımlarını tanımlayacağız.

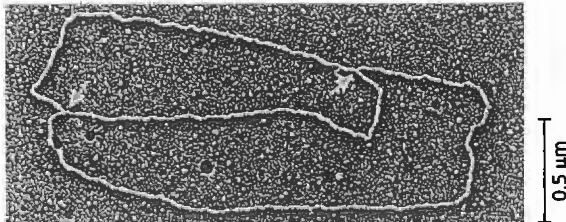
Başlama

Bir DNA molekülünün replikasyonu, **replikasyon orijinleri** denen özel bölgelerde başlar; replikasyon orijinleri, DNA'nın özel nükleotid dizilimine sahip olan kısa parçalarıdır. Birçok diğer bakteri kromozomu gibi *E. coli* kromozomu, çemberseldir ve tek bir orijine sahiptir. DNA replikasyonunu başlatan proteinler, bu diziyi tanır, iki zinciri birbirinden ayırır ve replikasyon "kabarcığını" açarak DNA'ya tutunur. DNA'nın replikasyonu, ondan sonra, tüm molekül kopyalanıncaya kadar, her iki yönde ilerler (**Şekil 16.12a**). Bakteri kromozomunun aksine ökaryot kromozomu, yüzlerce hatta binlerce replikasyon orijini içerebilir. Çok sayıda replikas-

▼ **Şekil 16.12 *E. coli* ve ökaryotlarda replikasyon orijinleri.** Kırmızı ok, replikasyon çatallarının hareketine; ve böylece bir kabarcık içerisindeki DNA replikasyonunu tüm yönlerine işaret etmektedir.

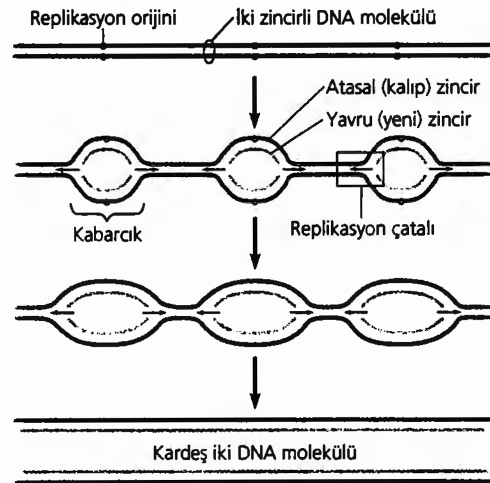
(a) Bir *E. coli* hücresinde replikasyon orijini

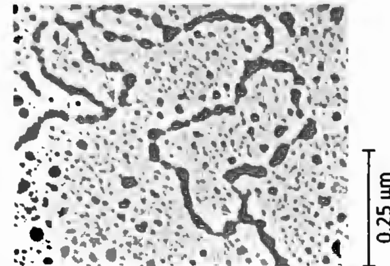




E. coli ve diğer birçok bakterinin çembersel kromozomunda, sadece bir tane replikasyon orijini vardır. Atasal zincirler, orijinde birbirinden ayrılır ve iki çatallı bir replikasyon kabarcığı oluşturur. Replikasyon her iki yönde ilerler ve bu işlem, replikasyon çatalları diğer tarafta birbiriyle karşılaşıncaya kadar devam eder, sonuçta iki yeni DNA molekülü oluşur. Bu TEM, replikasyon kabarcıklı bir bakteri kromozomunu göstermektedir. Yeni ve eski zincirler, TEM'de ayrı ayrı olarak görülemez.

(b) Bir ökaryotik hücrede replikasyon orijini





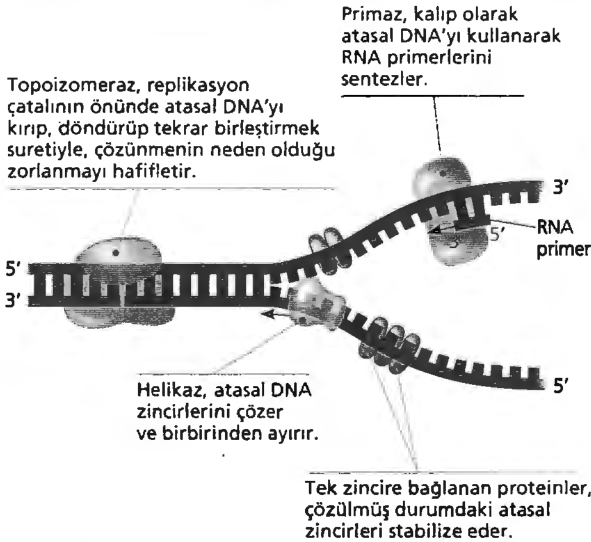
Ökaryotların her bir doğrusal kromozomundaki DNA replikasyonu, bu dev DNA molekülü boyunca birçok yerde replikasyon kabarcıkları oluştuğu zaman başlar. Replikasyon her iki yönde de ilerledikçe kabarcıklar genişler. Sonunda, kabarcıklar birleşir ve kardeş zincirlerin sentezi tamamlanır. Bu TEM, Çin hamsterinin kültürü yapılmış hücrelerinin DNA'sındaki üç adet replikasyon kabarcığını göstermektedir.

ÇİZİNİZ *(b)'de yer alan TEM'deki üçüncü kabarcığa oklar ilave ediniz.*

yon kabarcığı oluşur ve bunlar sonunda birbiriyle birleşerek böylece, çok uzun olan DNA moleküllerinin kopyalanması hızlı bir şekilde gerçekleşir (**Şekil 16.12b**). Bakterilerde olduğu gibi ökaryotlardaki DNA replikasyonu, her replikasyon orijininden her iki yöne doğru da ilerler.

Replikasyon kabarcığının her bir ucunda, **replikasyon çatalı** yer alır; Y-şeklinde bir bölge olan replikasyon çatalında, ana zincirlerin DNA'sı çözülmüş durumdadır. Çözülme işlemine, birkaç çeşit protein iş görür (**Şekil 16.13**). **Helikazlar**, replikasyon çatallarında ikili sarmalı tersine döndürerek iki atasal zinciri birbirinden ayıran ve onları kalıp zincir olarak kullanılabilir hale getiren enzimlerdir. Atasal zincirler birbirinden ayrıldıktan sonra, **Tek zincire bağlanan proteinler,** eşleşmemiş DNA zincirlerine bağlanarak onları birbirinden ayrı olarak kalmasını sağlar. İkili sarmalın çözülmüş durumda olması, daha sıkı bükülmelere neden olur ve replikasyon çatalının ilerlemesi için zorlar. **Topoizomeraz**, DNA zincirlerini kırıp, döndürüp tekrar birleştirmek suretiyle bu zorlanmaların hafifletilmesine yardım eder.

Ana DNA zincirlerinin çözülmüş kısımları, artık, yeni komplementer DNA zincirlerinin sentezi için kalıp olarak hizmet etmeye hazırdır. Bununla birlikte, DNA sentezleyen enzimler, bir polinükleotidin sentezini *başlatamaz*; onlar, sadece, kalıp zincirle baz-eşleşmesi yapmış olan mevcut bir zincirin ucuna nükleotidleri ekleyebilir. DNA sentezi sırasında üretilen başlangıç nükleotid zinciri, gerçekte DNA değil kısa bir RNA zinciridir. Bu RNA zincirine **primer** adı verilir ve **primaz** enzimi tarafından sentezlenir (bakınız Şekil 16.13). Primaz, ana DNA zincirini kalıp olarak kullanarak her defasında bir tane RNA nükleotidi eklemek suretiyle tek bir RNA



▲ **Şekil 16.13 DNA replikasyonunun başlamasında bazı proteinler iş görür.** Aynı proteinler, bir replikasyon kabarcığındaki her iki replikasyon çatalında işlev yapar. Basitlik sağlasın diye, sadece soldaki çatal gösterilmiştir; ve DNA bazları, proteinler karşısında gerçektekinden daha büyük çizilmiştir.

nükleotidinden bir komplementer RNA zinciri oluşumunu başlatır. Tamamlanmış primer, genellikle, 5-10 nükleotid uzunluktadır ve böylece kalıp zincir ile baz eşleşmesi yapar. Yeni DNA zinciri, RNA primerinin 3' ucundan başlayacaktır.

Yeni Bir DNA Zincirinin Sentezlenmesi

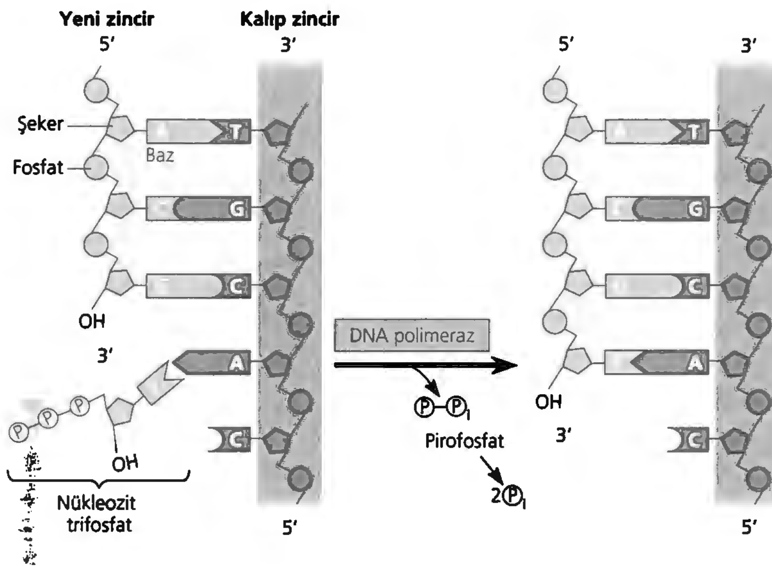
DNA polimeraz adı verilen enzimler, daha önceden mevcut olan zincire nükleotidleri eklemek suretiyle yeni DNA'nın sentezini katalizler. *E. coli*'de birbirinden farklı birkaç çeşit DNA polimeraz vardır; fakat DNA replikasyonunda iki tanesinin büyük rol oynadığı görülmektedir: DNA polimeraz III ve DNA polimeraz I. Ökaryotlardaki durum daha da karmaşıktır, şimdiye kadar en azından 11 farklı DNA polimeraz keşfedilmiştir; ancak, genel prensipler aynıdır.

Çoğu DNA polimeraz, bir primere ve boylu boyunca komplementer DNA nükleotidlerinin sıralandığı bir tane DNA kalıp zincirine gereksinim duyar. *E. coli*'de DNA polimeraz III (DNA pol III olarak kısaltılır), bir DNA nükleotidi RNA primere ekler ve ondan sonra ana DNA kalıp zincir esas alınarak, DNA nükleotidleri komplementer olacak şekilde yeni DNA zincirinin büyüyen ucuna eklemeye devam eder. Uzama hızı, bakterilerde, yaklaşık olarak saniyede 500 nükleotid ve insan hücrelerinde 50 nükleotiddir

Büyüyen DNA zincirine eklenen her nükleotid, bir nükleozit trifosfattan, yani üç fosfat grubuna sahip nükleozitten, (bir şeker ve bir baz) gelir. Böyle bir molekülle -ATP- (adenozin trifosfat; bakınız Şekil 8.8) zaten karşılaşmıştınız. Enerji metabolizmasının ATP'si ile dATP arasındaki yegane farklılık, DNA'ya adenin nükleotid sağlayan nükleozit trifosfatın şeker elemanıdır; DNA'nın yapı taşındaki şeker deoksiribozdur, ATP'deki ise ribozdur. ATP gibi, DNA sentezinde kullanılan nükleozit trifosfatlar da kimyasal olarak reaktiftir; çünkü onların trifosfat uçları, kararlı olmayan negatif yük kümesine sahiptir. Her monomer, bir DNA zincirinin büyüyen ucuyla birleştiğinde, iki fosfat grubu bir pirofosfat molekülü (Ⓟ-Ⓟ$_i$) olarak kaybedilir. Pirofosfatın, daha sonra, iki molekül inorganik fosfata (Ⓟ$_i$) hidrolizi, ekzergonik bir reaksiyon olup polimerizasyon reaksiyonunun yürütülmesini yardım eder (**Şekil 16.14**).

Antiparalel Uzama

Daha önce not ettiğimiz gibi, bir DNA zincirinin iki ucu farklıdır; bu, her zincire tek yönlü bir sokak gibi yönlülük kazandırır (bakınız Şekil 16.5). Ayrıca, ikili sarmaldaki DNA'nın iki zinciri antiparaleldir; yani onlar, ikiye bölünmüş bir otobandaki geliş-gidiş yolları gibi birbirine zıt yönlerde olacak şekilde konumlanmıştır (bakınız Şekil 16.14). Şüphesiz, DNA replikasyonu sırasında oluşmuş iki yeni zincir de kendi kalıp zincirlerine antiparalel olmak zorundadır.



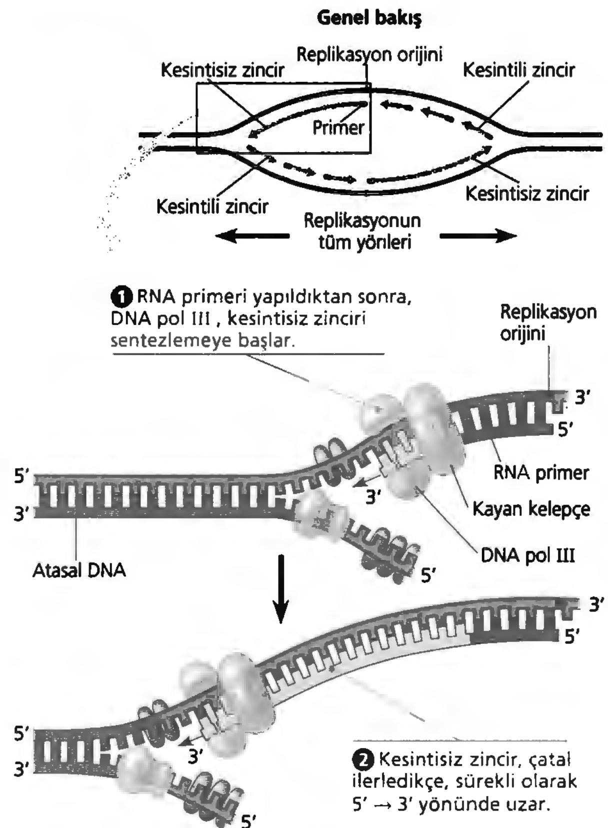
◀ **Şekil 16.14 DNA zincirine bir nükleotidin katılması.** DNA polimeraz, bir nükleozit trifosfatın büyüyen DNA zincirinin 3′ ucuna eklenmesini katalizler; bu işlem sırasında iki tane fosfat salınır.

? *Her bir DNA zinciri, yönlülüğe sahiptir dediğimiz zaman ne demek istediğimizi açıklamak için bu diyagramı kullanınız.*

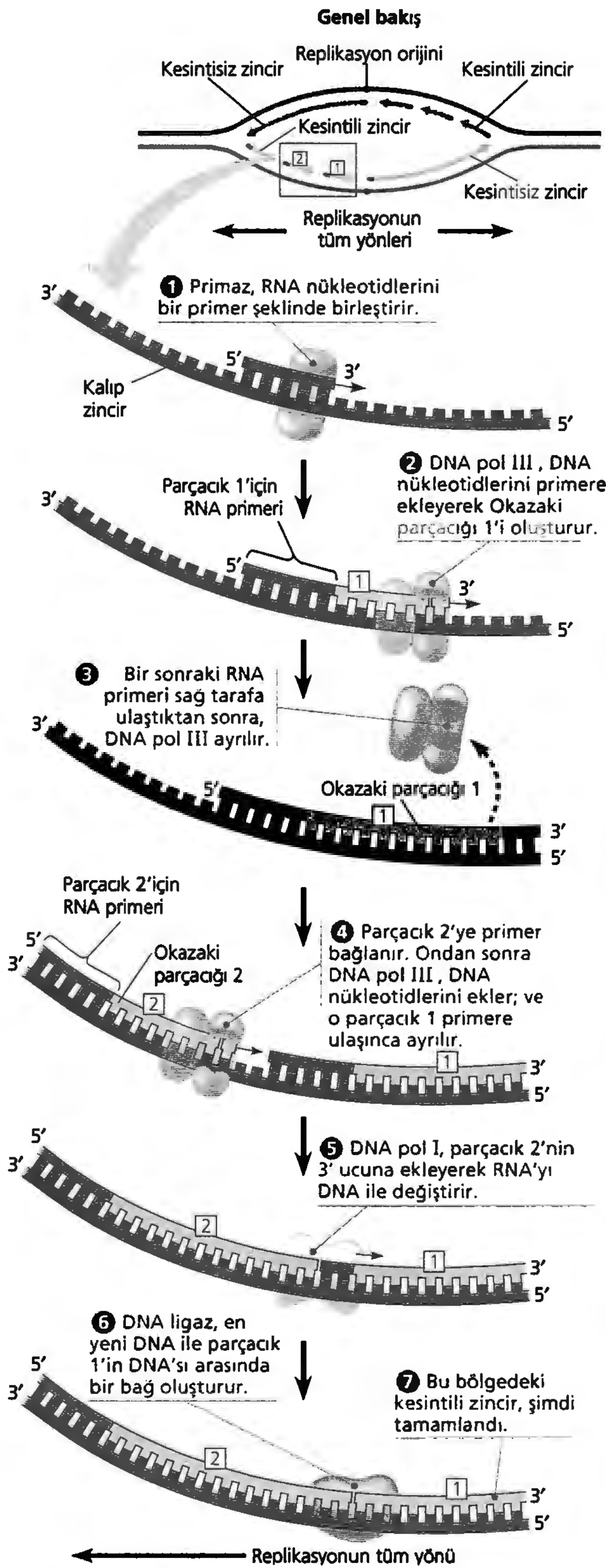
İkili sarmalın antiparalel düzenlenmesi, replikasyonu nasıl etkilemektedir? DNA polimeraz enzimleri, yapılarından dolayı, sadece bir primerin ya da uzayan DNA zincirinin sadece 3′-serbest ucuna nükleotid ekleyebilir; 5′-ucuna asla ekleme yapamaz (bakınız Şekil 16.14). Böylece yeni DNA zinciri, sadece 5′→3′ yönünde uzayabilir. Bunu akılda tutarak, kabarcıktaki iki replikasyon çatalından bir tanesini inceleyelim (**Şekil 16.15**). DNA polimeraz III, bir kalıp zincir boyunca, yeni DNA zincirini zorunlu ve devamlı olarak 5′→3′ yönünde uzatmak suretiyle tamamlayıcı (komplementer) DNA zincirini sentezleyebilir. DNA pol III, kalıp zincir üzerinde replikasyon çatalında kalır ve çatal ilerledikçe yeni tamamlayıcı zincire sürekli olarak nükleotid ekler. Bu mekanizma ile sentezlenen DNA zincirine, **kesintisiz zincir (leading strand)** adı verilir. DNA pol III için kesintisiz zinciri sentezlemede sadece bir tane primer gereklidir (bakınız Şekil 16.15).

DNA'nın diğer yeni zincirini zorunlu olan 5′→3′ yönünde uzatmak için, DNA pol III'ün diğer kalıp zincir boyunca replikasyon çatalından *uzaklaşacak* yönde çalışması gerekir. Bu yönde uzayan DNA zincirine ise **kesintili zincir*** **(lagging strand)** adı verilir. Sürekli olarak uzayan kesintisiz zincirin aksine, kesintili zincir, parçalardan oluşmuş bir seri olarak kesintili olarak sentezlenir. Kesintili zincirin bu parçalarına, onları keşfeden Japon bilim insanına atfen **Okazaki parçaları (Okazaki fragmentleri)** adı verilir. Bu parçalar, *E. coli*'de yaklaşık olarak 1000-2000 nükleotid uzunluğunda ve ökaryotlarda 100-200 nükleotid uzunluğundadır.

*Kesintili ve kesintisiz zincirlerin sentezi eş zamanlı ve aynı hızda gerçekleşmektedir. Lagging (gecikmeli) zincirin bu şekilde isimlendirilmesinin nedeni leading (önde giden) zincirin sentezine göre birazcık gecikmesidir; kesintili zincirin her bir yeni parçası, yeterli uzunluktaki kalıp, replikasyon çatalında işleme girinceye kadar başlatılamaz.



▲ **Şekil 16.15 DNA replikasyonu süresince kesintisiz zincirin sentezi.** Bu diyagram, genel bakış kutusunda gösterilmiş olan sol taraftaki replikasyon çatalı üzerine odaklanmıştır. Bir cismi kavramış bir el gibi biçime sahip olan DNA polimeraz III (DNA pol III), yeni sentezlenmiş ikili sarmalı saran "kayan kelepçe" adı verilen bir proteinle yakından ilişkili olduğu görülmektedir. Kayan kelepçe, DNA pol III enzimini DNA kalıp zincir boyunca hareket ettirir.



▲ **Şekil 16.16 Kesintili zincirin sentezi.**

Şekil 16.16, bir çataldaki kesintili zincirin sentezindeki adımları göstermektedir. Kesintisiz zincirin sentezinde sadece bir tane primere gereksinim duyulurken, kesintili zincirdeki her bir Okazaki parçası, ayrı olarak primerlenmelidir (adım ❶ ve ❹). DNA pol III, bir Okazaki parçası oluşturduktan sonra (adım ❷ - ❹), DNA polimeraz I (DNA pol I) adı verilen başka bir DNA polimeraz, komşu primerin RNA nükleotidlerini DNA nükleotidleriyle değiştirir (adım ❺). Fakat DNA pol I, bu değiştirilmiş DNA parçasının son nükleotidini, komşu Okazaki parçasının ilk DNA nükleotidiyle birleştiremez. Başka bir enzim olan **DNA ligaz**, tüm Okazaki parçalarının şeker-fosfat iskeletlerini devamlılık gösteren DNA zincirini oluşturmak üzere birleştirerek bu işi başarır (adım ❻).

Şekil 16.17, DNA replikasyonunu özetlemektedir. İlerlemeden önce lütfen onu dikkatlice inceleyiniz.

DNA Replikasyon Kompleksi

DNA polimeraz moleküllerinin, bir DNA "demiryolu rayları" boyunca giden lokomotifleri temsil ettiklerini söylemek gelenektir –ve kullanışlıdır; fakat böyle bir model, iki önemli nedenden dolayı yanlıştır. Birincisi, DNA replikasyonunda iş gören çeşitli proteinler, gerçekte tek bir büyük kompleks ya da " DNA replikasyon makinesi" oluşturur. Birçok protein-protein etkileşimi, bu kompleksin etkinliğini kolaylaştırır. Örneğin primaz, çataldaki diğer proteinlerle etkileşerek, bir moleküler fren gibi davrandığı görülmektedir; replikasyon çatalının ilerlemesini yavaşlatarak primerlerin yerleşimini ve kesintili ve kesintisiz zincirlerdeki replikasyon hızını koordine etmektedir. İkincisi, DNA replikasyon kompleksi, DNA boyunca hareket etmeyebilir; replikasyon işlemi sırasında, kompleks boyunca daha ziyade DNA hareket edebilir. Ökaryotik hücrelerde, kompleksin çok sayıdaki kopyası belki de "fabrikalar" şeklinde gruplanmıştır ve çekirdeğin matriksine sabitlenmişlerdir; çekirdek matriksi ise çekirdeğin içerisine doğru uzanan fibrillerden oluşmuş bir iskelettir. Yakın tarihlerde yapılan çalışmalar, her biri bir kalıp zincir üzerinde olan iki DNA polimeraz molekülünün, atasal DNA'ya "bizzat bağlandığını" ve yeni sentezlenen DNA moleküllerini kompleksten iterek çıkardığını ileri süren bir modeli desteklemektedir. İlave kanıtlar, kesintili zincirin kompleks içerisinden geriye doğru kıvrılarak ilmek meydana getirdiğine işaret etmektedir (**Şekil 16.18**).

Hataları Düzeltme ve DNA Tamiri

DNA replikasyonundaki doğruluğu sadece baz eşleşme özgüllüğüne bağlayamayız. Sentezi tamamlanmış DNA molekülündeki hata oranı, sadece 10 milyar nükleotidde bir olmasına karşın yeni eklenen nükleotidler ve kalıp zincirdeki nükleotidler arasında oluşan başlangıçtaki eşleşme hataları, 100.000 kat daha yaygındır —hata oranı 100.000 nükleotidde bir şeklindedir. DNA replikasyonu sırasında, DNA polimeraz enzimi, kalıp zincirine karşılık olarak uzayan zincire bir nükleotid eklenir eklenmez bu eklemenin doğruluğunu kendi kendine kontrol eder. Herhangi bir yanlış eşleşen nükleotid tespit edildiğinde, polimeraz enzimi nükleotid, çıkarır ve sonra sentezi tekrarlar. (Bu olay, yanlış bir harfin "silme" tuşu ile silinmesi ve daha sonra yerine doğru harfin yazılması işlemine benzer).

Genel bakış

Replikasyon orijini

Kesintisiz zincir

Kesintili zincir

Kesintili zincir

Kesintisiz zincir

Replikasyonun tüm yönleri

❸ Kesintisiz zincir, DNA pol III tarafından sürekli olarak 5' → 3' yönünde sentezlenir.

❷ Tek zincire bağlanan protein molekülleri, çözünmüş kalıp zincirleri stabilize eder.

❶ Helikaz, atasal ikili sarmalı çözer.

Kesintisiz zincir

5'

3'

3'

DNA pol III

Primer

Primaz

5'

3'

Atasal DNA

❹ Primaz, beşinci Okazaki parçacığı için RNA primerinin sentezine başlar.

❺ DNA pol III , dördüncü parçacığın sentezini tamamlıyor. O, üçüncü parçacık üzerindeki RNA primerine ulaştığı zaman, ayrılır ve replikasyon çatalındaki beşinci parçacığın primerinin 3' ucuna DNA nükleotidlerini eklemeye başlar.

5'

DNA pol III

4

3'

5'

Kesintili zincir

DNA pol I

DNA ligaz

3

2

1

3'

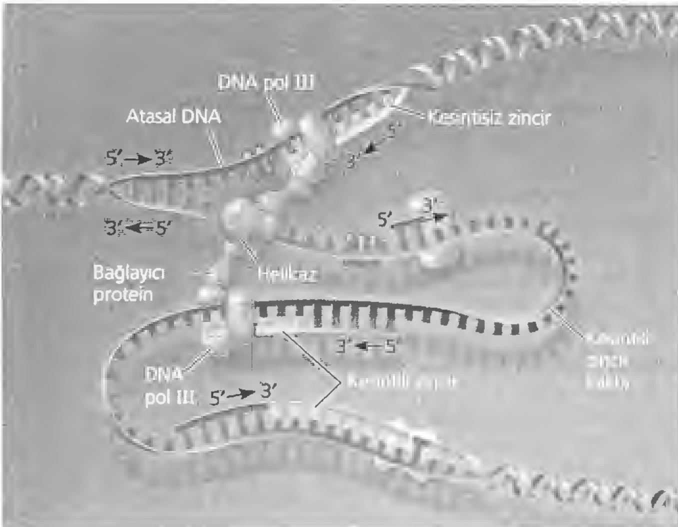
5'

▲ **Şekil 16.17 Bakteri DNA'sı replikasyonunun özeti.** Bu ayrıntılı diyagram, genel bakıştaki replikasyon kabarcığının solundaki replikasyon çatalını göstermektedir (üstte sağda). Genel bakıştaki her bir kardeş zinciri bütünüyle inceleyecek olursanız, onun yarısının kesintisiz zincir olarak sürekli olarak yapıldığını; diğer yarısının ise (orijinin diğer tarafı üzerindeki) kesintili zincir olarak parçacıklar şeklinde sentezlendiğini görebilirsiniz.

❻ DNA pol I, üçüncü parçacığın 3' ucuna birer birer DNA nükleotidlerini ekleyerek ikinci parçacığın 5' ucundan primeri kaldırır. Son RNA nükleotidinin DNA ile değiştirilmesi, serbest 3'uçlu şeker-fosfat omurgayı bırakır.

❼ DNA ligaz, ikinci parçacığın 3' ucunu birinci parçacığın 5' ucuyla birleştirir.

ÇİZİNİZ *Bu kabarcığın sağındaki çatalı gösteren benzer bir diyagram çizerek Okazaki parçacıklarını uygun şekilde numaralandırınız.*



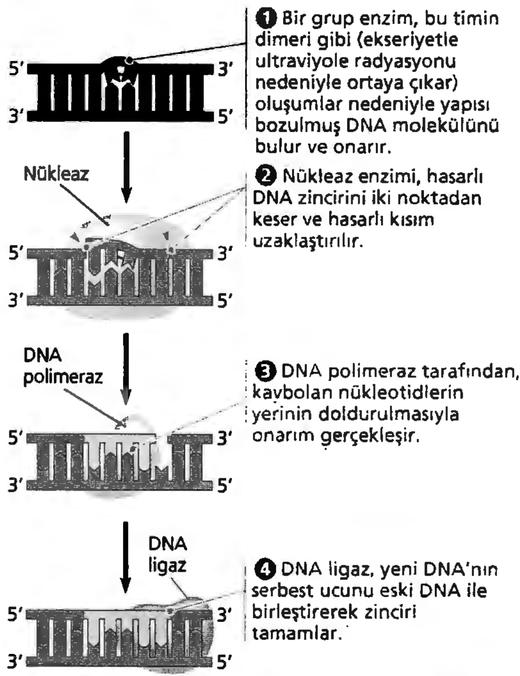
▲ **Şekil 16.18 DNA replikasyonunun günümüzdeki modeli.** İki DNA polimeraz III molekülü, her biri bir kalıp zincir üzerinde olmak üzere bir kompleks içerisinde birlikte çalışır. Kesintili zincir kalıp DNA'sı, kompleks boyunca ilmekler yapar.



BioFlix DNA replikasyonu üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

Bazen, yanlış eşleşme yapan nükleotidler DNA polimerazın hatayı okuması sırasında gözden kaçabilir. Diğer enzimler, **yanlış eşleşmenin tamirinde**, replikasyon hatalarından kaynaklanan yanlış eşleşmiş nükleotidleri kaldırır ve değiştirir. Araştırmacılar, bu proteinlerden birindeki kalıtsal bozukluğun bir tip kolon kanseri ile ilişkili olduğunu bulduklarından beri, böyle tamir enzimlerinin önemine dikkat çekmişlerdir. Görünüşte bu bozukluk, kansere neden olan hataların normalden daha hızlı olarak DNA'da birikmesine izin vermektedir.

Yanlış eşleşmiş ya da değiştirilmiş olan nükleotidler, replikasyondan sonra da ortaya çıkabilir. Gerçektende, DNA'da kodlanan kalıtsal bilginin korunması, mevcut DNA'daki çeşitli hasarların tamir edilmesine sıklıkla gereksinim duyar. DNA molekülleri, potansiyel olarak zararlı olan kimyasal ve fiziksel ajanlara devamlı olarak maruz kalır; bunlar arasında yer alan sigara dumanı ve X-ışınları gibi ajanları Bölüm 17'de tartışacağız. Buna ilave olarak, DNA bazları, normal hücresel koşullar altında, sıklıkla kendiliğinden kimyasal değişimlere uğrar. Ancak, DNA'daki bu değişiklikler, kalıcı değişiklikler *-mutasyon-* haline gelmeden genellikle düzeltilir. Her hücre, sürekli olarak kendi kalıtsal maddesini gözetir ve tamir eder. Hasar gören DNA'nın onarımı bir canlının yaşamı için oldukça önemli olduğundan birçok farklı DNA tamir enziminin ortaya çıkmış olması sürpriz değildir. Şimdiye kadar, *E. coli*'de yaklaşık 100 tane, insanda ise 130 civarında DNA tamir enzimi tanımlanmıştır.



▲ **Şekil 16.19 DNA hasarının nükleotid kesip-çıkarma yöntemi ile onarımı.**

Çoğu hücresel sistem, DNA hasarına ya da replikasyon hatasına uygun olarak gelişip gelişmediğine bakmaksızın, yanlış eşleşmiş nükleotidleri tamir etmek için DNA'nın baz eşleşme yapısının avantajını kullanan bir mekanizmayı kullanır. Pek çok durumda, hasarı içeren bir zincir parçası, DNA'yı kesen bir enzim -**nükleaz**-ile kesilip-çıkarılır; ve meydana gelen boşluk, hasar görmemiş zincir kalıp olarak kullanılarak nükleotidlerle doldurulur. Bu boşluğun doldurulmasında işlev gören enzimler, DNA polimeraz ve DNA ligazdır. Böyle bir DNA tamir sistemi, **nükleotid kesip-çıkarma tamiri** adı verilir (**Şekil 16.19**).

Deri hücrelerimizdeki DNA tamir enzimlerinin bir işlevi, güneş ışınlarındaki ultraviyolenin neden olduğu genetik hasarı tamir etmesidir. Bu hasarların bir tipi, Şekil 16.19'de görüldüğü gibi bir DNA zincirinde yan yana bulunan timin bazlarının birbirine kovalent olarak bağlanmalarıdır. Böyle *timin dimerleri*, DNA'da toka oluşumuna neden olur ve DNA replikasyonunu engeller. Bu tip bir hasarı tamir etmenin önemi, xeroderma pigmentosum adı verilen hastalıkta açıkça görülür; bu hastalığa, çoğunlukla, nükleotid kesip-çıkarma sisteminde işlev gören bir tamir enziminde görülen kalıtsal bozukluk, neden olmaktadır. Bu bozukluğa sahip kişiler, güneş ışığına karşı aşırı duyarlıdır; ultraviyole ışınlarının deri hücrelerinde neden olduğu mutasyonlar, tamir edilmeden kalır ve deri kanseriyle sonuçlanır.

Değiştirilmiş DNA Nükleotidlerinin Evrimsel Önemi

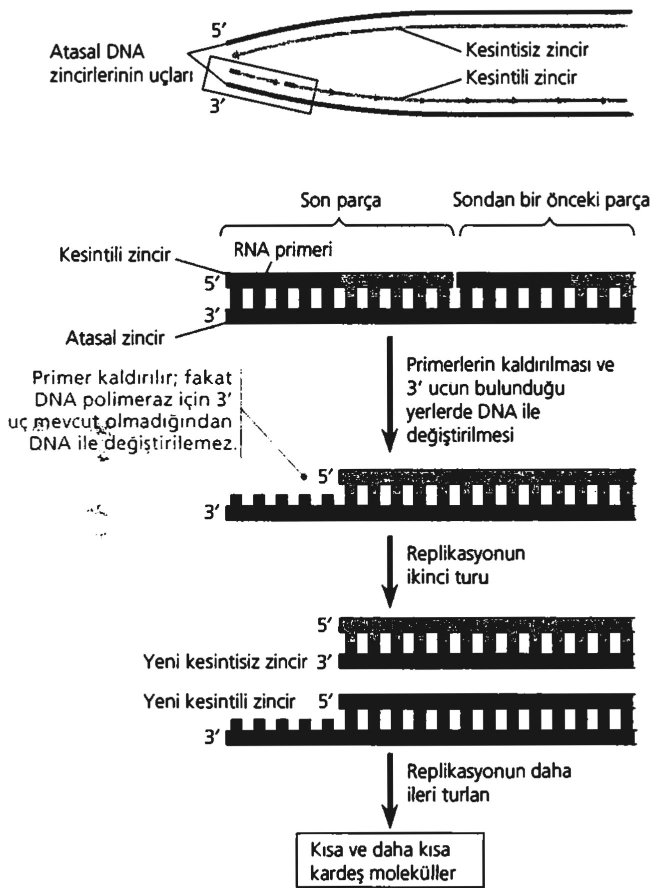
EVRİM Genomun doğru replikasyonu ve DNA hasarının tamiri, organizmanın işlevleri için ve gelecek kuşaklara tam ve doğru genomun aktarılması için önemlidir. Düzeltme ve tamirden sonra, hata oranı son derece düşüktür; fakat çok nadir hatalar atlanmış olabilir. Yanlış eşleşmiş bir nükleotid çifti replikasyon geçirdiğinde, doğru olamayan nükleotide sahip olan kardeş molekülde ve onun sonraki kopyalarındaki sekans değişikliği kalıcı olur. Bildiğiniz üzere, DNA sekansındaki kalıcı değişikliğe mutasyon adı verilir.

Bölüm 17'de öğreneceğiniz gibi, mutasyonlar, bir organizmanın fenotipini değiştirebilir. Eğer mutasyonlar germ hücrelerinde (gametleri veren hücreler) meydana gelirse, kuşaktan kuşağa geçirilebilir. Böyle değişikliklerin büyük çoğunluğu, zararlıdır; fakat çok küçük bir yüzdesi faydalı olabilir. Her iki durumda da mutasyonlar, evrimleşme sürecinde doğal seçmenin üzerinde çalıştığı varyasyonların kaynağıdır ve yeni türlerin ortaya çıkmasının nihai sorumlusudur. (Dördüncü Ünitede bu süreci daha ayrıntılı öğreneceksiniz). DNA replikasyonunun ya da tamirinin tamamen doğru olması ile düşük mutasyon oranı arasındaki denge; uzun bir zaman periyodu içerisinde, bugün dünyada görmüş olduğumuz zengin tür çeşitliliğinin oluşumuna izin vermiştir.

DNA Moleküllerinin Uçları Replikasyon Geçirir

DNA polimerazların etkileyici yeteneklerine rağmen, hücrenin DNA'sı içerisinde DNA polimerazların ne eşleyebildikleri ne de tamir edebildikleri küçük bir kısım vardır. Ökaryotik kromozomların DNA'sı gibi doğrusal (lineer) DNA için, DNA polimerazın sadece mevcut polinükleotidin sadece 3-ucuna nükleotid ekleyebilmesi, bir sorunun olacağını göstermektedir. Bilinen replikasyon makinesi, yeni oluşan kardeş DNA zincirlerinin 5´-uçlarını tamamlayamaz. Bir Okazaki parçası, kalıp zincirin en sonuna bir RNA primeri bağlanmasıyla başlatılsa bile, primer uzaklaştırıldığında, DNA ile yer değiştiremez çünkü nükleotid eklenmesi için 3' uç mevcut değildir (**Şekil 16.20**). Sonuç olarak, replikasyonun tekrarlanmasıyla gittikçe daha kısa olan düzensiz ("aşamalı") uçlu DNA molekülleri üretilir.

Prokaryotlar, herhangi bir ucu olmayan çembersel kromozoma sahip oldukları için DNA kısalması meydana gelmez. Fakat doğrusal ökaryotik kromozomların genlerini, artarda tekrarlanan DNA replikasyonları sırasında bu kısalma olayından kim koruyacak? Ökaryotik kromozomal DNA moleküllerinin, uçlarında **telomer** adı verilen özel nükleotid dizilerine sahip olduğu ortaya çıkmaktadır (**Şekil 16.21**). Telomerler gen içermez; buna karşılık bu bölgedeki DNA, tipik olarak kısa bir nükleotid dizisinin çok sayıda tekrarından oluşmuştur. Örneğin, insanların her bir telomerlerinde altı nükleotidden oluşmuş olan TTAGGG, 100 ile 1.000 arasında tekrarlanır. Telomerik DNA, bir çeşit tampon bölgesi gibi davranarak organizmanın genlerini korur. Ayrıca, telomerik DNA ile ilişkili olan özel proteinler, kardeş moleküllerin düzensiz uçlarının DNA hasarını gözleyen hücre sistemlerini harekete geçirmesini önler. (DNA molekülünün düzensiz uçları, -çoğunlukla ikili iplikçiğin kırılması sonucunda ortaya çıkan bir durumdur- bir hücre döngüsünün durdurulmasına ya da hücrenin ölmesine yol açan sinyal iletim yollarını tetikleyebilir.)



▲ **Şekil 16.20 Doğrusal DNA'nın uçlarının kısalması.** Biz, burada, replikasyonun iki turu boyunca bir DNA molekülünün bir zincirinin ucunu izlemekteyiz. İlk turdan sonra, yeni kesintili zincir, kendi kalıbından daha kısadır. İkinci turdan sonra, hem kesintili ve hem de kesintisiz zincir, orijinal atasal DNA'dan daha kısa duruma gelmiştir. Burada gösterilmemiş olmasına karşın, bu DNA moleküllerinin diğer uçları da kısalır.



▲ **Şekil 16.21 Telomerler.** Ökaryotlar, DNA'larının uç kısımlarında telomer adı verilen tekrarlanmış, şifrelenmeyen dizilere sahiptirler. Telomerler, bu fare kromozomlarında turuncuya boyanmıştır (LM).

Telomerler, DNA moleküllerinin uçlarına yakın olarak konumlanmış olan genlerin erozyonunu ertelemek suretiyle koruyuculuk sağlar. Şekil 16.20'de görüldüğü gibi, her replikasyon turu sırasında biraz daha kısalır. Tahmin edeceğimiz gibi, telomerik DNA, yaşlı bireylerin somatik hücrelerinde ve çok sayıda bölünme geçirmiş olan kültür hücrelerinde daha kısa olma eğilimindedir. Telomerlerin kısalmasının, belirli dokuların yaşlanma süreciyle ve hatta, organizmanın bir bütün olarak yaşlanmasıyla bir şekilde bağlantılı olduğu ileri sürülmüştür.

Fakat kuşaklar boyunca, hücrelerdeki genomunun bir organizmadan onun yavrusuna hemen hemen hiç kayıp olmadan aktarılması ve varlığını sürdürmesi nasıl sağlanmaktadır? Eğer germ hücrelerinin kromozomları, her hücre döngüsünde kısalacak olursa, nihayetinde bulunması zorunlu genler, onların üretecekleri gametlerde kaybolacaktır. Fakat bu olay meydana gelmez: **Telomeraz** adı verilen bir enzim, ökaryotik germ hücrelerindeki telomerlerin uzamasını katalizleyerek onların tekrar orijinal uzunluklarına getirilmesini ve DNA replikasyonu sırasında meydana gelen kısalmanın telafi edilmesini sağlar. Telomeraz, insanın çoğu vücut hücresinde aktif değildir; fakat bu enzimin germ hücrelerindeki aktivitesi, zigottaki telomerlerin maksimum uzunlukta olmasıyla sonuçlanır.

Telomerlerin normal kısalması, vücut hücrelerinin geçirebildiği bölünme sayısını sınırlayarak canlıları kanserden koruyabilir. Büyük tümörlerden elde edilen hücreler, çok sayıda hücre bölünmesi geçirmiş hücrelerden beklediğimiz gibi, çoğunlukla olağandışı kısa telomerlere sahiptirler. İlerleyen kısalma, kanser hücresinin sonunda kendi kendini yıkmasına neden olacaktır. İşin ilginç yanı, araştırmacılar, vücut hücrelerinde telomeraz aktivitesinin olduğunu bulmuşlardır; telomer uzunluğunu stabilize etme yeteneği, bu kanser hücrelerinin varlığını sürdürmesine izin verebileceği hissini vermektedir. Birçok kanser hücresinin sınırsız bölünme yeteneğine sahip olduğu görülmektedir; bu durum, kültüre alınmış hücrelerin ölümsüz soylarını meydana getirmektedir (bakınız Bölüm 12). Eğer telomeraz pek çok kanserde gerçekten önemli bir faktörse, bu enzim bize hem kanserin tanısında ve hem de kemoterapide kullanışlı bir hedef oluşturmaktadır.

Böylece bu bölüme kadar, bir DNA molekülünün yapısını ve replikasyonunu öğrenmiş bulunmaktasınız. Bir sonraki kısımda, bir adım geri atacağız ve DNA'nın, genetik bilgiyi taşıyan yapılar olan kromozomlarda nasıl paketlenmiş olduğunu inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 16.2

1. DNA replikasyonunda, komplementer baz eşleşmesi hangi rolü oynar?
2. *E. coli*'de DNA replikasyonunda işlev gören yedi proteinin fonksiyonlarını bir tablo yapmak suretiyle listeleyiniz.
3. **BAĞLANTI KUR** Hücre döngüsünün S evresi ve DNA replikasyonu arasındaki ilişki nedir? Bakınız Şekil 12.6, sayfa 231.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir hücredeki DNA pol I, işlev görmüyorsa, *kesintisiz zincirin* sentezini nasıl etkileyecektir? Şekil 16.17'deki özette, DNA pol I'in üst taraftaki kesintisiz zincir üzerinde normal olarak nerede işlev göreceğine işaret edilmiştir.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 16.3

Kromozom, proteinlerle birlikte paketlenmiş bir DNA molekülünden oluşur

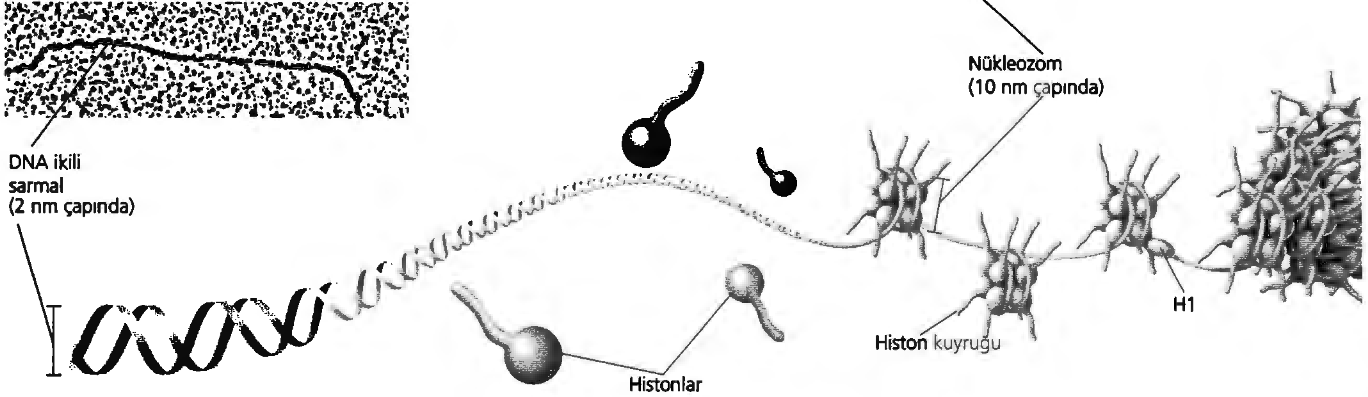
Çoğu bakterideki genomun ana elemanı, bir tane çifte zincirli çember şeklindeki DNA molekülüdür; bu molekül çok az miktarda proteinle ilişki kurmuştur. Biz bu yapıyı *bakteri kromozomu* olarak nitelendirmemize karşın, ökaryot kromozomlarından oldukça farklıdır; ökaryot kromozomu, bir tane doğrusal DNA molekülünün fazla miktarda protein ile ilişki kurmasıyla oluşmuştur. *E. coli*'deki kromozom DNA'sı, 4.400 civarında geni temsil eden yaklaşık olarak 4.6 milyon nükleotid baz çiftinden oluşmuştur. Bu değer, tipik bir virüste bulunandan 100 kat daha fazladır; fakat insanın bir vücut hücresinde bulunan DNA'nın yaklaşık olarak sadece binde biri kadardır. Yine de, böyle küçük bir kap içerisinde çok fazla miktarda DNA paketlenmektedir.

Bir *E. coli* hücresindeki DNA gerildiğinde, boyu, yaklaşık olarak bir milimetre olarak ölçülecektir; bu uzunluk, hücre-

▼ Şekil 16.22

İnceleme Bir Ökaryotik Kromozomda Kromatinin Paketlenmesi

Diyagramların ve transmisyon elektron mikroskobunda çekilmiş fotoğraflarının bu serisi, DNA'nın sarılması ve katlanmasıyla ilgili birbirini izleyen seviyeleri için günümüzdeki modeli resmetmektedir. Bu şekille gösterim olayında, tek bir DNA molekülüyle başlayıp ışık mikroskobunda görülmeye yetecek büyüklüğe sahip olan bir metafaz kromozomuna kadar gidilmiştir.



DNA, ikili sarmal

Burada DNA'nın şerit modeli görülmektedir ve bu şeritlerin her biri şeker-fosfat omurganın bir tanesini temsil etmektedir. Şekil 16.7'den hatırlayacağınız gibi, omurga boyunca yer alan fosfat grupları, her bir zincirin dış kısmı boyunca bir negatif yük oluşumuna katkı yapar. TEM, bir çıplak DNA molekülünü göstermektedir; ikili sarmal, sadece 2 nm çapa sahiptir.

Histonlar

Histon adı verilen proteinler, ökaryotik kromatinde ilk düzeyde DNA paketlenmesinden sorumludurlar. Her bir histon küçük olmasına karşın- yaklaşık olarak sadece 100 amino asit içerir- kromatindeki histonun toplam kütlesi yaklaşık olarak DNA kütlesine eşittir. Histon amino asitlerinin beşte birinden fazlası, pozitif yüklüdür (lizin ya da arjinin); onun için negatif yüklü DNA'ya sıkıca bağlanır.

Kromatinin yapısında en yaygın olarak bulunan dört çeşit histon vardır: H2A, H2B, H3 ve H4. Histonlar, ökaryotlar arasında çok fazla benzerlik gösterir; örneğin sığırdaki ve bezelyedeki H4'deki amino asitler, iki amino asit dışında birbirinin aynıdır. Histon genlerinin görünüşte evrimsel süreçte korunmuş olması, muhtemelen, DNA'nın hücre içerisinde organize olmasında histonların önemli rolünü yansıtmaktadır.

Histonların dört ana tipi, DNA'nın daha sonraki düzeylerde paketlenmesi için önemlidir. (H1 adı verilen beşinci tip histon molekülü, kromatinin daha ileri paketleme evresinde işlev görür.)

Nükleozomlar ya da "iplik üzerindeki boncuklar" (10-nm iplik)

Elektron mikrografındaki katlanmamış olan kromatin, 10-nm çapındadır (*10-nm iplik*). Böyle bir kromatin, bir iplik üzerindeki boncuklara benzerlik gösterir (bakınız TEM). Her boncuk, DNA paketlemenin temel birimi olan **nükleozomdur**; boncuklar arasındaki "iplik" kısmına, ***bağlayıcı (linker)*** DNA adı verilir.

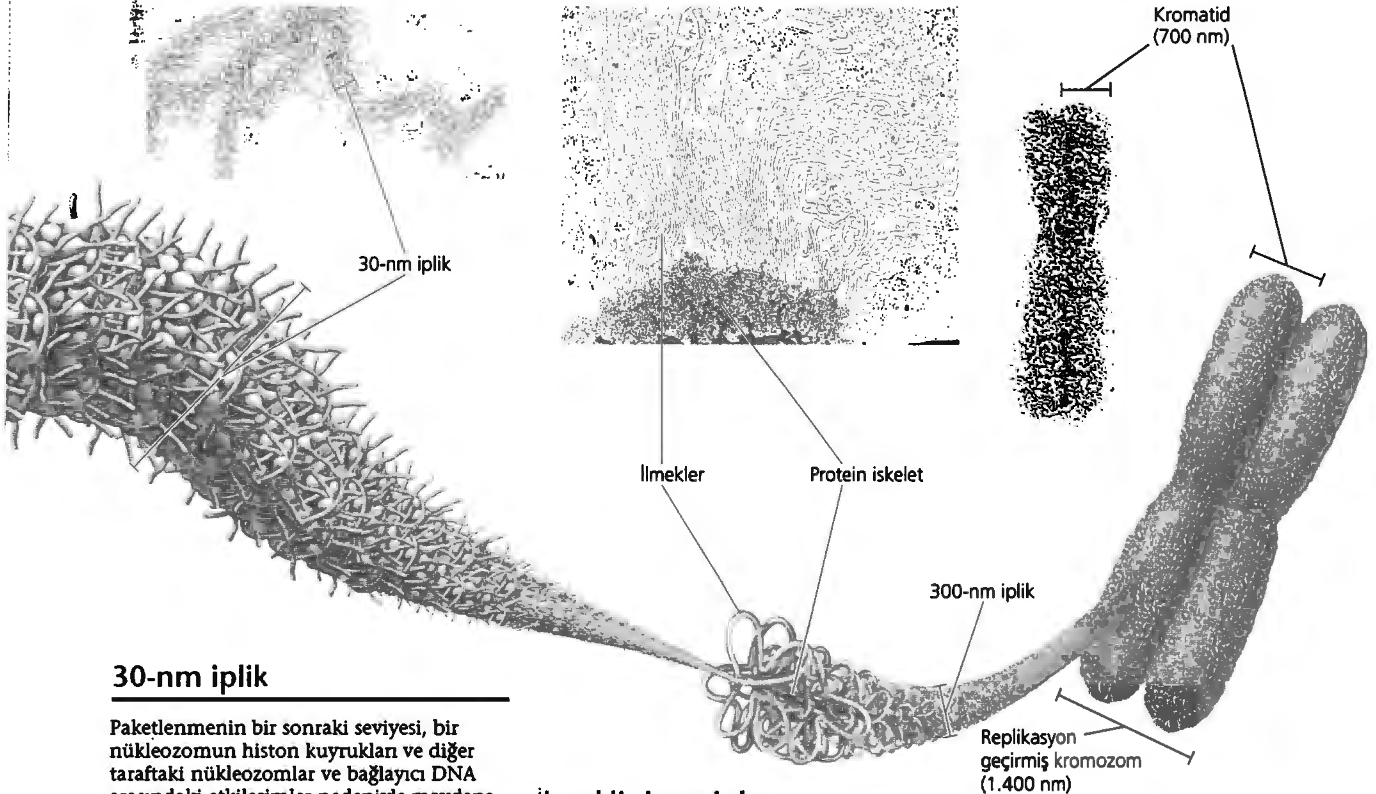
Bir nükleozom, dört temel histon çeşidinin her birinden iki molekülün yer almasıyla oluşan bir protein özün etrafına iki kez dolanmış olan DNA'dan meydana gelir. Her histonun amino ucu (N-ucu), yani ***histon kuyruğu***, nükleozomdan dışarıya doğru uzanır.

Histonlar, hücre döngüsünde, DNA replikasyonu sırasında sadece kısa bir süre DNA'dan ayrılırlar. Genellikle, onlar, hücrenin moleküler makinesi tarafından DNA'ya girişin olmasını isteyen bir başka işlem olan transkripsiyon sırasında da aynısını yapar. Bölüm 18'de, gen ifadesinin düzenlenmesinde histon kuyruklarının ve nükleozomların rolü hakkında son zamanlarda bulunmuş olan bazı bulguları tartışacağız.

nin 500 katından daha fazladır. Bununla birlikte, bakterinin içerisindeki bazı proteinler, kromozomun kıvrım yapmasına ve "süper kangal" oluşturmasına yol açarak hücrenin sadece bir kısmını dolduracak tarzda yoğun bir şekilde paketlenmesini sağlar. Bir ökaryotik hücrenin çekirdeğinden farklı olarak, bir bakterideki bu yoğun DNA bölgesine **nükleoid** adı verilir ve bir zarla çevrelenmemiştir (bakınız Şekil 6.5).

Her ökaryotik kromozom, doğrusal tek bir DNA ikili sarmalı içerir; insanda ortalama olarak 1.5×10^8 nükleotid baz çiftine sahiptir. Bu, bir kromozomun yoğunlaşmış durumdaki uzunluğuna göre çok büyük bir DNA miktarı demektir. Böyle bir DNA molekülü tamamıyla gerilecek olursa, yaklaşık 4 cm uzunluğa sahip olacak ve hücre çekirdeğinin çapından binlerce kat daha uzun olacaktır –üstelik insanın diğer 45 kromozomunun DNA'sı bu hesaplamada göz önüne alınmamıştır!

Hücredeki ökaryotik DNA, büyük miktarda protein ile çok düzenli bir şekilde birleşir. DNA ve proteinin bu kompleksine birlikte **kromatin** adı verilir; kromatin, çok ayrıntılı ve çok seviyeli paketleme sistemleri sayesinde çekirdeğin içerisine sığar. Bir kromozomda DNA paketlenmesinin birbirini izleyen düzeyleriyle ilgili halihazırdaki görüşümüz, **Şekil 16.22**'de özetlenmiştir. Okumaya devam etmeden önce bu şekli dikkatlice inceleyiniz.



30-nm iplik

Paketlenmenin bir sonraki seviyesi, bir nükleozomun histon kuyrukları ve diğer taraftaki nükleozomlar ve bağlayıcı DNA arasındaki etkileşimler nedeniyle meydana gelir. H1 adı verilen beşinci tipteki histon, bu seviyede işe karışır. Bu etkileşimler, 10-nm genişliğindeki ipliğin sarılarak ya da kıvrılarak kabaca 30 nm kalınlıkta bir kromatin ipliğin (*30-nm iplik*) meydana gelmesine neden olur. 30-nm iplik, interfaz evresindeki çekirdekte oldukça yaygın olmasına karşın, kromatinin bu formundaki nükleozomların paketlenerek düzenlenmesi, halen bir miktar tartışma konusudur.

İlmekli domainler (300-nm iplik)

30-nm iplik ise, *ilmekli domain* adı verilen ve proteinlerden yapılmış olan kromozom iskeletine bağlanan ilmekler oluşturur; böylece *300-nm iplik* meydana gelir. Bu iskelet, bir tip topoizomeraz bakımından zengindir ve aynı zamanda H1 molekülleri de mevcuttur.

Metafaz kromozomu

Mitotik kromozomdaki ilmekli domainlerin kendileri de henüz tam anlamıyla anlaşılmamış bir şekilde sarmal ve kıvrım oluşturarak yukarıdaki mikrografta görüldüğü gibi karakteristik metafaz kromozomunu meydana getirmek üzere tüm kromatini daha da sıkı hale getirir. Bir kromatinin genişliği 700 nm kadardır. Belirli genlerin, her zaman, metafaz kromozomlarındaki aynı yerleşim yerlerinde sonlanmış olması, paketlenme basamaklarının çok özgün ve kesin olduğuna işaret etmektedir.

Kromatin, paketlenme derecesi bakımından hücre döngüsü süreci boyunca çarpıcı değişiklikler geçirir (bakınız Şekil 12. 7). Işık mikroskobunda incelenmek üzere boyanmış olan interfaz hücrelerindeki kromatinin, ekseriyetle, çekirdek içerisinde yayılmış bir kütle olarak görülmesi, kromatinin oldukça genişlemiş olduğuna işaret etmektedir. Bir hücre mitoza hazırlandığında, onun kromatini sarmal (kangal) yapar, kıvrılır (yoğunlaşır) ve sonunda belirli sayıdaki kısa ve kalın metafaz kromozomu şekillenir; bu kromozomların her biri ışık mikroskobu altında birbirinden ayırt edilebilir.

İnterfaz kromatini, mitotik kromozom kromatininden genellikle çok daha az yoğunlaşmış olmasına karşın, daha yüksek düzeydeki paketleme basamaklarının birkaçını gösterir. Bir kromozomu oluşturan kromatinin bir kısmı, 10-nm iplik formunda olduğu görülmektedir; fakat kromatinin çoğu, 30-nm iplik şeklinde sıkılaştırılmış olup bazı bölgelerinde ilmekli domainler şeklinde daha da katlanmış durumdadır. Çok önceleri biyologlar, interfaz kromatininin, bir kase içerisindeki makarna gibi, çekirdek içerisinde yer alan karmakarışık bir kütle olduğunu varsaydılar; fakat durum böyle değildir. Bir interfaz kromozomu, çok belirgin bir iskeletten yoksun olmasına karşın, onun ilmekli domainlerinin, çekirdek zarfının iç tarafı üzerindeki nükleer laminaya ve belki de nükleer matriksin liflerine tutunduğu görülmektedir. Bu tutunmalar, genlerin aktif olduğu kromatin bölgelerini aktive etmeye yardım edebilir. Her kromozomun kromatini, interfaz çekirdeği içerisinde sınırlı ve özgül bir alanı işgal eder, ve farklı kromozomların kromatin iplikleri birbirlerine dolaştırılmaz (**Şekil 16.23**).

İnterfaz süresince bile, bazı hücrelerdeki kromozomların sentromerleri ve telomerleri ve hatta diğer kromozom bölgeleri, bir metafaz kromozomunda görülene benzer şekilde çok fazla yoğunlaşmış durumda bulunur. İnterfaz kromatininin bu tipi, ışık mikroskobunda düzensiz kümeler şeklinde görülür; buna **heterokromatin** adı verilir; heterokromatin, daha az kompakt ve daha geniş bir şekilde dağılmış olan **ökromatin**den ("gerçek kromatin") ayırt edilir. Heterokromatin DNA'sı sıkılığından dolayı, DNA'da şifrelenmiş olan genetik bilginin transkripsiyonunu (gen ekspresyonunda önemli bir ilk adım) gerçekleştirmeden sorumlu makine için, büyük ölçüde ulaşılamaz durumdadır. Bunun aksine, ökromatinin gevşek biçimde paketlenmiş olması, onun DNA'sını bu makine için erişilebilir kılar; onun için ökromatinde bulunan genler, transkripsiyona uğratılabilir. Kromozom, aralarında mitoz, mayoz olaylarının ve gen aktivitesinin yer aldığı çeşitli hücre süreçleri için gereksinim duyulduğunda, sıkılaştırılan, gevşetilen, değişikliğe uğratılan ve yeniden biçimlendirilen dinamik bir yapıdır. Histonların kimyasal olarak değişikliğe uğratılması, kromatinin yoğunlaşma durumunu etkiler ve aynı zamanda, Bölüm 18'de göreceğiniz gibi, gen aktivitesi üzerinde çoklu etkiye sahiptir.

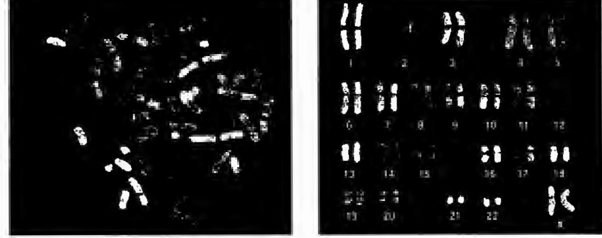
Bu bölümde, DNA moleküllerinin kromozomlarda nasıl düzenlenmiş olduğunu ve ebeveynlerin yavrulara aktardığı genlerin kopyalarını DNA replikasyonunun nasıl sağladığını öğrenmiş bulunmaktasınız. Ancak, genlerin kopyalanması ve aktarılması yeterli değildir; onların taşıdıkları bu bilgi, hücre tarafından kullanılmalıdır. Başka bir değişle, genler, aynı zamanda, "ifade edilmelidir". Gelecek bölümde, hücrenin DNA'da şifrelenmiş olan genetik bilgiyi nasıl ifade ettiğini inceleyeceğiz.

▼ Şekil 16.23

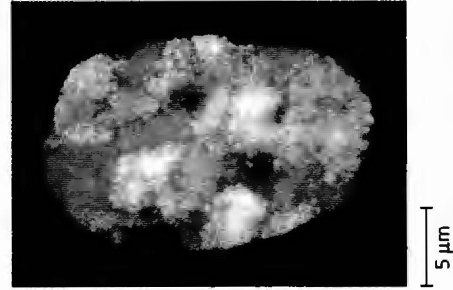
ETKİ

Kromozomları Boyama

Araştırmacılar, Bölüm 20'de öğreneceğiniz teknikleri kullanarak, insan kromozomlarını özel moleküler etiketlerle işaretlemeyi başarabilmişlerdir; böylece her bir kromozom çifti farklı renkte görülebilmektedir. Aşağıda sol tarafta, bu şekilde işlemden geçmiş olan kromozomlar dağınık bir şekilde durmaktadır, sağ tarafta ise bu kromozomlar, karyotip şeklinde düzenlenmiştir.



NEDEN ÖNEMLİ Kromozomlar arasındaki ayırımın görsel olarak yapılabilmesi, araştırmacılara kromozomların interfaz çekirdeğinde nasıl düzenlenmiş olduklarını görme olanağı vermiştir. Aşağıdaki interfaz çekirdeğinde görebileceğiniz gibi, her kromozomun interfaz süresince özel bir alanı işgal ettiği görülmektedir. Genellikle, bir çiftin iki homologu, birlikte konumlanmamıştır.



EK OKUMA M. R. Speicher and N. P. Carter, The new cytoGenetik: blurring the boundaries with molecular biology, *Nature Reviews Genetik* 6: 782-792 (2005); J. L. Marx, New methods for expanding the chromosomal paint kit, *Science* 273:430 (1996).

BAĞLANTI KUR Eğer bir insan hücresini mayozun metafaz I evresinde durdurursanız ve bu tekniği uygulayacak olursanız, neyi gözlersiniz? Bu, mitozun metafaz evresinde göreceğinizden nasıl farklı olacaktır? Bakınız Şekil 13.8 (ss. 254-255) ve Şekil 12.7 (ss. 232-233).

KAVRAM KONTROLÜ 16.3

1. Ökaryotik hücrelerde DNA paketlemenin temel birimi olan nükleozomun yapısını tanımlayınız.
2. Bir yapısal ve bir işlevsel olmak üzere hangi iki özellik, heterokromatini ökramatinden ayırt ettirir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** İnterfaz kromozomları, nükleer laminaya ve muhtemelen nükleer matrikse de bağlı olarak görünür. Bu iki yapıyı tanımlayınız. Bakınız sayfa 102; ve sayfa 103 üzerindeki Şekil 6.9.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

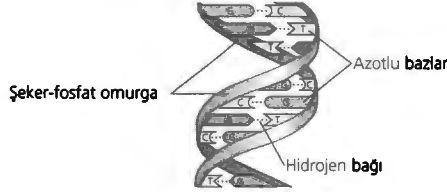
16 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 16.1

DNA kalıtsal maddedir (ss. 305-310)

- Bakterilerle ve **fajlar** ile yapılan deneyler, genetik maddenin DNA olduğuna ilişkin ilk kuvvetli delili sağlamıştır.
- Watson ve Crick, DNA'nın **ikili sarmal** yapıda olduğunu anladılar ve bir yapısal model oluşturdular. Birbirine zıt yönde paralel olan şeker-fosfat zincirleri, molekülün dış tarafının etrafını sarar; azotlu bazlar, içeriye doğru uzanır; içeride bu bazlar adenin timin ile ve guanin sitozin ile özgül çiftler oluşturmak üzere hidrojen bağlarıyla birbirine bağlanır.

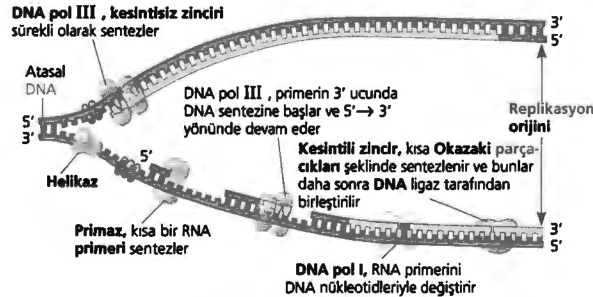


Bir ikili sarmaldaki iki DNA zincirinin birbirine zıt yönde paralel olması ne demektir? Eğer bu zincirler birbirlerine paralel olsaydı ikili sarmalın bir ucu neye benzeyecekti?

KAVRAM 16.2

Birçok protein, DNA replikasyonunda ve tamirinde birlikte çalışır (ss. 311-319)

- Meselson-Stahl deneyi, **DNA replikasyonunun yarı saklı** olduğunu gösterdi: atasal molekül çözülür ve ondan sonra her zincir, bir yeni zincirin baz eşleşme kurallarına göre sentezi için kalıp olarak hizmet eder.
- Bir **replikasyon çatalındaki** DNA replikasyonu, burada özetlenmiştir:



- DNA polimerazlar, yanlış nükleotidleri değiştirmek suretiyle yeni DNA'yı düzeltir. Enzimler, **yanlış eşleşmelerin onarımında**, mevcut hataları düzeltir. Nükleotid kesip-çıkarma tamirindeki genel işlem, nükleazların hasar görmüş DNA dizisini kesip-çıkarması ve normali ile değiştirmesidir.
- Ökaryotik kromozom DNA'sının uçları, her bir replikasyon turunda gitgide kısalır. Doğrusal DNA moleküllerinin uçlarındaki tekrarlanmış diziler olan **telomerlerin** varlığı, genlerin erozyonunu erteler. **Telomerazlar,** germ hücrelerindeki telomerlerin uzamasını katalizler.

Kesintisiz ve kesintili zincirlerdeki DNA replikasyonunu hem benzerlikler ve hem de farklılıklar açısından karşılaştırınız.

KAVRAM 16.3

Kromozom, proteinlerle birlikte paketlenmiş bir DNA molekülünden oluşur(ss. 320-322)

- Bakteri kromozomu, ekseriyetle, çember şeklinde DNA molekülü olup bazı proteinlerle birlikte hücrenin **nükleoid** yapısını yapar. Kromozomu yapan ökaryotik **kromatin,** DNA, histonlar ve diğer proteinlerden oluşur. Birbirlerine ve DNA'ya bağlanmış olan **histonlar, nükleozomları** meydana getirir; nükleozomlar, DNA paketlemenin en temel birimleridir. Histon kuyrukları, boncuk şeklindeki her bir nükleozom özden dışarıya doğru uzanır. İlave sarılmalar ve katlanmalar, sonuçta, metafaz kromozomunun çok fazla yoğunlaşmış kromatininin oluşmasına yol açar. İnterfaz evresindeki hücrelerde yer alan çoğu kromatin, daha gevşektir (**ökromatin**); fakat geri kalan bazı kısımlar çok yoğunlaşmıştır (**heterokromatin**). Heterokromatin değil fakat ökromatin, genlerin transkripsiyonu için, genellikle, erişilebilirdir.

Bir interfaz çekirdeğinde görmeyi beklediğiniz kromatin paketlenmesinin düzeylerini tanımlayınız.

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Zatürree etkeni bakteriler ve farelerle yaptığı çalışmada Griffith neyi buldu?
   a. Patojen hücrelerin protein kılıfı patojen olmayan hücreleri transforme etme yeteneğine sahipti
   b. Isıtılarak öldürülmüş patojen hücreler zatürreeye neden oldu
   c. Patojen hücrelere ait bazı kimyasal maddeler, patojen olmayan hücrelere aktarıldı ve onlara patojenlik kazandırdı
   d. Bakterilerin polisakkarit kılıfı zatürreeye neden oldu
   e. Bakteriyofajlar, bakterilere DNA enjekte etti
2. DNA moleküllerinde kesintisiz ve kesintili tipte zincirlerin sentezleri arasındaki farklılığın temeli nedir?
   a. Replikasyon orijinleri sadece 5´- ucunda bulunur
   b. Helikazlar ve tek zincire bağlanan proteinler 5´- ucunda çalışır
   c. DNA polimeraz, uzayan zincirin sadece 3´- ucuna yeni nükleotitler ekleyebilir
   d. DNA ligaz sadece 3´→5´ yönünde çalışır
   e. Polimeraz enzimi aynı anda sadece bir zincir üzerinde çalışır
3. Bir DNA örneğinde farklı baz sayıları analiz edildiğinde, aşağıdakilerden hangi sonuç baz-eşleşme kurallarına uygunluk gösterir? Yanıtınızı açıklayınız.
   a. A=G
   b. A+G=C+T
   c. A+T=G+T
   d. A=C
   e. G=T
4. DNA sentezi sırasına *kesintisiz* zincirin uzaması;
   a. replikasyon çatalından uzaklaşan bir olaydır
   b. 3´→5´ yönünde gerçekleşir
   c. Okazaki parçalarını yapar
   d. DNA polimerazın etkisine bağlıdır
   e. bir kalıp zincire gereksinim duymaz
5. Bir nükleozomdaki DNA, aşağıdakilerden hangisinin etrafına sarılmıştır?
   a. Polimeraz molekülleri.
   b. Ribozomlar.
   c. Histonlar.
   d. Bir timin dimeri
   e. Uydu DNA.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. ^{15}N'li besiyerinde üretilen *E. coli*, ^{14}N'lü besiyerine aktarılmış ve iki jenerasyon üretilmiştir(iki kez DNA replikasyonu). Bu hücrelerden elde edilen DNA santrifüj ile çöktürülmüştür. Bu deneyde beklediğiniz DNA yoğunluk dağılımı nedir? Yanıtınızı açıklayınız.
   a. Bir adet yüksek yoğunlukta ve bir adet düşük yoğunlukta bant
   b. Bir adet ara yoğunlukta bant
   c. Bir adet yüksek yoğunlukta ve bir adet ara yoğunlukta bant
   d. Bir adet düşük yoğunlukta ve bir adet ara yoğunlukta bant
   e. Bir adet düşük yoğunlukta bant
7. Bir biyokimyacı, DNA replikasyonu için gerekli çeşitli molekülleri izole eder ve saflaştırır. Ortama bir miktar DNA eklediğinde replikasyon meydana gelir; fakat, her bir DNA, birkaç yüz nükleotidlik çok sayıda DNA parçası ile eş yapmış normal bir DNA zincirinden oluşmuştur. Araştırmacı karışımda muhtemelen neyi eksik bırakmıştır?
   a. DNA polimeraz
   b. Ligaz
   c. Nükleotidler
   d. Okazaki parçaları
   e. Primaz
8. Adeninden amino gruplarının kendiliğinden kaybı, timinin karşısında doğal olmayan bir baz olan hipoksantinin oluşmasına neden olur. Hücre bu hasarı tamir etmek için aşağıdaki kombinasyonlardan hangisini kullanır?
   a. Nükleaz, DNA polimeraz, DNA ligaz
   b. Telomeraz, primaz, DNA polimeraz
   c. Telomeraz, helikaz, tek zincire bağlanan protein
   d. DNA ligaz, replikasyon çatalı proteinleri, adenaz
   e. Nükleaz, telomeraz, primaz
9. **BAĞLANTI KUR** *E. coli* kromozomunun sarmal oluşturmasına yol açan proteinler histonlar olmamasına karşın, onlara DNA'ya bağlanma yeteneği veren hangi özelliği histonlarla paylaşmasını beklersiniz (bakınız Şekil 5.16, s. 79)?

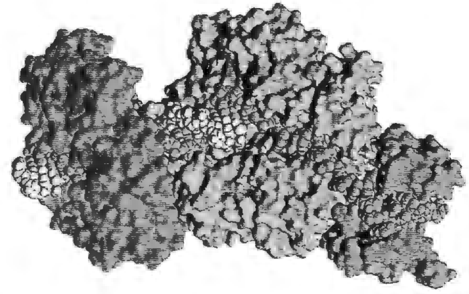
DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

10. Aşağıdaki tablo, birkaç canlı türündeki DNA'nın baz kompozisyonunu göstermektedir. Bu verilerin Chargaff kurallarını nasıl ispatladığını açıklayınız.

Kaynak	Adenin	Guanin	Sitozin	Timin
E. coli	%24.7	%26.0	%25.7	%23.6
Buğday	28.1	21.8	22.7	27.4
Denizkestanesi	32.8	17.7	17.3	32.1
Alabalık	29.7	20.8	20.4	29.1
İnsan	30.4	19.6	19.9	30.1
Sığır	29.0	21.2	21.2	28.7

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
    Bazı bakteriler, çevresel strese, hücre bölünmesi sırasında mutasyon oranını artırmak suretiyle cevap verebilir. Bu, nasıl başarılabilir? Bu yeteneğin evrimsel bir avantajı olabilir mi? Açıklayınız.

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**



ÇİZİNİZ Model yapma, bilimsel sürecin önemli bir parçası olabilir. Bir sonraki sayfada gösterilmiş olan resim, bir DNA replikasyon kompleksinin bilgisayarda yaratılmış bir modelidir. Atasal ve yeni sentezlenmiş DNA zincirleri, farklı renklerle kodlanmıştır; aynı şekilde aşağıdaki üç proteinin her birinin rengi de farklıdır: DNA pol III, kayan kelepçe, tek-zincir bağlayan protein. Bu bölümde öğrendiklerinizi kullanarak, her DNA zincirini ve her bir proteini etiketlemek suretiyle bu modeli netleştiriniz ve DNA replikasyonunun tüm yönlerini işaretleyiniz.

13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yaşamın Genetik Temeli; Yapı ve İşlev Yaşamın sürdürülmesi, DNA formundaki kalıtılabilir bilgiye dayanır; ve yapı ve işlev, biyolojik organizasyonun tüm düzeylerinde birbiriyle ilişkilidir. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) DNA'nın yapısının, kalıtımın moleküler temeli olarak, kendi rolüyle nasıl ilişkili olduğunu tanımlayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Deneysel Sorgulama Eğitimi DNA Replikasyonu, Saklı, Yarı Saklı ya da Dispersif Modeli mi İzler?
Video Özel Ders Bölümü DNA Yapısı
***BioFlix* Öğretimi** DNA Replikasyonu: DNA Yapısı ve Replikasyon Makinesi • Kesintili ve Kesintisiz Zincirlerin Sentezi
Özel Ders DNA Replikasyonu
Aktiviteler Hershey-Chase Deneyi • DNA ve RNA Yapısı • DNA İkili Sarmal • DNA Replikasyonu: Genel Bakış • DNA Replikasyonu: Yakından Bakış • DNA Replikasyonu: Özet • DNA Sentezi • DNA Paketlenmesi
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • *BioFlix* 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Genden Proteine



▲ **Şekil 17.1 Tek bir gendeki kusur, bu albino geyiğin görünümünde böyle bir çarpıcı değişiklikle nasıl sonuçlanır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

17.1 Genler, transkripsiyon ve translasyon yoluyla proteinleri belirler

17.2 Transkripsiyon, DNA yönetiminde RNA sentezidir: *yakından bakış*

17.3 Ökaryotik hücreler, transkripsiyondan sonra RNA'yı değişikliğe uğratır

17.4 Translasyon, RNA yönetiminde polipeptid sentezidir: *yakından bakış*

17.5 Bir ya da daha fazla sayıda nükleotid mutasyonu, protein yapısını ve işlevini etkileyebilir

17.6 Genlerin ifade edilişi canlı domainleri arasında farklılık göstermesine karşın, gen kavramı evrenseldir

GENEL BAKIŞ

Genetik Bilginin Akışı

Doğu Almanya dağlarında dolaşan kahverengi geyikler arasında 2006 yılında bir tane albino geyiğin görülmesi, halk içerisinde bir tartışma yarattı (**Şekil 17.1**). Bölgesel avcılık organizasyonu, bu albino geyiğin bir "genetik hastalığa" sahip olduğunu ve ateş edilerek öldürülmesinin iyi olacağını ilan etti. Bazıları, geyik populasyonunun gen havuzunun korunması için, bu geyiğin diğer geyiklerle çiftleşmesinin derhal önlenmesi gerektiğini iddia etti. Diğerleri, bu geyiğin eğer doğada kalırsa avcılar için daha dikkat çekici olabileceğinden endişe duyduklarından, alınarak başka bir doğa rezervine götürülmesinin iyi olacağını önerdi. Hatta bir Alman rock yıldızı, yeni yerleşim için fon yaratmak amacıyla, bir yardım konseri düzenledi. Bu geyiğin fenotipinin çarpıcı bir şekilde farklı olmasına ve bu canlı tartışmanın ortaya çıkmasına ne yol açtı?

Bölüm 14'de kalıtsal özelliklerin genler tarafından belirlendiğini ve albinoluk özelliğine, pigment oluşumundan sorumlu genin çekinik allelinin yol açtığını öğrendiniz. Genlerin bilgi içerikleri, kalıtsal madde olan DNA'nın zincirleri boyunca yer alan nükleotidlerin özgül dizileri şeklindedir. Fakat, bu bilgi bir organizmanın özelliğini nasıl belirler? Bir başka değişle, bir gen aslında ne söyler? Ve onun mesajı, bir hücre tarafından kahverengi saça, A tipi kan grubuna, ya da albino geyik örneğindeki pigmentin tamamıyla olmaması gibi özgül bir özelliğe nasıl tercüme edilir? Bu albino geyik, pigment sentezi için gerekli olan bir anahtar proteinin kusurlu versiyonuna sahiptir; ve bu protein, kendisini şifreleyen genin yanlış bilgi içermesi nedeniyle kusurludur.

Bu örnek, bu bölümün ana noktasını tanımlamaktadır. Bir organizmanın kalıtım yoluyla aldığı DNA, protein sentezinde işlev gören RNA moleküllerinin ve proteinlerin sentezini dikte ettirmek suretiyle özgül özelliklerin meydana gelmesine yol açar. Başka bir değişle, proteinler, genotip ve fenotip arasındaki bağlantıdır. **Gen ifadesi (gen ekspresyonu)**, DNA'nın proteinlerin sentezini (ya da, bazı durumlarda, RNA'ların) yönettiği süreçtir. Proteinleri şifrelemek için genleri ifade edilmesi, iki evreyi içerir: transkripsiyon ve translasyon. Bu bölümde, genden proteine bilgi akışının nasıl olduğu ayrıntılı olarak tanımlanmış ve genetik mutasyonların, organizmaların proteinleri yoluyla organizmaları nasıl etkiledikleri açıklanmıştır. Canlıların üç domaininde de benzer olan genlerin ifade ediliş işlemlerini kavramak bize, bölüm sonunda, gen kavramını daha ayrıntılı olarak yeniden gözden geçirme imkanı verecektir.

KAVRAM **17.1**

Genler, transkripsiyon ve translasyon yoluyla proteinleri belirler

Genlerin protein sentezini nasıl yönettiğinin ayrıntısına girmeden önce, geriye bir adım atarak genler ve proteinler arasındaki temel ilişkinin nasıl keşfedildiğini inceleyelim.

Metabolik Bozuklukların Çalışılmasından Elde Edilen Kanıtlar

İngiliz hekim Archibald Garrod, 1902'da, hücredeki özgül kimyasal reaksiyonları katalizleyen enzimler aracılığı ile genlerin fenotipi belirlediğini ilk kez ileri sürmüştür. Garrod, bir kalıtsal hastalığın belirtilerinin o kişinin belirli bir enzimi yapamamasından kaynaklandığını varsaymıştır. Araştırmacı, bu tip hastalıkları "doğuştan metabolizma bozuklukları" olarak ifade etmiştir. Garrod, örnek olarak alkaptonuri adı verilen kalıtsal hastalığı vermiştir. Bu hastalıkta idrar, siyahtır; çünkü idrar, havaya maruz kalınca siyah renk alan alkapton adı verilen bir kimyasalı içermektedir. Garrod, çoğu kişinin alkapton maddesini parçalayan bir enzime sahip olduğunu, oysa alkaptonurik kişilerin kalıtsal olarak alkaptonu metabolize eden enzimi sentezleyemedikleri sonucuna varmıştır.

Garrod, belki de, Mendel'in kalıtım prensiplerini onaylayarak bezelyelerdeki gibi insanlara uygulayan ilk kişi olmuştur. Garrod'un düşüncesi, zamanının ilerisindeydi; fakat, araştırmacının bir genin özgül bir enzim sentezini idare ettiğine ilişkin bu hipotezi, birkaç on yıllık süre sonra yapılan bir araştırma ile desteklenmiştir. Biyokimyacılar, hücrelerin çoğu organik molekülü metabolik kimyasal yollarla sentezlediği ve yıktıklarına ilişkin kanıtları biriktirdiler; bu metabolik yollarda birbirini sırasıyla izleyen her bir kimyasal reaksiyon, özgül bir enzim tarafından katalizlenmektedir (bakınız s.142). Örneğin böyle bir metabolik yol, Şekil 17.1'deki kahverengi geyiklerin kürk rengini ya da meyve sineğinin (*Drosophila*) göz rengini (bakınız Şekil 15.2) veren pigment sentezine yol açar. Amerikalı biyokimyacı ve genetikçi George Beadle ve onun Fransız meslektaşı Boris Ephrussi, 1930'lu yıllarda, *Drosophila*'daki göz rengini etkileyen çeşitli mutasyonların her birinin, pigment sentezini özgül bir basamakta durdurduğunu, ve bunun da bu basamağı katalizleyen enzimin yapımının engellenmesiyle gerçekleştiğini düşünmüşlerdir. Ancak o dönemde, ne kimyasal reaksiyonlar ne de onları katalizleyen enzimler bilinmiyordu.

Neurospora'da Beslenme Mutantları: Bilimsel Sorgulama

Genler ve enzimler arasındaki ilişkiyi gösteren büyük bir sonuç, birkaç yıl sonra, Beadle ve Edward Tatum'un Stanford Üniversitesinde bir ekmek küfü olan *Neurospora crassa* ile yaptığı çalışmalardan elde edilmiştir. Onlar, *Neurospora*'yı, 1920'li yıllarda genetik değişikliklere yol açtığı gösterilmiş olan X-ışınlarına maruz bırakmış ve daha sonra canlılığını devam ettirenler arasında besin gereksinimleri yönünden yabanıl (normal) tiplerden farklılık gösteren mutantları incelemişlerdir. Yabanıl tip *Neurospora* oldukça mütevazı besin gereksinimi gösterir. Onlar, laboratuarda sadece inorganik tuzlar, glukoz ve biyotin vitamini içeren agar üzerinde canlılığını sürdürebilir. Küf, bu *minimal besiyerini* kullanarak gereksinim duyduğu tüm diğer molekülleri sentezlemek üzere gerekli metabolik yolları kullanabilir. Beadle ve Tatum, minimal besiyerinde yaşamını sürdüremeyen mutantları saptadı; çünkü bunlar, minimal besiyerinde kendileri için elzem olan belirli molekülleri sentezleyememekteydi. Beadle ve Tatum, bu beslenme mutantlarının yaşamlarını sürdürmesini garanti altına almak için, onların *tam üreme ortamında* gelişmelerini sağladı; bu ortam, 20 amino asitin tümünün ve diğer bir kaç nütrientin minimal besiyerine ilave edilmesiyle hazırlanmıştır. Tam üreme ortamı, ilave edilen maddelerden bir tanesini sentezleyemeyen herhangi bir mutantı destekleyebildi.

Beadle ve Tatum, her bir beslenme mutantındaki metabolik bozukluğu belirlemek üzere, tam besiyerinde gelişmekte olan mutantlardan örnekler almış ve bunları belirli sayıda küçük şişelere dağıtmıştır. Minimal besiyeri içeren her bir şişeye ekstra tek bir besin eklenmiştir. Belirli bir besinin eklemesiyle küf gelişiminin başlaması, metabolik bozukluğa işaret etmektedir. Örnek olarak, eğer mutantın gelişmesi sadece arjinin amino asidinin eklendiği ortamda görülmüşse, araştırmacılar mutantın, normal tip hücrelerin arjinin sentezi için kullandığı biyokimyasal yolda bozukluğa sahip olduğu sonucuna varmıştır.

Aslında, arjinine gereksinim duyan böyle mutantlar, Beadle ve Tatum'un iki meslektaşı olan Adrian Srb ve Norman Horowitz tarafından çalışıldı; Adrian Srb ve Norman Horowitz, *Neurospora*'daki arjinin sentezi için biyokimyasal yolu araştırmak istedi (**Şekil 17.2**). Srb ve Horowitz, arjinine gereksinim duyan mutantların üç sınıfı arasındaki farklılığı ortaya koyan ilave testler kullanmak suretiyle her bir mutanttaki bozukluğu daha özgül olarak belirledi. Her bir sınıftaki mutantlar, üç basamağa sahip arjinin sentezleme yolunda farklı bileşik grubuna gereksinim duymaktadır. Bu sonuçlar ile Beadle ve Tatum tarafından gerçekleştirilen birçok benzer deneyden elde edilenler göstermiştir ki, bir sınıftaki mutantlar, durdurulan basamağı katalizleyen enzimden yoksun olduğundan, her bir sınıf, bu metabolik yoldaki farklı basamakta durdurulmuştur.

Her mutant, tek bir gende bozukluk taşıdığı için Beadle ve Tatum, toplanmış olan sonuçlar bir araya getirildiğinde, daha önceden önermiş oldukları çalışma hipotezi için güçlü destek sağladığını gördü. Onların *bir gen-bir enzim hipotezi* olarak adlandırdıkları bu hipotez, bir genin işlevinin, özgül bir enzim üretimini yönetmek olduğunu ifade etmektedir. Bu hipotez için ilave destek, bu mutantlarda özgül enzimlerin yokluğunun belirlendiği deneylerden gelmiştir. Beadle ve Tatum, "genlerin belirli kimyasal olayları düzenlemede işlev gördüklerine ilişkin kendi keşifleri" için 1958 yılında Nobel Ödülünü paylaştı.

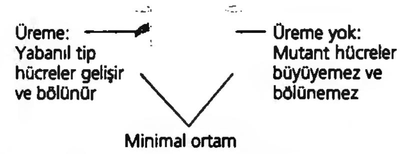
Gen İfadesinin Ürünleri: Gelişmekte Olan Bir Hikaye

Araştırmacılar, proteinler hakkında daha fazla bilgi edindikçe bir gen-bir enzim hipotezinde revizyonlar yaptılar. Bunlardan ilki, proteinlerin tümü enzim değildi. Hayvan kılının yapısal proteini olan keratin ve insülin hormonu, enzim olmayan proteinlere iki örnektir. Enzim olmayan proteinler de yine gen ürünü olduğundan, moleküler biyologlar bu defa bir gen-bir protein terimi üzerinde düşünmeye başladılar. Bununla birlikte, pek çok protein iki veya daha fazla sayıda farklı polipeptid zincirinden oluşmuştur; ve her polipeptid kendi geni tarafından belirlenir. Örneğin, omurgalıların kırmızı kan hücrelerinin oksijen taşıyıcı protein olan hemoglobin, iki farklı polipeptidden oluşmuştur; böylece, bu protein iki gen tarafından kodlanır (bakınız. Şekil 5.20). Onun için, Beadle ve Tatum'un fikrini, *bir gen-bir polipeptid hipotezi* olarak yeniden ifade edebiliriz. Hatta bu tanım bile tamamen doğru değildir. Birincisi, birçok ökaryotik gen, bu bölümde daha sonra öğreneceğiniz alternatif splays adı verilen süreçle birbiriyle yakından ilişkili bir dizi polipeptidi şifreleyebilir. İkincisi, hiçbir zaman proteine tercüme edilmemelerine karşın bazı genler, hücrelerde önemli işlevlere sahip olan RNA moleküllerini

▼ **Şekil 17.2** **SORGULAMA**

Bireysel genler, bir biyokimyasal yolda işlev yapan enzimleri belirler mi?

DENEY Stanford Üniversitesinde *Neurospora crassa* adı verilen küfle çalışan Adrian Srb ve Norman Horowitz, ondan sonra Beadle ve Tatum'un deneysel yaklaşımını kullanarak gelişim ortamlarında arjinine gereksinim duyan mutantları elde ettiler. Araştırmacılar, bu mutantların, her biri farklı bir gen bakımından kusurlu olan üç sınıfa bölündüğünü gösterdi. Onlar, diğer hususları da göz önünde bulundurarak, arjinin biyosentezinin metabolik yolunda bir öncül besin maddesi ve ara madde olarak da ornitin ve sitrullin gerektiğinden şüphelendiler. Burada gösterilmiş olan onların en meşhur deneyi, hem bir gen-bir enzim hipotezini ve hem de kendilerinin varsaydığı arjinin-sentezleme yolunu test ettiler. Onlar, bu deneyde, aşağıda Bulgular kısmında gösterilmiş olan dört farklı koşul altında kendi üç mutant sınıflarını yetiştirdiler. Araştırmacılar yabanıl tip hücrelerin minimal besi yerinde gelişebildiklerini fakat mutant hücrelerin gelişemediğini bildiklerinden, kontrol olarak minimal besi yerini (MM) kullandılar. (Sağ taraftaki test tüplerine bakınız.)



BULGULAR Sadece minimal besi yeri isteyen yabanıl tip suş, tüm deney koşulları altında üreyebilme yeteneğine sahiptir. Mutantların üç sınıfının her biri, üreyebilmek için kendilerine özgü gereksinimlere sahiptir. Örneğin sınıf II mutantlar, sadece ornitin eklendiği zaman üreyemezler, fakat ya sitrullin ya da arjinin eklendiği zaman üreyebilirler.

Koşul	*Neurospora crassa* sınıfları			
	Yabanıl tip	**Sınıf I mutantlar**	**Sınıf II mutantlar**	**Sınıf III mutantlar**
Minimal besiyeri (MM) (kontrol)				
MM + ornitin				
MM + sitrullin				
MM + arjinin (kontrol)				
Bulguların özeti	Herhangi bir ekleme olsun ya da olmasın üreyebilir	Ornitin, sitrullin ya da arjinin eklendiğinde üreyebilir.	Sadece ornitin ya da arjinin eklendiğinde üreyebilir.	Üremek için arjinine gereksinim duyar

SONUÇ Srb ve Horowitz, mutantların besin gereksinimlerinden, her bir mutant sınıfındaki küflerin arjinin sentezleme yolundaki bir basamağı büyük olasılıkla gerekli enzim noksanlığından dolayı gerçekleştiremediği sonucuna vardılar. Onların mutantlarının her biri tek bir gen bakımından mutant olduğundan, onlar, mutasyon geçirmiş her bir genin, normal olarak bir tane enzimin üretiminden sorumlu olması gerektiği sonucuna vardı. Onların sonuçları, Beadle ve Tatum tarafından önerilmiş olan bir gen-bir enzim hipotezini destekledi ve aynı zamanda memelilerin karaciğerinde tanımlanmış olan arjinin metabolik yolunun aynı zamanda *Neurospora*'da da çalıştığını doğruladılar. (Bulgulara dikkat edecek olursanız, bir mutant sadece, eğer bozuk olan basamaktan sonra yer alan bir bileşik ilave edilecek olursa, bu bozuk basamak atlandığından üreyebilmektedir.)

Gen (enzimi kodlayan)	Yabanıl tip	Sınıf I mutantlar (gen A'da mutasyon)	Sınıf II mutantlar (gen B'de mutasyon)	Sınıf III mutantlar (gen C'de mutasyon)
	Öncül	Öncül	Öncül	Öncül
Gen *A* →	Enzim A	Enzim A ✕	Enzim A	Enzim A
	Ornitin	Ornitin	Ornitin	Ornitin
Gen *B* →	Enzim B	Enzim B	Enzim B ✕	Enzim B
	Sitrullin	Sitrullin	Sitrullin	Sitrullin
Gen *C* →	Enzim C	Enzim C	Enzim C	Enzim C ✕
	Arjinin	Arjinin	Arjinin	Arjinin

KAYNAK A. M. Srb and N. H. Horowitz, The ornithine cycle in *Neurospora* and its genetic control, *Journal of Biological Chemistry* 154:129–139 (1944).

EĞER ÖYLE İSE? Varsayalım ki deney, sınıf I mutantların sadece minimal besiyerine ornitin ya da arjinin ilave edildiğinde ve sınıf II mutantların da minimal besiyerine sitrullin, ornitin ya da arjinin ilave edildiğinde ürediğini gösterdi. Araştırmacılar bu bulgulardan, izledikleri biyokimyasal yol hakkında ve sınıf I ve sınıf II mutantlarındaki bozukluklar hakkında hangi sonuçları çıkaracaklardır?

kodlamaktadır. Biz, şimdilik, polipeptidleri kodlayan genler üzerine odaklanacağız. (Bununla birlikte, bu kitapta, gen ürünü olarak polipeptidden daha çok proteinlerin kullanıldığına dikkat ediniz.)

Transkripsiyon ve Translasyonun Temel Prensipleri

Genler, özgül proteinlerin yapımı için gerekli bilgileri sağlar. Fakat, bir gen doğrudan bir proteini yapmaz. DNA ve protein sentezi arasındaki köprü, RNA'dır. Bölüm 5'de, RNA'nın şeker olarak deoksiriboz yerine riboz içermesi ve azotlu bazlardan timin yerine urasil içermesi dışında, kimyasal olarak DNA'ya benzediğini öğrendiniz (bakınız Şekil 5.26). Böylece bir DNA zincirindeki her bir nükleotid, şeker olarak deoksiriboz ve baz olarak A, G, C ya da T; ve bir RNA zincirindeki her bir nükleotid, şeker olarak riboz ve baz olarak A, G, C ya da U içerir. Bir RNA molekülü ekseriyetle tek bir zincirden oluşmuştur.

Hem nükleik asitler hem de proteinler, bilgi taşıyan özgül monomer dizilerinden oluşmuş polimerler oldukları için, genden proteine bilgi akışının yazım dilindeki özgül harf dizilerinin bilgi iletişimini sağlamasına benzerlik gösterdiği şeklinde lengüistik bakımdan tarif etmek alışılmış bir yoldur. DNA ya da RNA'daki monomerler, azotlu bazlar yönünden farklılık gösteren dört tip nükleotiddir. Genler, tipik olarak yüzlerce ya da binlerce nükleotid uzunluğunda olup her bir gen özgül bir baz dizisine sahiptir. Bir proteinin her bir polipeptidi de belirli bir doğrusal sırada dizilmiş monomerlere (proteinlerin birincil yapısı) sahiptir; fakat, polipeptidin monomerleri amino asitlerdir. Böylece, nükleik asitler ve proteinler iki farklı kimyasal dilde yazılmış bilgi içermektedir. Bilginin DNA'dan proteine aktarılması, iki büyük evreye, yani transkripsiyona ve translasyona gereksinim duyar.

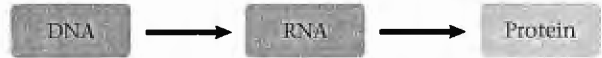
Transkripsiyon, DNA'nın yönetimi altında gerçekleşen RNA sentezidir. İki nükleik asit, aynı dilin farklı formlarında yazılır; ve bilgi, DNA'dan RNA'ya basitçe kopyalanır (transkribe edilir) ya da "yeniden yazılır". DNA replikasyonu sırasında DNA zincirlerinden biri, yeni tamamlayıcı zincir sentezinde kalıp olarak işlev gördüğü gibi, bir RNA nükleotid dizisinin oluşumunda da kalıp olarak iş görür. Sonuçta üretilen RNA molekülü, protein kodlayan genler için, genlerdeki protein yapısı ile ilgili bilgilerin güvenilir bir kopyasıdır. Bu tip RNA molekülü, genetik bilgiyi DNA'dan hücrenin protein sentez makinesine taşıdığı için **messenger RNA (mRNA)** olarak adlandırılır. (Transkripsiyon, bir DNA kalıbı üzerinde *herhangi bir* tip RNA sentezi için kullanılan genel bir terimdir. Daha sonra, transkripsiyonla üretilen RNA'ların diğer tipleri hakkındaki bilgileri de öğreneceksiniz).

Translasyon, mRNA'daki bilgilerin kullanılmasıyla bir polipeptidin sentezlenmesidir. Bu evrede, dilde bir değişim vardır: Hücre, mRNA molekülündeki nükleotid dizisini bir polipeptidin amino asit dizisi şekline tercüme etmek zorundadır. Bu tercümenin yapıldığı yerler, **ribozomlardır**; ribozomlar, amino asitleri sırasıyla birbirlerine bağlayarak polipeptid zincirleri haline gelmesini kolaylaştıran kompleks partiküllerdir.

Transkripsiyon ve translasyon, hem zarla çevrelenmiş bir çekirdekten yoksun olan organizmalarda (Bacteria ve Archaea) ve hem de çekirdeğe sahip olan organizmalarda (ökaryotlar) olmak üzere tüm organizmalarda meydana gelir. Transkripsiyon ve translasyonla ilgili çalışmaların çoğu, bakteriler ve ökaryotik hücreler kullanılarak gerçekleştirildiğinden, bunlar, bu bölümde üzerinde durduğumuz ana konudur. Archaea üyelerindeki transkripsiyon ve translasyonu anlamamız biraz gecikecektir; fakat bölümün son kısmında, arkelerdeki gen ifadesini birçok yönden tartışacağız.

Transkripsiyon ve translasyonun temel mekaniği, prokaryotlarda ve ökaryotlarda benzer olmasına karşın, hücredeki genetik bilginin akışında önemli bir farklılık vardır. Bakterilerin çekirdeği olmadığından, onların DNA'sı ribozomlardan ve protein sentezine katılan diğer donanımdan ayrılmamıştır (**Şekil 17.3a**). Daha sonra göreceğiniz gibi, kompartımanlara ayrılmanın olmayışı, bir mRNA'nın transkripsiyonu devam etmekteyken mRNA'nın translasyonunun başlamasına izin verir. Bunun tersine ökaryotik bir hücrede, çekirdek zarı bölge ve zaman olarak transkripsiyonu translasyondan ayırır (**Şekil 17.3b**). Transkripsiyon çekirdekte gerçekleşir ve mRNA, translasyonun gerçekleştirildiği sitoplazmaya taşınır. Fakat, protein kodlayan genlerden gelen ökaryotik RNA kopyaları çekirdekten ayrılmadan önce, işlevsel nihai mRNA'ları üretmek üzere çeşitli şekillerde değişime uğratılır. Protein kodlayan ökaryotik genin transkripsiyonu, *pre- mRNA*'yı meydana getirir; ve daha sonraki işlemlerle nihai mRNA üretilir. Herhangi bir genden (proteine tercüme edilmeyen RNA'yı belirleyenler de dahil olmak üzere) gelen başlangıçtaki RNA transkriptine, daha genel olarak **primer transkript** adı verilir.

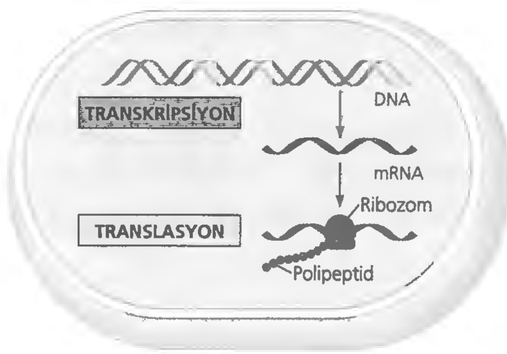
Özetleyecek olursak: Genler, messenger RNA şeklindeki genetik mesajlar aracılığıyla protein sentezini programlar. Başka bir değişle, hücreler, aşağıda oklarla gösterildiği gibi genetik bilginin yönlü akışıyla ilgili bir moleküler emir zinciri tarafından yönetilirler:



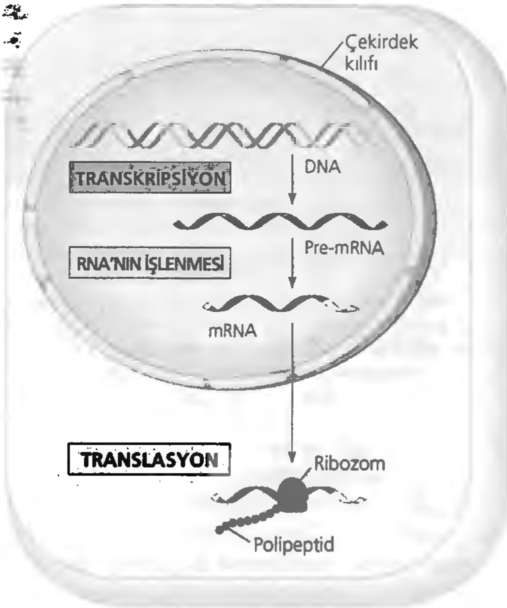
Bu kavram, 1956 yılında Francis Crick tarafından *santral dogma* olarak isimlendirildi. Bu kavram zaman içerisinde varlığını nasıl sürdürdü? Bilim insanları, 1970'li yıllarda, bazı RNA moleküllerinin DNA sentezi için kalıp olarak iş görebildiğini keşfederek bir sürprizle karşılaştılar; bu sentez işlemini, Bölüm 19'da okuyacaksınız. Ancak, bu istisnalar, genetik bilginin genellikle DNA'dan RNA'ya ve oradan da proteine aktığı şeklindeki fikri geçersiz kılmaz. Bir sonraki kısımda, amino asitlerin özel bir sırada bir araya getirilmelerinde kullanılan bilgilerin nükleik asitlerde nasıl kodlandığı tartışılacaktır.

Genetik Kod

Biyologlar, protein sentezi için gerekli bilginin DNA'da kodlandığından şüphelenmeye başladıklarında, bir problemin olduğunu belirlediler: 20 farklı amino asidi tanımlamak için sadece dört çeşit nükleotid bulunuyordu. Bu nedenle, genetik kod, yazılan her bir sembolün bir kelimeye karşılık geldiği Çince'ye benzer bir dil olamazdı. O zaman, bir amino aside kaç tane nükleotid karşılık gelir?



(a) Bakteri hücresi. Çekirdeği bulunmayan bakteri hücresinde, transkripsiyon sonucu üretilen mRNA, ek işlemeye tabi tutulmaksızın hemen translasyona uğrar.



(b) Ökaryotik hücre. Çekirdek, transkripsiyonun ayrı bir kompartımanda gerçekleşmesini sağlar. Öncül-mRNA olarak adlandırılan orijinal RNA transkripti, mRNA olarak çekirdeği terk etmeden önce çeşitli yollarla işlenir.

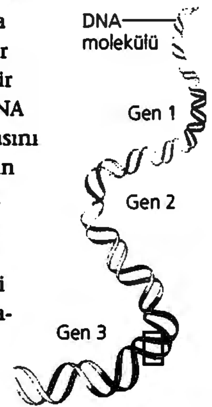
▲ **Şekil 17.3 Genel bakış: genetik bilginin akışında transkripsiyon ve translasyonun rolleri.** Bir hücrede, kalıtılan bilgi DNA'dan RNA'ya, oradan da proteine aktarılır. Bilgi akışındaki iki önemli olay transkripsiyon ve translasyondur. (a) ve (b) kısımlarının ufak bir versiyonu, bu bölümde daha sonra yer alan çeşitli şekillerle birlikte verilerek, belirli bir şeklin genel şema içerisinde nereye karşılık geldiğini anlamanıza yardımcı olacaktır.

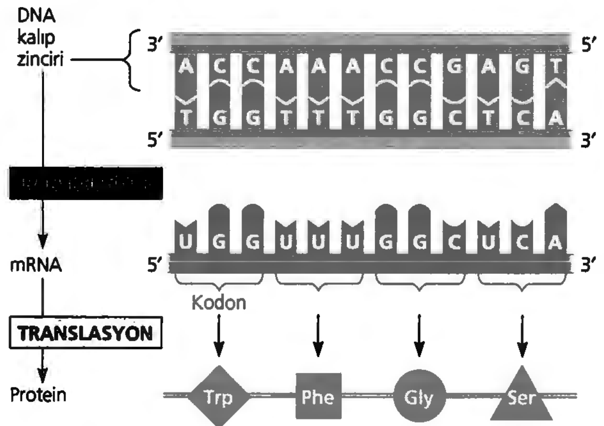
Kodonlar: Nükleotid Üçlüleri

Eğer nükleotid bazlarının her bir çeşidi, bir amino asit şeklinde tercüme edilseydi 20 amino asitten sadece 4'ü tanımlanabilecekti. İki harfli bir kelime kodu yeterli olacak mıydı? Örneğin iki nükleotidli AG dizisi, bir amino asidi ve GT başka bir amino asidi tanımlayacaktı. Her bir pozisyonda olası dört farklı baz olduğu için, bu durum bize 16 olası düzenleme (yani 4^2) verecektir —20 amino asitin hepsini kodlamak için halen daha yeterli değil.

Nükleotid baz üçlüleri, eşit uzunlukta en küçük birimler olup tüm amino asitleri kodlayabilmektedir. Eğer art arda dizilmiş üç baz, bir amino asidi tanımlarsa 64 olası kod kelimesi (4^3) elde edilebilir —tüm amino asitleri tanımlamak için gerekli olandan daha fazla. Deneyler, genden proteine bilgi akışının **üçlü koda** dayandığını göstermiştir: Bir polipeptid zinciri için gerekli genetik bilgiler, birbirinin üstüne binmeyen üç nükleotidli kelime serileri şeklinde DNA'da yazılmıştır. Bir gendeki kelime dizileri, mRNA'da birbirinin üstüne binmeyen üç nükleotidli kelimelerin oluşturduğu bir komplementer diziye kopyalanır (transkribe edilir); bu dizi, daha sonra, amino asitlerden oluşmuş bir zincire tercüme edilir (**Şekil 17.4**).

Gen, transkripsiyon sırasında, sentezlenen RNA molekülünün uzunluğu boyunca nükleotid bazlarının sırasını belirler. Her bir gen için, iki DNA zincirinden sadece bir tanesi transkripsiyon geçirir. Bu zincir, RNA transkriptindeki nükleotid dizisinin sırasını belirlemede kalıp olarak kullanıldığı için **kalıp zincir** olarak adlandırılır. Herhangi bir gen için, gen transkripsiyon geçirirken her zaman aynı zincir kalıp olarak kullanılır. Ancak, aynı DNA molekülü üzerindeki diğer genler için, karşı zincir her zaman kalıp olarak işlev görebilir.





▲ **Şekil 17.4 Üçlü kod.** Her gen için, DNA zincirlerinden birisi mRNA gibi RNA'ların transkripsiyonu için kalıp olarak iş görür. DNA sentezindeki baz-eşleşme kuralları, aynı zamanda transkripsiyonda da izlenir; fakat, RNA'da urasil (U), timinin (T) yerine geçer. Translasyon sırasında mRNA, kodon adı verilen nükleotid üçlüleri şeklinde okunur. Her bir kodon, uzayan polipeptid zincirine eklenecek amino asidi belirler. mRNA, 5'→3' yönünde okunur.

? *Kalıp olmayan DNA zincirininkine göre mRNA'nın dizisini karşılaştırın ve her iki durumda da 5'→3' yönünde okuyunuz.*

Bir mRNA molekülü, kendi DNA kalıbına özdeş olmaktan daha ziyade tamamlayıcısıdır (komplementeridir); çünkü, RNA nükleotidleri, kalıp üzerinde baz eşleşme kurallarına göre bir araya getirilir (bakınız Şekil 17.4). Eşleşmeler, DNA replikasyonu sırasında görülenler benzerdir; fakat RNA'da A karşısına T yerine U gelir ve mRNA nükleotidleri deoksiriboz yerine riboz içerir. DNA'nın yeni zinciri gibi, RNA molekülü de DNA'nın kalıp zincirine antiparalel yönde sentezlenir. ("Antiparalel" teriminden ne kastettiğimizi anlamak ve bir nükleik asit zincirinin 5' ve 3' uçlarını görmek için Şekil 16.7'ye bakınız). Şekil 17.4'deki örnekte, DNA boyunca yer alan ACC nükleotid üçlüsü (3'-ACC-5' şeklinde yazılır), mRNA molekülündeki 5'-UGG-3' için kalıp olacaktır. mRNA'daki bu nükleotid üçlüsüne **kodon** adı verilir; ve geleneksel olarak 5'→3' yönünde yazılır. Bizim örneğimizdeki UGG, triptofan (kısaltılmışı Trp) amino asiti için kodondur. *Kodon* terimi, aynı zamanda, *kalıp olmayan* zincir boyunca sıralanan DNA nükleotid üçlüleri için de kullanılır. Bu kodonlar, kalıp zincirin tamamlayıcılarıdır; böylece U yerine T'ye sahip olmaları dışında, mRNA'daki diziye özdeştirler. (Bu nedenle, kalıp olmayan DNA zincirine bazen "kodlayıcı zincir" adı verilir.)

Translasyon sırasında, mRNA molekülü boyunca yer alan kodon dizisi, bir polipeptid zincirini yapan amino asit dizisine tercüme edilir. Kodonlar, tercüme makinesi tarafından mRNA boyunca 5'→3' yönünde okunur. Her bir kodon, polipeptidin karşılık gelen bölgesine katılacak 20 amino asitten birisini tanımlar. Kodonlar nükleotid üçlüleri olduğundan, bir genetik mesajı oluşturan nükleotid sayısı, proteini oluşturan amino asit sayısının üç katı olmak zorundadır. Örnek olarak, 300 nükleotid uzunluğundaki bir mRNA zinciri, 100 amino asit uzunluğuna sahip bir polipeptiddeki amino asitleri kodlar.

Genetik Kodun Çözülmesi

Moleküler biyologlar, 1960'lı yılların başında, RNA kodonlarının her birinin amino asit şeklinde tercüme edilişine açıklık kazandıran bir seri mükemmel deneyler yaparak yaşamın şifresini çözmüşlerdir. İlk kodonun şifresi, 1961 yılında National Institutes of Health'da çalışan Marshall Nirenberg ve çalışma arkadaşları tarafından çözülmüştür. Nirenberg, baz olarak urasil içeren RNA nükleotidlerini art arda ekleyerek yapay bir mRNA sentezledi. Bu mesajın nerede başlayıp nerede durduğu fark etmiyordu; ve sentezlenen mRNA tekrarlanmış olan sadece bir kodon içeriyordu: UUU. Nirenberg, bu "poli-U" zincirini, amino asitlerin, ribozomların ve protein sentezi için gerekli diğer elemanlardan oluşan karışımın bulunduğu bir test tüpüne ilave etti. Araştırmacının bu yapay sistemi, poli-U'yu, sadece fenilalanin (Phe) amino asiti içeren bir polipeptide, yani uzun bir polifenilalanin zincirine tercüme etmiştir. Böylece Nirenberg, mRNA'nın UUU kodonunun fenilalanin amino asidini belirlediğini saptamıştır. Kısa bir süre sonra da, AAA, GGG ve CCC kodonları tarafından belirlenen amino asitler saptanmıştır.

İkinci mRNA bazı

Birinci mRNA bazı (kodonun 5' ucu)	U	C	A	G	Üçüncü mRNA bazı (kodonun 3' ucu)
U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys	U
	UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys	C
	UUA Leu	UCA Ser	UAA Dur	UGA Dur	A
	UUG Leu	UCG Ser	UAG Dur	UGG Trp	G
C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg	U
	CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg	C
	CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg	A
	CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg	G
A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser	U
	AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser	C
	AUA Ile	ACA Thr	AAA Lys	AGA Arg	A
	AUG Met veya başla	ACG Thr	AAG Lys	AGG Arg	G
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	U
	GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly	C
	GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly	A
	GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly	G

▲ **Şekil 17.5 mRNA için kodun tablosu.** Üç nükleotidden oluşan bir mRNA kodonu, mRNA üzerinde 5'→3' yönünde okunan birinci, ikinci ve üçüncü bazları göstermektedir. (Şekil 17.4'deki kodonları bulmak için bu tabloyu kullanarak pratik yapınız). AUG kodonu, sadece metiyonin (Met) amino asidini şifrelemekle kalmaz, aynı zamanda ribozomlar için bir "başlama" sinyali olarak görev yapar, bu şekilde translasyon mRNA'da bu noktadan başlatılmış olur. 64 kodondan üçü, ribozomların translasyonu sonlandıracağı "durma" sinyali olarak işlev görür. Amino asitlerin tümünün tam isimlerinin listesi için Şekil 5.16'ya bakınız.

AUA ve CGA gibi heterojen üçlülerin çözülebilmesi için daha ayrıntılı tekniklere ihtiyaç duyulmasına rağmen, 64 kodonun tümünün şifreleri 1960'lı yılların ortasında çözüldü. **Şekil 17.5**'de görüldüğü gibi, 64 adet üçlüden 61 tanesi amino asitleri kodlar. Amino asitleri kodlamayan üç kodon, "dur" sinyalleri ya da sonlandırma kodonları olarak iş görürler ve translasyonun sonlanmasına işaret ederler. AUG kodonunun iki farklı işleve sahip olduğuna dikkat ediniz: Bu kodon sadece metiyonin (Met) amino asidini kodlamayıp aynı zamanda bir "başlama" işareti ya da başlama kodonu olarak da iş görür. Genetik mesajlar, ekseriyetle, mRNA'nın AUG kodonu ile başlar; AUG kodonu, bu noktada mRNA translasyonunun başlatılması için protein sentez makinesini uyarır. (AUG kodonu aynı zamanda metiyonin amino asidine karşılık geldiği için polipeptid zincirlerinin sentezi metiyoninle başlar. Fakat daha sonra bu başlangıç amino asidi, bir enzim tarafından zincirden çıkarılabilir).

Şekil 17.5'de, genetik kodda fazlalığın (redundancy) olduğunu, ancak herhangi bir belirsizliğin olmadığına dikkat ediniz. Örnek olarak, GAA ve GAG kodonlarının her ikisi de glutamik asiti tanımladığı halde (redundancy), hiç bir zaman diğer amino asitlerden herhangi birisini tanımlamazlar (belirsizlik yok). Koddaki bu fazlalık, tamamen rastgele değildir. Pek çok durumda, belirli bir amino asidin eş kodonları, üçlü nükleotidin sadece üçüncü nükleotid bazında farklılık gösterir. Bu bölümde, daha sonra, bu fazlalığın olası yararını tartışacağız.

Yazım dilinden kastedilen mesajı çıkarabilmemiz, sembollerin doğru sıra ve gruplar halinde okunmasına bağlıdır —yani, **çerçeveyi doğru okumaya**. Bu ifadeyi açıklayalım: "Cem her gün çok muz yer." cümlesindeki harfleri yanlış noktadan başlayıp yanlış şekilde gruplarsak muhtemelen anlaşılmaz bir sonuçla karşılaşacağız: Örnek olarak, "emh erg ünç okm uzy er" gibi. Çerçeveyi okuma, aynı zamanda hücrenin moleküler dili açısından da önemlidir. Örnek olarak Şekil 17.4'de görülen kısa polipeptid dizisi, mRNA nükleotidleri sadece soldan sağa doğru (5′→3′) verilen üçlü gruplar halinde okunduğunda doğru şekilde yapılabilecektir: UGG UUU GGC UCA. Genetik mesaj, kodonlar arasında boşluk bırakmadan yazılmış olmasına karşın hücrenin protein sentez makinesi, üst üste binmeyen üç harfli kelimelerin oluşturduğu seriyi mesaj olarak okur. Mesaj, kelimeler çakışacak şekilde *okunmaz*—UGGUUU ve benzeri gibi— bu durumda, çok farklı bir mesaj ortaya çıkacaktı.

Genetik Kodun Evrimi

EVRİM Genetik kod hemen hemen evrensel olup en basit yapılı bakterilerden en kompleks yapılı bitki ve hayvanlara kadar canlılar tarafından paylaşılır. Örneğin, RNA'daki CCG kodonu, genetik kodu incelenmiş olan tüm canlılarda prolin amino asiti olarak tercüme edilir. Genler, laboratuvar deneylerinde, bir canlı türünden diğerine aktarıldıktan sonra o canlı türünde transkripsiyon ve translasyon geçirebilir; ve bazen **Şekil 17.6**'da görüldüğü gibi oldukça çarpıcı sonuçlar yaratabilir! Bakteriler, insan genlerinin sokulmasıyla, insülin gibi tıbbi kullanımı olan bazı insan proteinlerinin sentezi için programlanabilir. Bu tip uygulamalar, biyoteknoloji alanında pek çok heyecan verici gelişmeler doğurmuştur. (bakınız Bölüm 20).

Genetik kodun evrenselliği ile ilgili istisnalar, standart olanlardan farklılık gösteren az sayıda kodonun translasyonunu içermektedir. Genetik koddaki küçük varyasyonlar, bazı birhücreli ökaryotlarda ve bazı türlerin organel genlerinde mevcuttur. Bu istisnalara karşın, genetik kodun *hemen hemen* evrensel olmasının evrimsel önemi açıktır. Tüm canlılar tarafından paylaşılan bir dilin, yaşam tarihinde çok erken evrelerinde kullanılmış olması gerekir—bu dil, günümüzdeki tüm canlıların ortak atası olan canlılarda bulunacak kadar yeterince erken ortaya çıkmış olmalı. Paylaşılan genetik sözlük, Dünya üzerindeki tüm yaşamı birbirine bağlayan akrabalığı hatırlatmaktadır.



(a) Ateşböceği genini ifade eden tütün bitkisi. Sarı ışık, ateşböceği geninin protein ürünü tarafından katalizlenen bir kimyasal reaksiyonla üretilir.



(b) Denizanası genini ifade eden domuz. Araştırmacılar, ışık saçan bir proteinden sorumlu geni, döllenmiş domuz yumurtalarına enjekte ettiler. Yumurtalardan bir tanesi, bu ışık yayan domuza gelişti.

▲ **Şekil 17.6 Farklı türlerden gelen genlerin ifade edilmesi.** Çeşitli yaşam formları ortak genetik kodu paylaştığından dolayı, bir tür, ikinci bir türden gelen DNA'nın aktarılmasıyla ikinci türün protein özelliklerini üretmek üzere programlanabilir.

KAVRAM KONTROLÜ 17.1

1. **BAĞLANTI KUR** Alkaptonuri hakkında 1902 yılında yayınlanmış olan bir araştırma makalesinde Garrod, insanların belirli bir enzim için iki "karakteri" (allel) kalıtım yoluyla aktardığını ileri sürdü; ve iki ebeveynin, bu kusurlu allelleri hastalığa sahip yavrulara aktarmış olmaları gerektiğini ifade etti. Bugün, bu hastalık için, dominant mı yoksa çekinik mi denmektedir? Bakınız Kavram 14.4, sayfa 276-278.
2. 30 nükleotid uzunluğa sahip bir poli-G mRNA'dan hangi polipeptidin sentezleneceğini beklersiniz?
3. **ÇİZİNİZ** Bir genin kalıp zinciri, 3′-TTCAGTCGT-5′ dizisini içermektedir. Kalıp olmayan zincirin ve mRNA'nın nükleotid dizisini çıkartınız ve her birinin 5′ ve 3′ uçlarını belirleyiniz. İki diziyi karşılaştırınız.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** **ÇİZİNİZ** Üçüncü sorudaki kalıp olmayan dizinin kalıp olan dizinin yerine transkripsiyon geçirdiğini düşünün. Şekil 15.7'yi kullanarak mRNA dizisini ve amino asit dizisini çiziniz. (5′ ve 3′ uçlarına dikkat ediniz.) Kalıp olmayan zincirden sentezlenen proteinin, işlev görmede ne kadar iyi olacağını tahmin ediniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 17.2

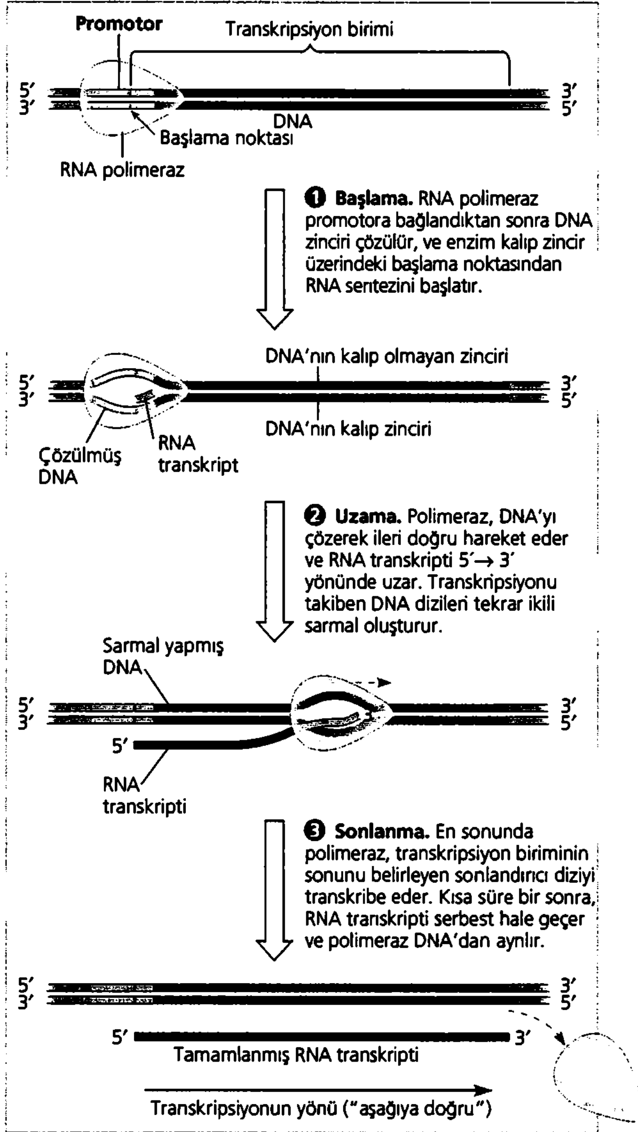
Transkripsiyon, DNA yönetiminde RNA sentezidir: *yakından bakış*

Genetik kodun dil bilim açısından mantığını ve evrimsel önemini inceledik; şimdi, transkripsiyon, translasyon ve ilgili konulan daha ayrıntılı olarak incelemeye hazırız.

Transkripsiyonun Moleküler Elemanları

Bilgiyi DNA'dan hücrenin protein sentez makinesine taşıyan messenger RNA, bir genin kalıp zincirinden kopyalanır. **RNA polimeraz** adı verilen bir enzim, iki DNA zincirini açarak ayırır ve kalıp DNA zinciri boyunca, baz eşleşmesi yapan RNA nükleotidlerini birbirine bağlar; böylece RNA polinükleotidi

uzar (**Şekil 17.7**). DNA polimerazların DNA replikasyonundaki işlevlerine benzer şekilde, RNA polimerazlar, bir polinükleotidi sadece 5′→3′ yönünde oluşturabilirler. Bununla birlikte, DNA polimerazların aksine RNA polimerazlar, bir başlangıç çizgisinden bir zincirin oluşumunu başlatabilirler; onlar, primer istemez.



▲ **Şekil 17.7 Transkripsiyonun aşamaları: başlama, uzama ve sonlanma.** Transkripsiyonun bu genel tanımlanması, hem bakterilere ve hem de ökaryotlara uygulanır; fakat metin içerisinde açıklandığı gibi, sonlanmanın ayrıntıları farklılık gösterir. Ayrıca, bir bakterideki RNA transkripti, hemen mRNA olarak kullanılabilir; ökaryotlarda ise RNA transkripti, önce işlemden geçirilmelidir.

BAĞLANTI KUR *Transkripsiyon ve replikasyon sırasında kalıp zincirin kullanılışını karşılaştırınız. Bakınız Şekil 16.17, sayfa 317.*

DNA boyunca yer alan özgül nükleotid dizileri, gen transkripsiyonunun başlama ve sonlanma noktalarını belirler. RNA polimerazın bağlandığı ve transkripsiyonun başlatıldığı DNA dizisine **promotor**, transkripsiyonun sonlanma sinyalini veren DNA dizisine ise **terminatör** adı verilir. (Sonlandırma mekanizması, ökaryotlarda farklıdır; onu daha sonra tanımlayacağız.) Moleküler biyologlar transkripsiyonun sentez yönüne, "aşağı doğru"; ters yönünü ise "yukarı doğru" olarak ifade eder. Bu terimler, DNA ya da RNA'daki nükleotid dizilerinin bulundukları yerleri tanımlamada da kullanılır. Böylece, DNA'daki promotor bölge, terminatöre göre yukarıda yer aldığı söylenebilir. RNA molekülünün sentezinde, transkripsiyon geçiren DNA dizisi, **transkripsiyon birimi** olarak adlandırılır.

Bakteriler, tek tip RNA polimeraza sahiptir; fakat, bu enzim sadece mRNA'nın sentezinde iş görmez, aynı zamanda, protein sentezinde işlev gören ribozomal RNA gibi diğer RNA tiplerinin sentezini de yürütür. Bunun tersine ökaryotlar, hücre çekirdeklerinde, RNA polimeraz enziminin en az üç tipine sahiptir. Bu enzimlerden mRNA sentezinde kullanılana, RNA polimeraz II adı verilir. Diğer RNA polimerazlar, proteine tercüme edilmeyen RNA moleküllerinin transkripsiyonunu sağlarlar. Biraz sonra, transkripsiyonun tartışıldığı kısımda, mRNA sentezinin bakterilerde ve ökaryotlardaki ortak özelliklerini incelemeye başlayacağız ve daha sonra da bazı temel farklılıkları tanımlayacağız.

Bir RNA Transkriptinin Sentezi

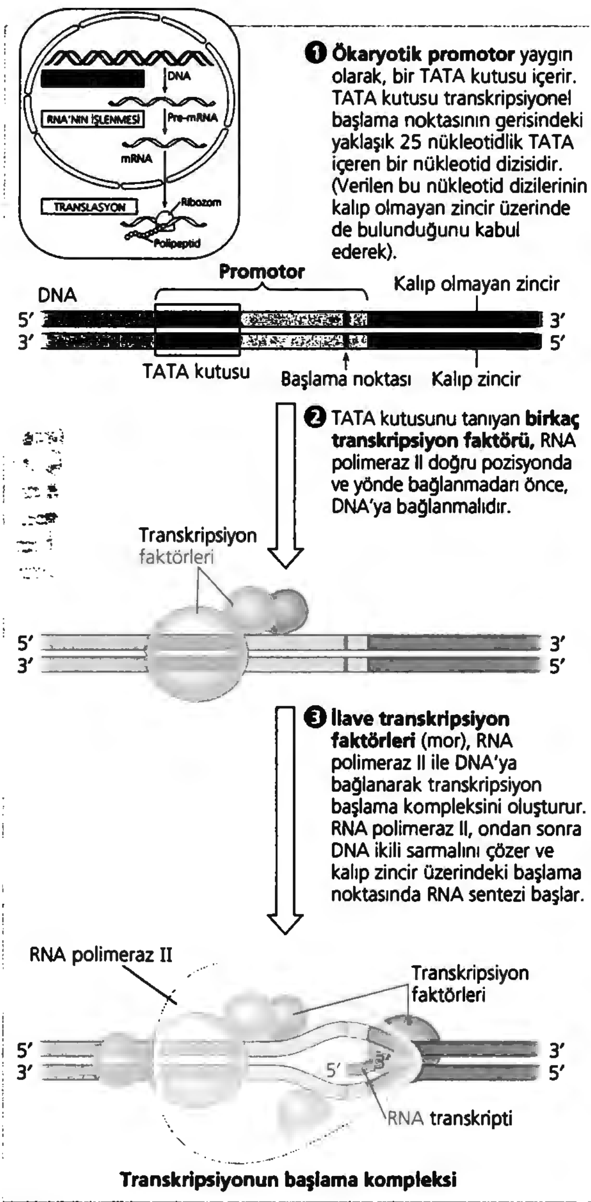
Transkripsiyonun üç evresi, Şekil 17.7'de görüldüğü ve sonrada tanımlandığı gibi, RNA zincirinin başlaması, uzaması ve sonlanmasıdır. Transkripsiyonun evrelerini ve transkripsiyonu tanımlarken kullanılan terimlere aşinalık kazanmak için, Şekil 17.7'yi inceleyiniz.

RNA Polimerazın Bağlanması ve Transkripsiyonun Başlaması

Bir genin promotoru, bünyesinde, transkripsiyon **başlama noktasını** (RNA sentezinin fiilen başladığı nükleotidi) içerir; ve tipik olarak başlama noktasından "yukarıya doğru" birkaç düzine nükleotid çifti şeklinde uzanır. RNA polimeraz, promotor üzerine kesin bir konum ve oryantasyonda bağlanır; bu nedenle promotorlar, RNA polimerazın bağlanacağı bölgeyi ve transkripsiyonun nerede başlayacağını belirlemenin dışında, DNA sarmalındaki iki zincirden hangisinin kalıp olarak kullanılacağını saptar.

Promotorun belirli kısımları, özellikle RNA polimerazın bağlanması bakımından önemlidir. Bakterilerdeki RNA polimerazın kendisi, promotoru özel olarak tanır ve promotora bağlanır. Ökaryotlarda, RNA polimerazın promotora bağlanmasına ve transkripsiyonun başlatılmasına **transkripsiyon faktörleri** adı verilen bir grup protein aracılık eder. RNA polimeraz II'nin ona bağlanması ancak promotora bazı transkripsiyon faktörleri bağlandıktan sonra gerçekleşebilir. Promotora bağlanan RNA polimeraz II ve transkripsiyon faktörlerinin oluşturduğu bu topluluğa **transkripsiyon başlama kompleksi** adı verilir. **Şekil 17.8**, transkripsiyon faktörlerinin rolünü ve başlama kompleksinin oluşumunda yer alan **TATA kutusu** denen çok önemli promotor DNA dizisini göstermektedir.

Ökaryotik RNA polimeraz II ve transkripsiyon faktörleri arasındaki etkileşim, ökaryotik transkripsiyonun kontrolünde, protein-protein etkileşimlerinin öneminin bir örneğidir.



▲ **Şekil 17.8 Bir ökaryotik promotorda transkripsiyonun başlaması.** Ökaryotik hücrelerde, transkripsiyon faktörleri olarak adlandırılan proteinler, transkripsiyonun RNA polimeraz II tarafından başlatılmasında aracılık eder.

? *Eğer bu şekil bakterilerdeki transkripsiyonun başlamasını gösteriyor olsaydı, RNA polimerazın promotor ile etkileşiminin nasıl farklı olacağını açıklayınız.*

(Şekil 16.22'de öğrendiğiniz gibi bir ökaryotik kromozomun DNA'sı, histonlar ve diğer proteinlerle kromatin şeklinde kompleks oluşturmuştur. Bu proteinlerin, transkripsiyon faktörlerinin DNA'ya ulaşabilmesini sağlamadaki rolleri, Bölüm 18'de tartışılacaktır). Uygun transkripsiyon faktörleri, promotor DNA'ya sıkı bir şekilde bağlandıktan sonra, polimeraz, doğru yönde bağlanır ve enzim, iki DNA zincirini çözerek kalıp zincir üzerinden transkripsiyonu gerçekleştirmeye başlar.

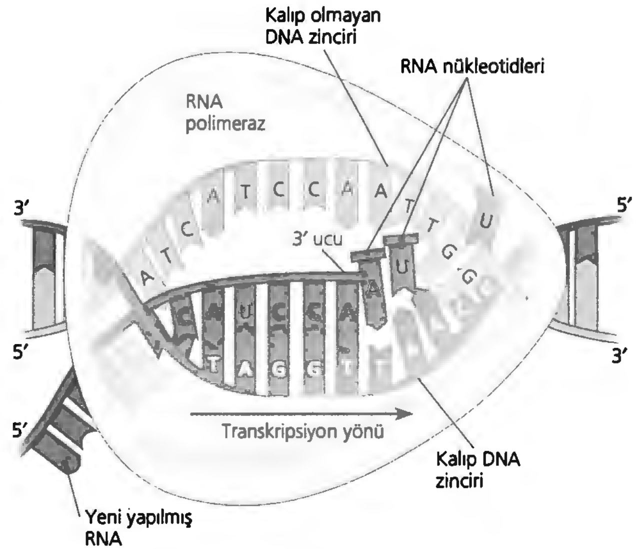
RNA Zincirinin Uzaması

RNA polimeraz DNA üzerinde ilerlerken ikili sarmalı çözmeye devam eder ve bağlı bulunduğu anda yaklaşık olarak 10-20 DNA nükleotidini, RNA nükleotidleri ile eş yapmaya maruz bırakır (**Şekil 17.9**). Enzim, ikili sarmal boyunca ilerleyerek yapılmakta olan RNA molekülünün 3'-ucuna nükleotidleri ekler. RNA sentezinin bu ilerleyen dalgasının ardından yeni sentezlenen RNA molekülleri kalıp DNA'sından ayrılarak çıkarılır; ve DNA ikili sarmalı tekrar oluşur. Ökaryotlardaki transkripsiyon, saniyede yaklaşık 40 nükleotidlik bir hızda ilerler.

Tek bir gen, bir konvoydaki kamyonlar gibi birbirini izleyen çok sayıda RNA polimeraz enzimi tarafından aynı anda transkripsiyona uğratılabilir. Her bir polimeraz enziminin arkasında, yapılmış olan RNA zinciri uzanır; her yeni zincirin uzunluğu, enzimin başlama noktasından itibaren üzerinde hareket ettiği kalıbın üzerinde ne kadar ilerlemiş olduğunu yansıtır (Şekil 17.25'deki mRNA moleküllerine bakınız). Aynı anda tek bir geni transkribe eden çok sayıdaki polimeraz enzimi topluluğu, genden kopyalanan mRNA miktarının artmasına neden olur; bu da hücrenin, kodlanan proteini bol miktarlarda yapmasına yardım eder.

Transkripsiyonun Sonlandırılması

Sonlandırılma mekanizması, bakteriler ve ökaryotlar arasında farklılık gösterir. Bakterilerdeki transkripsiyon, DNA üzerindeki sonlanma dizisi boyunca ilerler. Transkripsiyon geçiren terminatör (bir RNA dizisi), sonlanma sinyali olarak işlev



▲ **Şekil 17.9 Transkripsiyonun uzaması.** RNA polimeraz, DNA kalıp zincir boyunca hareket eder ve komplementer RNA nükleotidlerini, uzayan RNA transkriptinin 3' ucuna birleştirir. Polimerazın gerisinde, yeni RNA, kalıp olamayan zincir ile yeniden ikili sarmal oluşturan kalıp zincirden sıyrılarak atılır.

görür ve DNA'dan polimerazın ayrılmasına neden olur ve transkripti salar; bu transkript, translasyondan önce başka bir değişiklik istemez. Ökaryotlarda, RNA polimeraz II, poliadenilasyon sinyal dizisi adı verilen DNA üzerindeki bir dizinin transkripsiyonunu gerçekleştirir; bu dizi, öncül mRNA'daki poliadenilasyon sinyalini (AAUAAA) kodlamaktadır. Daha sonra, AAUAAA bölgesini yaklaşık 10-35 nükleotid geçtikten sonraki bir noktada, proteinlerle ilişki kurmuş olan büyüyen RNA, onu keserek enzimden serbest kalır ve öncül mRNA salınır. Daha sonra, öncül mRNA işlenir; bu olay, bir sonraki kısmın konusudur.

KAVRAM KONTROLÜ 17.2

1. **BAĞLANTI KUR** DNA polimeraz ve RNA polimerazın, nasıl işlev gördüklerini, bir kalıp ve primer gereksinimleri, sentez yönü ve kullandıkları nükleotidlerin tipi bakımından karşılaştırınız. Bakınız Şekil 16.17, sayfa 317.
2. Promotor nedir, ve bir transkripsiyon biriminin aşağı ucunda mı yoksa yukarı ucunda mı konumlanmıştır?
3. RNA polimerazın bir bakteri hücresinde ve bir ökaryot hücrede bulunan DNA üzerindeki doğru yerdeki genin transkripsiyonuna başlamasını sağlayan nedir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** X-ışınlarının, belirli bir genin promotorunun TATA kutusundaki dizide değişikliğe yol açtığını varsayalım. Bu olay, genin transkripsiyonunu nasıl etkileyecektir. (Bakınız Şekil 17.8).

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 17.3

Ökaryotik hücreler, transkripsiyondan sonra RNA'yı değişikliğe uğratır

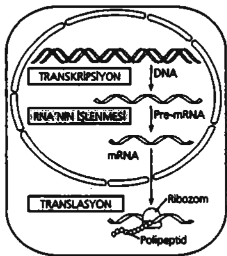
Ökaryotik hücre çekirdeğinde bulunan enzimler, genetik mesajlar sitoplazmaya gönderilmeden önce öncül mRNA'yı çeşitli yollarla değişikliğe uğratır. Primer transkriptin her iki ucu, bu **RNA'nın işlenmesi** sırasında, değiştirilir. Pek çok durumda da, daha sonra, molekülün bazı iç bölgeleri kesilip çıkarılır ve kalan parçalar birbiriyle birleştirilir. Bu değişiklikler, translasyona hazır olan bir mRNA üretir.

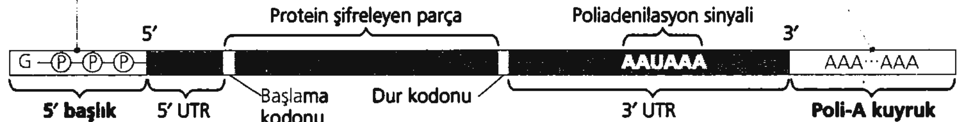
mRNA Uçlarının Değiştirilmesi

Öncül mRNA molekülünün her iki ucu özel bir yolla değiştirilir (**Şekil 17.10**). İlk olarak, 5′ uç sentezlenir; ilk 20-40 nükleotidin transkripsiyonundan sonra, 5′ ucuna guanin (G) nükleotidin değişik bir formu olan **5′başlık** başlık eklenir. mRNA çekirdekten çıkmadan önce, öncül mRNA molekülünün 3′ ucu da değiştirilir. Poliadenilasyon sinyali olan AAUAAA transkripsiyona uğradıktan biraz sonra, öncül mRNA'nın salındığını hatırlayınız. Bir enzim, 3′ ucunda, 50-250 arasında adenin (A) nükleotidi ekleyerek bir **poli-A kuyruğu** oluşturur. 5′ başlık ve poli-A kuyruğu, bazı önemli işlevleri paylaşır. Birincisi, onlar olgun mRNA'nın çekirdekten dışarıya çıkmasını kolaylaştırır. İkincisi, RNA'nın hidrolitik enzimler tarafından parçalanmasını engellerler. Ve üçüncüsü, mRNA sitoplazmaya ulaştığında ribozomların mRNA'nın 5′ ucuna tutunmasına yardım ederler. Şekil 17.10, başlık ve kuyruğu olan bir ökaryotik mRNA molekülü şemasını göstermektedir. Bu şekil, aynı zamanda, mRNA'nın 5′ve 3′ uçlarındaki tercüme edilmeyen bölgeleri (UTR ler) göstermektedir (bunlar 5′UTR ve 3′UTR olarak nitelendirilir). Bu UTR'ler, proteine tercüme edilmeyen mRNA kısımlarıdır; fakat onların ribozoma bağlanma gibi diğer işlevleri vardır.

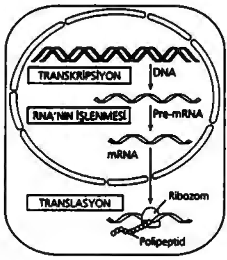
Kesintili (Split) Genler ve RNA Splaysı

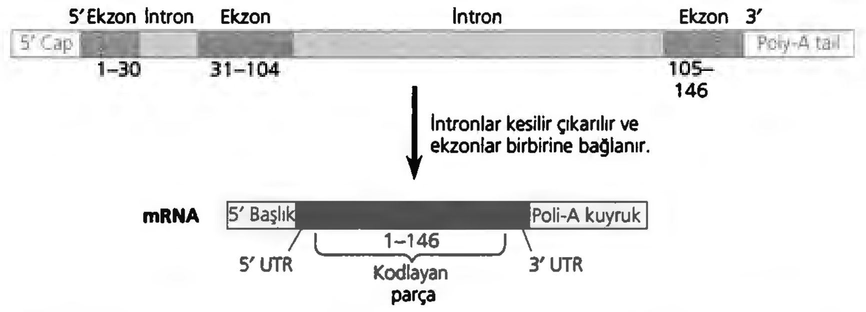
Ökaryotik çekirdekte gerçekleşen RNA işlenmesinin en fazla dikkat çeken evresi, başlangıçta sentezlendiği halde RNA molekülünden büyük bir bölümün uzaklaştırılmasıdır—bir kes-ve-yapıştır işlemi olan bu olay **RNA splaysı** olarak adlandırılır (**Şekil 17.11**). İnsan DNA molekülü üzerindeki bir transkripsiyon biriminin ortalama uzunluğu, yaklaşık olarak 27.000 nükleotid çiftidir; böylece, primer RNA transkriptinin uzunluğu da aynı olacaktır. Fakat bu dizinin yaklaşık olarak sadece 1.200 nükleotidlik bir kısmı, ortalama 400 amino asitlik uzunlukta bir proteini kodlamada kullanılır. (Her bir amino asidin nükleotid *üçlüsü* tarafından şifrelendiğini hatırlayınız.) Bu demektir ki çoğu ökaryotik genler ve onların RNA transkriptleri, kodlama yapmayan uzun nükleotid zincirlerine yani tercüme edilmeyen bölgelere sahiptir. Kodlama yap-





▲ **Şekil 17.10 RNA'nın işlenmesi: 5′ başlığın ve poli-A kuyruğun eklenmesi.** Enzimler, ökaryotik bir öncül-mRNA molekülünün iki ucunu değişikliğe uğratır. Değişikliğe uğratılmış olan uçlar, mRNA'nın çekirdekten çıkmasını kolaylaştırır ve mRNA'nın parçalanmadan korunmasına yardımcı olur. mRNA, sitoplazmaya ulaştığında değişikliğe uğramış uçlar, bazı sitoplazmik proteinlerle birleşerek ribozomların bağlanmasını kolaylaştırır. 5′ başlık ve poli-A kuyruk ve proteine tercüme edilmez; 5′ tercüme edilmeyen bölge (5′ UTR) ve 3′ tercüme edilmeyen bölge (3′ UTR) adı verilen kısımlar da tercüme edilmez.



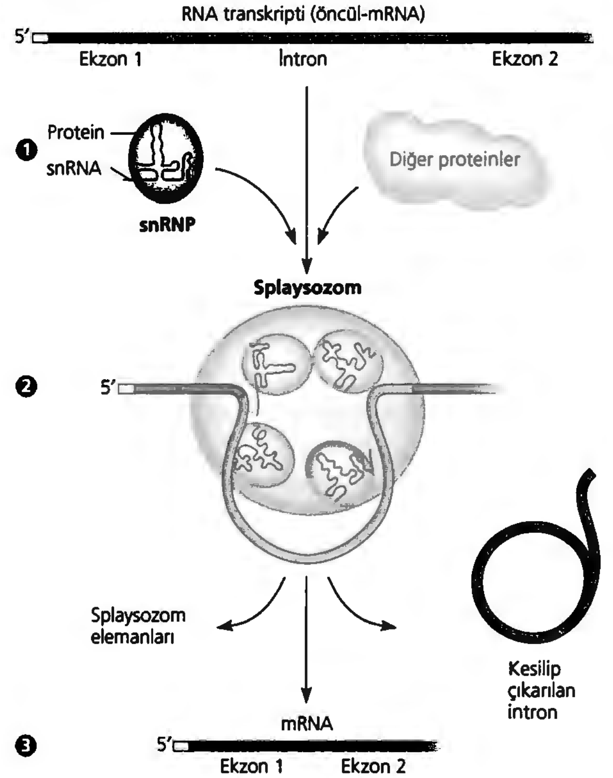


▲ **Şekil 17.11 RNA'nın İşlenmesi: RNA splaysı.** Burada görülen RNA molekülü, hemoglobin polipeptidlerinden biri olan β-globini kodlar. RNA'nın altındaki sayılar, kodonları ifade etmektedir; β-globin 146 amino asit uzunluğundadır. β-globin geni ve bunun öncül RNA transkripti, üç ekzona sahiptir; ve çekirdekten mRNA olarak ayrılacak dizilere karşılık gelir. (5′ UTR ve 3′ UTR, mRNA içerisinde yer aldıklarından dolayı ekzonların kısımlarıdır; ancak, onlar, protein şifrelemezler.) RNA'nın işlenmesi sırasında, intronlar kesilip çıkarılır ve ekzonlar birbiriyle birleştirilir. Çoğu gende, intronlar ekzonlardan daha büyüktür.

mayan bu dizilerin büyük bir kısmının kodlama yapan gen parçaları arasına serpiştirilmiş olması ve dolayısıyla da öncül-mRNA'daki kodlama yapan parçalar arasında bulunması daha da ilginçtir. Başka bir deyişle, bir ökaryotik polipeptidi kodlayan DNA nükleotid dizisi, sürekli olmayıp parçalara bölünmüştür. Kodlama yapan bölgeler arasına yerleşen kodlama yapmayan nükleik asit parçaları, arada bulunan diziler, kısacası **intron** olarak adlandırılır. Diğer bölgeler ise, sonuçta ifade edildikleri yani genellikle amino asitlere tercüme edildikleri için **ekzon** olarak adlandırılır. (RNA uçlarındaki ekzonların UTR'leri istisnadır; bunlar mRNA'nın kısımlarını oluşturur fakat proteine tercüme edilmezler. Bu istisnalardan dolayı, ekzonları çekirdeği *terk ettiğinde* RNA dizisi olarak dikkate almak yararlı olabilir.) *İntron* ve *ekzon* terimleri, hem RNA dizileri için ve hem de onları kodlayan DNA dizileri için kullanılır.

Bir genden primer transkript yapılırken, RNA polimeraz II DNA'daki intron ve ekzonları kopyalar; fakat, sitoplazmaya geçen mRNA molekülü, kısaltılmış bir versiyonudur. İntronlar RNA molekülünden kesilip çıkarılır ve ekzonlar mRNA molekülünü oluşturmak üzere bir araya getirilerek birleştirilir, bu şekilde kesintisiz bir kodlama dizisi elde edilir. Bu, RNA splaysı işlemidir.

Öncül mRNA'daki kes-yapıştır işlemi nasıl gerçekleşir? Araştırmacılar, RNA'nın kes-yapıştır işlemi ile ilgili sinyallerin, intronların sonlarında bulunan kısa nükleotid dizileri olduklarını öğrendiler. Bu ünitenin başında kendisiyle röportaj yaptığımız Joan Steitz (bakınız ss.246-247), *küçük nükleer ribonükleoproteinler,* ya da kısaltılmış olarak *snRNP* ("snurps" olarak okunurlar) olarak adlandırılan partiküller, bu ayıklanma bölgelerini tanırlar. Adından da anlaşılabileceği gibi, snRNP'ler, hücre çekirdeğinde yerleşmiş olup RNA ve protein moleküllerinden oluşmuştur. Bir snRNP partikülündeki RNA, *küçük nükleer RNA (snRNA)* olarak adlandırılır; ve her snRNA molekülü yaklaşık 150 nükleotid uzunluğundadır. Birçok farklı snRNP, ilave proteinlerle birleşerek neredeyse ribozom büyüklüğünde olan **splaysozom (spliceosome)** denen bir birliği oluşturur. Splaysozom, intron boyunca belirli yerlerle etkileşime girerek çabucak yıkılacak olan intronu ortama salar ve intronu kuşatan yan taraftaki iki ekzonu birbiriyle birleştirir (**Şekil 17.12**). snRNA'ların bu işlemleri katalizlediği, ayrıca kes-ve-yapıştır bölgesinin tanınmasında ve splaysozom oluşumunda görev aldığı ortaya çıkmaktadır.



▲ **Şekil 17.12 Öncül-mRNA'nın ayıklanmasında snRNP'lerin ve splaysozomun rolleri.** Çizim, öncül-mRNA transkriptinin sadece bir bölümünü göstermektedir; burada çizilenin ilerisinde ilave intron ve ekzonlar yerleşmiştir. ❶ Küçük nükleer ribonükleoproteinler (snRNP) ve diğer proteinler, ekzon ve intron içeren pre–mRNA molekülü üzerinde, splaysozom (spliceosome) adı verilen bir moleküler kompleks oluşturur. ❷ Splaysozom içerisinde snRNA, intron boyunca belirli yerlerdeki nükleotidler ile baz eşleşmesi yapar. ❸ Splaysozom, pre-mRNA'yı keser ve hızlı bir şekilde parçalanması için intronları salar; aynı zamanda ekzonları birbirine birleştirilir. Splaysozom, daha sonra dağılır ve sadece ekzonları içeren mRNA serbest kalır.

Ribozimler

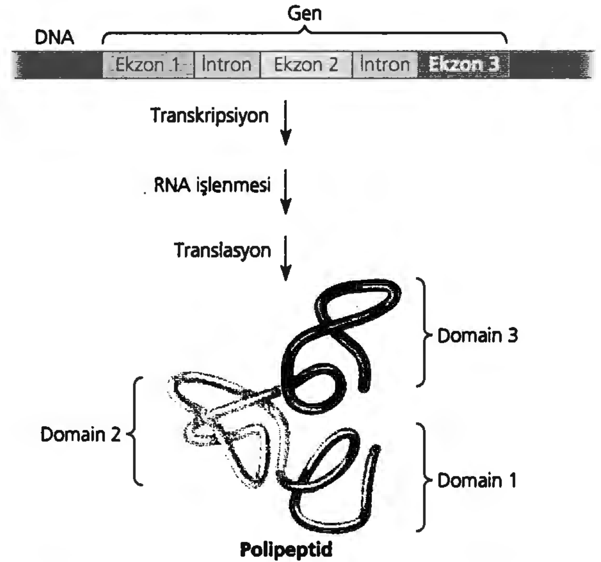
snRNA için bir katalitik rol fikri, enzim olarak işlev gören RNA molekülleri olan **ribozimlerin** keşfinden doğmuştur. Bazı organizmalardaki RNA splaysı, proteinler olmaksızın ya da ilave RNA molekülleri olmadan bile meydana gelebilir: İntron RNA, ribozim olarak işlev görerek kendisinin kesip çıkarma işlemini katalizler! Örneğin, silli bir birhücreli olan *Tetrahymena*'da canlının ribozomlarının elemanı olan ribozomal RNA'nın (rRNA) üretilmesinde, kendi kendine kesip-yapıştırma işleminin gerçekleştiği görülür. Öncül rRNA, fiilen kendi intronlarını ortadan kaldırır. Ribozimlerin keşfi, tüm biyolojik katalizörlerin proteinler olduğuna ilişkin fikri geçersiz kılmıştır.

RNA'nın üç özelliği, bazı RNA moleküllerinin enzim olarak işlev görmesini sağlar. Birincisi, RNA tek zincirli olduğundan RNA molekülünün bir bölgesi, aynı moleküldeki başka bir yerdeki komplementer bölgeyle baz-eşleşmesi gerçekleştirebilir; böylece molekül belirli bir üç boyutlu yapı kazanabilir. Özgül bir yapı, tıpkı enzimatik proteinler için olduğu gibi, ribozimlerin katalitik fonksiyonu için gereklidir. İkincisi, bir enzimatik proteindeki belirli amino asitler gibi, RNA'daki bazların bazıları, katalizleme işlemine katılabilen işlevsel gruplar içerirler. Üçüncüsü, RNA'nın diğer nükleik asit molekülleriyle (RNA ya da DNA) hidrojen bağları oluşturabilme yeteneği, onun katalitik aktivitesine özgüllük ekler. Örneğin splaysozomun RNA'sı ile primer RNA transkriptinin RNA'sı arasındaki komplementer baz eşleşmesi olayı, ribozimin kes-yapıştır işlemini katalizlediği yeri tam olarak tespit eder. Bu bölümde daha sonra, RNA'nın bu özelliklerinin hücredeki katalitik olmayan önemli rollerini (mRNA üzerindeki üç nükleotidli kodonların tanınması gibi) yerine getirmeye nasıl izin verdiğini göreceksiniz.

İntronların İşlevsel ve Evrimsel Önemi

EVRİM İntronların ve RNA splaysının evrimsel tarih boyunca seçici avantaj sağlayıp sağlamadığı, bir miktar tartışma konusudur. Nasıl olursa olsun, onların olası uyumsal faydasını düşünmek aydınlatıcıdır. Çoğu intron için özgül fonksiyonlar henüz tanımlanmamıştır; fakat en azından bazıları, gen aktivitesini düzenleyen diziler içerir; ve bir çoğu, gen ürünlerini etkiler.

Genlerdeki intronların varlığının önemli bir sonucu, tek bir genin birden fazla tipte polipeptidi kodlayabilmesidir. Birçok genin, RNA'nın işlenmesi sırasında hangi parçaların ekzon olarak işlem göreceğine bağlı olarak iki ya da daha fazla sayıda farklı polipeptidi ürettikleri bilinmektedir; bu olay **alternatif RNA splaysı** olarak bilinir (bakınız Şekil 18.13). Örneğin, meyve sineklerindeki eşey farklılıkları, büyük ölçüde, belirli genlerden transkripsiyonla elde edilmiş RNA'nın erkeklerde ve dişilerde nasıl farklı şekilde kesilip tekrardan birleştirilmesine bağlıdır. İnsan Genom Projesinden elde edilen sonuçlar (Bölüm 21'de tartışılmıştır), alternatif RNA splaysını, insanların bir yuvarlak solucandaki (nematod) kadar aynı sayıda gene sahip olmasının bir nedeni olarak ileri sürmektedir. Alternatif splayzdan dolayı, bir organizmanın ürettiği farklı protein ürünlerin sayısı, onun gen sayısından çok daha fazla olabilir.



▲ **Şekil 17.13 Ekzonlar ve protein domainleri arasındaki ilişki.**

Proteinler, sıklıkla, **domain** adı verilen farklı yapısal ve işlevsel bölgelerden meydana gelmiş bir modüler mimariye sahiptir. Örneğin, bir enzimin bir domaini aktif bölgeyi içerirken, diğeri enzimin hücre zarına tutunmasını sağlayabilir. Pek çok durumda, farklı ekzonlar proteinin farklı domainlerini kodlarlar (**Şekil 17.13**).

Bir gende intronların varlığı, *ekzon karılması* olarak bilinen bir sürecin sonucu olarak yeni ve potansiyel olarak faydalı olan proteinlerin evrimini kolaylaştırabilir. İntronlar, bir genin allellerinin ekzonları arasındaki krossing over olasılığını artırır –basit olarak, şifre veren diziyi kesmeksizin krossing overin gerçekleşebileceği daha fazla bölge sağlayarak. Bu olay, ekzonları yeni kombinasyonlarıyla ve yapısı ve işlevi değişmiş proteinlerle sonuçlanabilir. Aynı zamanda, tamamen farklı olan genler (allel olmayan) arasında, bazen, ekzonların karıştırıldığını ve eşleştirildiğini düşünebiliriz. Her iki tür ekzon karılması, yeni işlev kombinasyonlarına sahip olan yeni proteinlerin doğmasına yol açmış olabilir. Bu karılma işleminin çoğu, faydalı olmayan değişikliklerle sonuçlanırken bazen faydalı varyantlar meydana gelebilir.

KAVRAM KONTROLÜ 17.3

1. Yaklaşık olarak 20.000 civarında insan geni olmasına karşın insan hücreleri 75.000-100.000 farklı proteini nasıl yapabilir?
2. RNA splaysı videoya kayıt yapmaya nasıl benzerlik gösterir? Bu analojide intronlar neye karşılık gelecektir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** mRNA'larından başlığı kaldıran bir ajan ile işleme sokulmuş olan hücrelerde bunun etkisinin ne olması beklenecektir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **17.4**

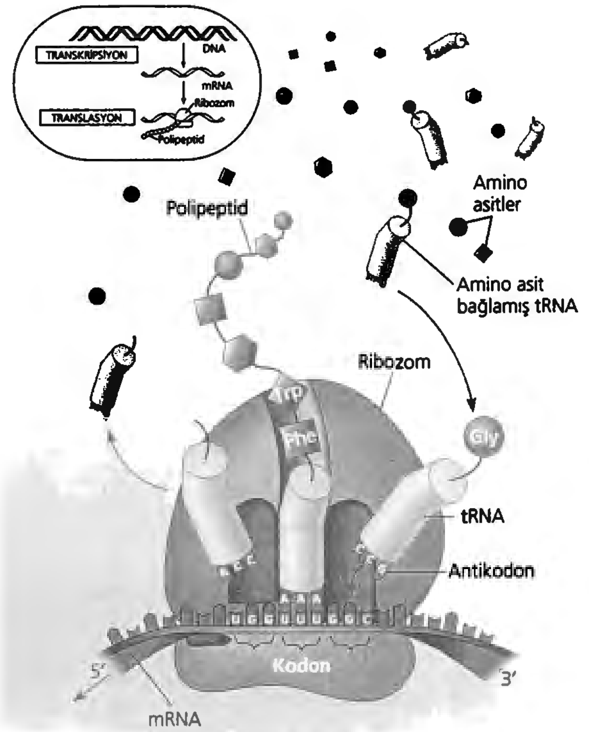
Translasyon, RNA yönetiminde polipeptid sentezidir: *yakından bakış*

Şimdi, genetik bilginin mRNA'dan proteine nasıl aktığını daha yakından inceleyeceğiz—translasyon olayı. Transkripsiyonu incelerken yaptığımız gibi, önemli farklılıklara da işaret ederek bakterilerde ve ökaryotlarda gerçekleşen translasyonun temel basamakları üzerinde yoğunlaşacağız.

Translasyonun Moleküler Elemanları

Hücre, translasyon işleminde, genetik mesajı tercüme eder ve buna uygun olarak bir polipeptid sentezler. Mesaj, mRNA molekülü üzerindeki bir seri kodondan oluşur; tercüman ise **transfer RNA (tRNA)** olarak adlandırılır. tRNA'nın işlevi, sitoplazmanın amino asit havuzundan amino asitleri alarak ribozomdaki büyüyen polipeptide taşımaktır. Bir hücre, diğer bileşiklerden sentezlediği ya da kendisin çevreleyen çözeltiden alarak sitoplazmasında depoladığı 20 değişik amino aside sahiptir. Proteinlerden ve RNA'lardan yapılmış bir yapı olan ribozom, kendisine tRNA tarafından getirilen her amino asidi uzayan polipeptid zincirinin ucuna ekler (**Şekil 17.14**).

Translasyon, prensip olarak basittir; fakat özellikle ökaryotik hücredeki biyokimyası ve mekaniği karmaşıktır. Translasyonu tartışırken, bu olayın bakterilerde görülen biraz daha az karmaşık olan versiyonu üzerinde yoğunlaşacağız. Önce, bu hücresel süreçte rol alan önemli oyunculardan bazılarına göz atalım, ve daha sonra, bunların bir polipeptidi yapmak üzere birlikte nasıl çalıştıklarını görelim.



▲ **Şekil 17.14 Translasyon: temel bakış.** Bir mRNA molekülü ribozom üzerinde hareket ederken kodonlar, amino asitler şeklinde birer birer tercüme edilir. Tercüme ediciler, tRNA molekülleri olup her bir tRNA'nın bir ucunda özgül bir antikodon ve diğer ucunda belirli bir amino asit bulunur. Antikodon, mRNA üzerindeki komplementer kodona hidrojen bağlarıyla bağlandığında tRNA, uzayan polipeptid zincirine taşıdığı amino asidini ekler. İzleyen şekiller bakteri hücresindeki translasyonun bazı ayrıntılarını göstermektedir.

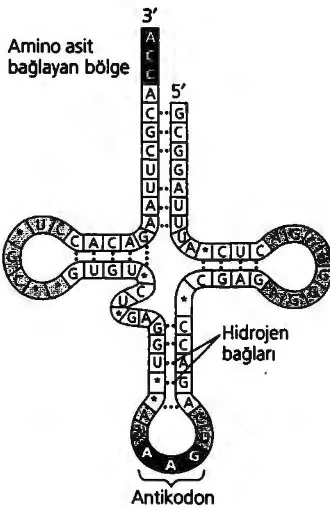
ANİMASYON **BioFlix** Protein sentezi konusunda hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** sitesindeki Çalışma Alanını ziyaret ediniz.

Taşıyıcı RNA'nın Yapısı ve İşlevi

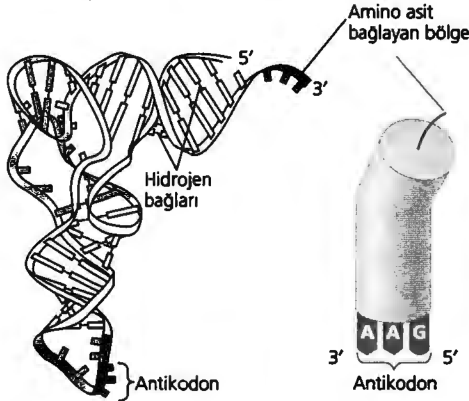
Bir genetik mesajın özel bir amino asit dizisi şeklinde translasyonunda anahtar olan tRNA molekülleri, tamtamına birbirinin aynı değildirler; tRNA moleküllerinin her tipi, belirli bir mRNA kodonunu, belirli bir amino aside tercüme eder. Bir tRNA molekülü ribozoma ulaştığında, bir ucunda özgül bir amino asit taşımaktadır. tRNA'nın diğer ucundaki nükleotid üçlüsü **antikodon** olarak adlandırılır; ve bu bölge mRNA üzerindeki komplementer kodonla baz eşleşmesi yapar. Örneğin, mRNA kodonunun GGC olduğunu farz edin, bu durumda kodon, glisin amino asiti olarak tercüme edilecektir. CCG antikodonuna sahip tRNA, bir taraftan hidrojen bağları ile kodona bağlanır ve diğer ucunda glisini taşır. (Şekil 17.4'de ribozoma yaklaşarak gelen tRNA'ya bakınız). Bir mRNA molekülü ribozom üzerinde hareket ettirilirken, translasyon esnasında her ne zaman GGC kodonu ile karşılaşırsa polipeptid zincirine glisin eklenecektir. Bildirilen sıradaki amino asitlerin tRNA'lar tarafından taşınması ve ribozomların, bu amino asitleri zincire eklemesiyle genetik mesaj kodon kodon tercüme edilir. tRNA molekülü, bir anlamda tercümandır; nükleik asit kelimesini okuyabilir (mRNA kodonu) ve onu protein kelimesi (amino asit) olarak yorumlar.

mRNA gibi diğer hücresel RNA tipleri, taşıyıcı RNA molekülleri de kalıp DNA'lardan transkribe edilir. Bir ökaryotik hücrede, mRNA'ya benzer şekilde, tRNA da çekirdekte yapılır ve çekirdekten translasyonun yapıldığı sitoplazmaya aktarılmak zorundadır. Bakterilerde ve ökaryotik hücrelerdeki her tRNA molekülü, sitosolde bulunan kendisine özgün amino asiti toplayıp, bu amino asitleri ribozomdaki polipeptid zincirine taşıma ve biriktirmede tekrar tekrar kullanılır; ve ondan sonra, ribozomdan ayrılarak başka bir amino asidi toplamaya hazırdır.

Bir tRNA molekülü sadece yaklaşık 80 nükleotid uzunluğunda tek bir RNA zincirinden oluşmuştur (yüzlerce nükleotid uzunlukta olan pek çok mRNA molekülü ile karşılaştırınız). Diğerleriyle hidrojen bağları kurabilen nükleotid bazlarının komplementer karşılıklarının varlığından dolayı, bu tek zin-



(a) İki boyutlu yapı. Tüm tRNA'ların amino asitlerin bağlandığı baz dizisi 3′ucunda bulunduğu gibi, dörtlü baz eşleşmelerinin olduğu bölgelerin bulunuşu ve üç adet ilmek yapısının görülmesi karakteristik özellikleridir. Antikodon üçlüsü, her bir tRNA tipi için özeldir. (Yıldız işareti, tRNA için karakteristik olan ve kimyasal olarak değişikliğe uğramış bazları işaret etmektedir. Değişikliğe uğramış bazların tRNA'nın işlevine ne şekilde katkı yaptığı, henüz anlaşılmamıştır.)



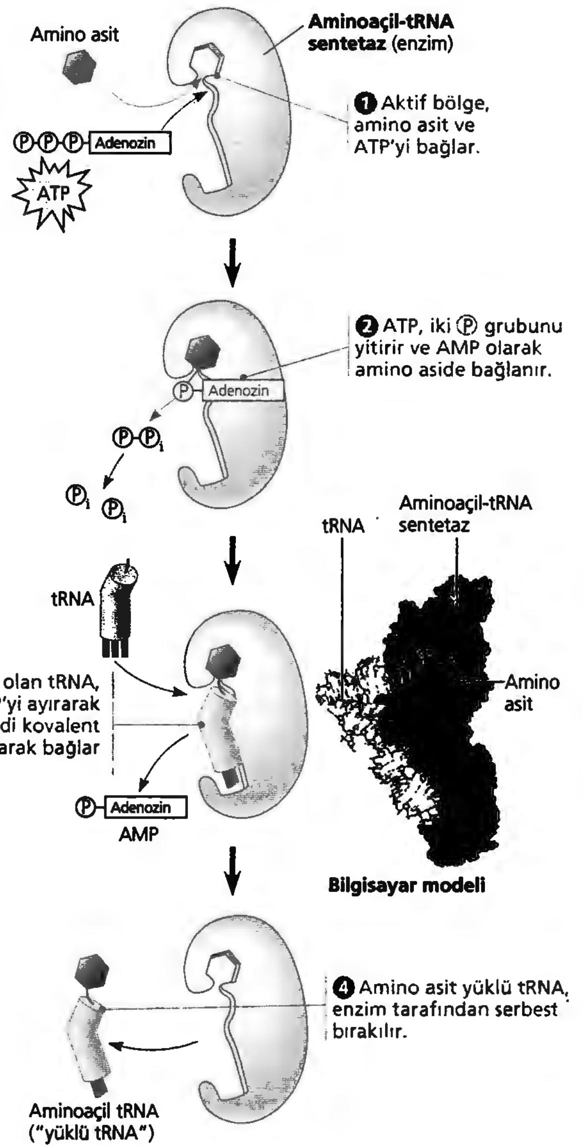
(b) Üç boyutlu yapı



(c) Bu kitapta kullanılan **sembol**

▲ **Şekil 17.15 Taşıyıcı RNA'nın (tRNA) yapısı.** 5′→3′ yönünde yazılan kodonlarla uygunluk sağlaması açısından, antikodonlar alışıldığı gibi 3′→5′ yönünde yazılır (bakınız Şekil 17.14). Baz eşleşmesi kuralları gereği, RNA zincirleri DNA'dakine benzer şekilde antiparalel olmalıdır-lar. Örnek olarak, 3′-AAG-5′ antikodonu, 5′-UUC-3′ mRNA kodonu ile eş yapar.

cir, kendi üstüne katlanabilir ve üç boyutlu yapıya sahip bir molekül oluşturabilir. Bu baz eşleşmesini göstermek üzere molekül tek bir düzlemde yassılaştırıldığında, bir tRNA molekülü yonca yaprağı şeklinde gözükür (**Şekil 17.15a**). tRNA aslında dönüş yapar ve kabaca L-şeklinde, üç boyutlu kompakt bir yapı oluşturacak şekilde katlanır (**Şekil 17.15b**). L'nin bir ucunda, özgül mRNA kodonuna bağlanan özelleşmiş baz üçlüsü olan antikodon bulunduran halkasal bir çıkıntı vardır. L-şeklindeki tRNA molekülünün diğer ucundan, 3′ucu çıkıntı yapar; bu kısım, bir amino asidin bağlandığı yerdir. Böylece, tRNA molekülünün yapısı, işlevine uyar.



▲ **Şekil 17.16 Aminoaçil-tRNA sentetaz, özgül bir amino asiti tRNA'ya bağlar.** tRNA ve amino asitin birbirine bağlanması ATP'nin harcanmasıyla ortaya çıkan endergonik bir olaydır. ATP, AMP'yi (adenozin monofosfat) oluşturarak iki fosfat grubunu kaybeder.

Bir genetik mesajın doğrulukla tercümesi, moleküler tanımanın iki aşamasını gerektirir. İlk olarak, belirli bir amino asidi belirleyen mRNA kodonuna bağlanan bir tRNA, başka birisini değil sadece o amino asiti ribozoma taşımalıdır. tRNA ve amino asidin doğru eşleşmesi, **aminoaçil-tRNA sentetaz** adı verilen ilişkili bir enzim ailesi tarafından gerçekleştirilir (**Şekil 17.16**). Aminoaçil-tRNA sentetazın her bir tipinin

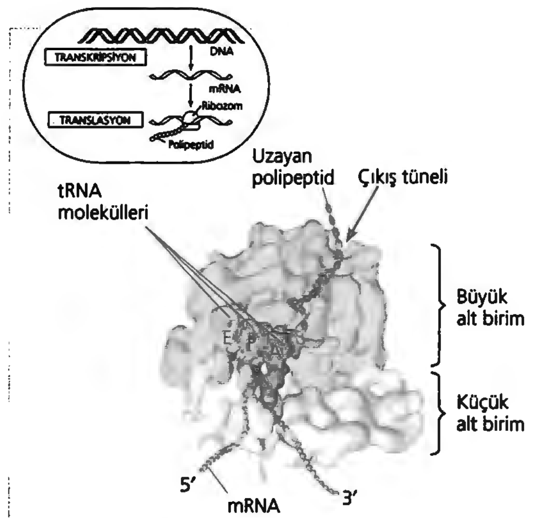
aktif merkezi, sadece özgül amino asit ve tRNA kombinasyonuna uyar. (tRNA'nın antikodon ucu ve amino asit tutunma ucunun her ikisi de, özgül uyumu garantilemede alettirler.) Her amino asit için bir enzim olmak üzere, hücrede 20 farklı sentetaz vardır; her sentetaz, kendi belirli amino asidini kodlayan tüm farklı tRNA'lara bağlanabilir. Sentetaz, ATP'nin hidroliziyle yürütülen bu süreçte, kendi tRNA'sına amino asidin kovalent olarak bağlanmasını katalizler. Sonuçta oluşan ve aynı zamanda yüklü tRNA adı da verilen aminoaçil tRNA, enzimden salınır ve ondan sonra, ribozom üzerindeki uzayan polipeptid zincirine kendi amino asidini vermeye uygundur.

Moleküler tanımanın ikinci örneği, tRNA antikodonunun uygun mRNA kodonu ile eşleşmesidir. Eğer, bir amino asidi tanımlayan her bir mRNA kodonuna karşılık, bir tip tRNA olsaydı 61 adet tRNA molekül tipi olacaktı (bakınız Şekil17.5). Gerçekte sadece yaklaşık 45 çeşit tRNA vardır; bu durumda bazı tRNA'lar, birden daha fazla sayıda kodonu tanıyıp bağlanmak zorundadır. Bir kodonun üçüncü bazı ve tRNA antikodonundaki bunun karşılığı olan baz arasındaki baz-eşleşmesi kuralları, diğer kodon pozisyonlarındakilerle oranla daha esnek olduğundan böyle çok yönlülüğün sağlanması olasıdır. Örneğin, bir tRNA antikodonunun 5' ucundaki U nükleotid bazı, bir mRNA kodonunun üçüncü pozisyonundaki (3' ucunda) A ya da G'den herhangi birisiyle eş oluşturabilir. Bu kodon pozisyonundaki esnek baz-eşleşmesi, **wobble** olarak adlandırılır. Wobble, herhangi bir amino asit için eş kodonlarındaki farklılığın, niçin en fazla, onların üçüncü nükleotid bazında olduğunu, fakat diğer bazlarda olmadığını açıklar. Örneğin, antikodonu 3'-UCU-5' olan bir tRNA, her ikisi de arjinini kodlayan 5'-AGA-3' ya da 5'-AGG-3' şeklindeki mRNA kodonlarıyla (bakınız Şekil 17.5) baz eşleşmesi yapabilir.

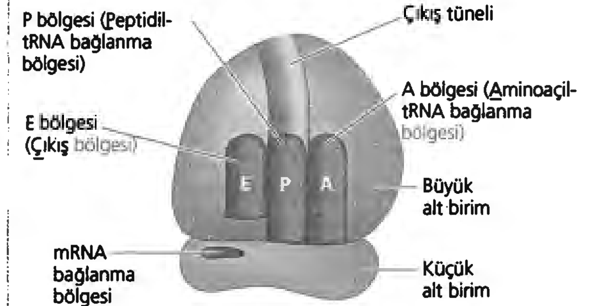
Ribozomlar

Ribozomlar, protein sentezi sırasında tRNA antikodonlarının mRNA kodonları ile özgül çift oluşturmasını kolaylaştırır. Ribozom, büyük ve küçük alt birimlerden oluşmuştur; bu alt birimlerin her biri proteinlerden ve bir ya da daha fazla sayıda **ribozomal RNA (rRNA)** adı verilen moleküllerden yapılmıştır **(Şekil 17.17)**. Ökaryotlarda, alt birimler çekirdekçikte yapılır. Ribozomal RNA genleri transkribe edilir; bu RNA işlenir ve sitoplazmadan taşınan proteinlerle birleştirilir. Sonuçta yapımı tamamlanan ribozom alt birimler, daha sonra, çekirdek porlarından sitoplazmaya aktarılır. Bakterilerin ve ökaryotların her ikisinde de büyük ve küçük alt birimler, sadece bir mRNA'ya bağlandıklarında işlevsel bir ribozom oluşturmak üzere bir araya gelirler. Bir ribozom kütlesinin yaklaşık üçte biri proteinlerden yapılmıştır; geriye kalanı rRNA'lardan oluşmuş olup ya üç molekül (bakterilerde) ya da dört molekül (ökaryotlarda) içerir. Pek çok hücre binlerce ribozoma sahip olduğundan rRNA, hücredeki RNA'nın en bol bulunan tipidir.

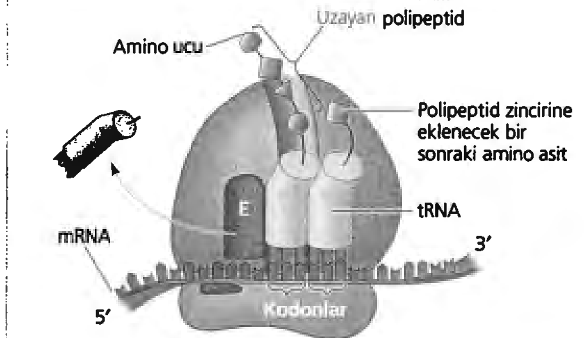
Bakteri ve ökaryot ribozomları, yapı ve işlev yönünden oldukça benzer olmalarına karşın, ökaryotların ribozomları biraz daha büyüktür ve moleküler kompozisyon bakımından prokaryotların ribozomlarından kısmen farklıdırlar. Bu farklılıklar tıbbi açıdan önemlidir. Belirli antibiyotikler, ökaryotik ribozomların protein yapma yeteneğini inhibe etmeksizin bakteri ribozomlarını etkisiz hale getirmektedir. Tetrasiklin ve streptomisinin de aralarında bulunduğu ilaçlar, bakteriyel enfeksiyonlarla savaşta kullanılır.



(a) İş gören ribozomun bilgisayar modeli. Bu şekil, bir bakteri ribozomunun modeli olup genel biçimini göstermektedir. Ökaryotik ribozom, kabaca buna benzerdir. Ribozom alt birimi ribozomal RNA moleküllerinin ve proteinlerin oluşturduğu bir komplekstir.



(b) Bağlanma bölgelerini gösteren şematik bir model. Ribozom, bir adet mRNA bağlanma bölgesine ve P, A ve E bölgeleri olarak bilinen üç adet tRNA bağlanma bölgesine sahiptir. Bu şematik ribozom daha sonraki çizimlerde de görülecektir.



(c) mRNA ve tRNA ile ilgili şematik model. Bir tRNA, antikodon bir mRNA kodonu ile baz eşleşmesi yaptığında, bağlanma bölgesine yerleşir. P bölgesi, uzayan polipeptide bağlı olan tRNA'yı tutar. A bölgesi ise polipeptid zincirine eklenecek bir sonraki amino asidi taşıyan tRNA'yı tutar. Atılan tRNA, E bölgesinden ayrılır.

▲ **Şekil 17.17 İş gören bir ribozomun anatomisi.**

Ribozomun yapısı, mRNA'nın amino asit taşıyan tRNA'larla bir araya getirilmesi işlevini yansıtmaktadır. Her bir ribozom, Şekil 17.17'de tanımlandığı gibi, mRNA'nın bağlandığı bölgeye ilave olarak tRNA için üç adet bağlanma bölgesine sahiptir. **A bölgesi** (aminoaçil-tRNA bağlanma bölgesi) zincire eklenecek bir sonraki amino asiti taşıyan tRNA'yı bağlarken, **P bölgesi** (peptidil-tRNA bağlanma bölgesi) uzamakta olan peptid zincirini taşıyan tRNA'yı bağlar. Taşıdığı amino asiti bırakan tRNA'lar, ribozomu **E bölgesinden** (çıkış bölgesi) terk eder. Ribozom, tRNA ve mRNA'yı birbirine yakın konumda tutar; ve yeni amino asiti uzamakta olan peptidin karboksil ucuna eklemek üzere yerleştirir. Daha sonra da peptid bağının oluşumunu katalizler. Polipeptid daha uzun hale gelince, ribozomun büyük alt birimindeki *çıkış tüneline* geçer. Polipeptid tamamlandığı zaman, çıkış tünelinden geçerek ortama salınır.

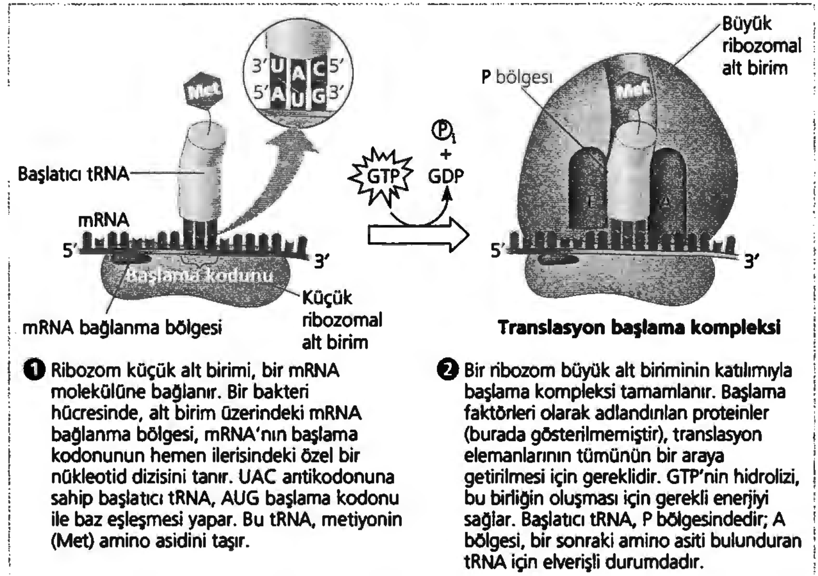
Ribozomun yapı ve fonksiyonun her ikisinden de öncelikle sorumlu olanın protein değil rRNA olduğuna ilişkin hipotezi, çok sayıda kanıt güçlü bir şekilde desteklemektedir. Büyük ölçüde dış tarafta bulunan proteinler, rRNA molekülleri translasyon sırasında katalizlemeyi gerçekleştirirken, bu moleküllerde meydana gelen biçim değişikliklerini destekler. Ribozomal RNA, iki alt birim ile A ve P bölgeleri arasındaki ara yüzün temel bileşenidir; ve rRNA, peptid bağı oluşumunun katalizörüdür. Böylece, ribozom, bir tane kocaman ribozim olarak değerlendirilebilir!

Bir Polipeptidin Yapımı

Translasyonu, yani bir polipeptid zincirinin sentezini, üç evreye ayırabiliriz (transkripsiyondakine benzer şekilde): başlama, uzama ve sonlanma. Bu üç evrenin hepsi, translasyon işleminde yardımcı olan protein "faktörlere" gereksinim duyar. Zincirin başlaması ve uzaması için aynı zamanda enerjiye gereksinim vardır. Bu enerji, ATP'ye çok benzer bir molekül olan guanozin trifosfatın (GTP) hidrolizinden sağlanır.

Birleşerek Ribozomun Oluşması ve Translasyonun Başlaması

Translasyonun başlama evresi, mRNA'yı, polipeptid zincirinin ilk amino asidini taşıyan tRNA'yı ve ribozomun iki alt birimini bir araya getirir (**Şekil 17.18**). İlk olarak, ribozomal küçük alt birim hem mRNA'ya hem de methionin amino asidini taşıyan özel bir başlatıcı tRNA'ya bağlanır. Bakterilerde, küçük alt birim, bu ikisine sırayla bağlanabilir; küçük alt birim, başlama kodonu olan AUG'nin hemen yukarısında özgül bir RNA dizisindeki mRNA'ya bağlanır. (Üçüncü Ünitenin başında röportajını vermiş olduğumuz Joan Steitz, mRNA üzerindeki bağlanma bölgesini keşfetti ve bu bölge ile işe karışan ribozomal RNA arasındaki komplementer baz eşleşmesini gösterdi.)



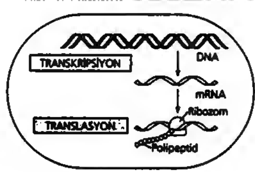
▲ **Şekil 17.18 Translasyonun başlaması.**

Ökaryotlardaki küçük alt birim, henüz bağlanmış olan başlatıcı tRNA ile, mRNA'nın 5′ başlığına bağlanır ve ondan sonra hareket eder, ya da başlama kodonuna ulaşıncaya kadar mRNA boyunca akış yönünde *tarama yapar*; başlatıcı tRNA, daha sonra, başlama kodonu olan AUG ile hidrojen bağlarıyla bağlanır. Her iki durumda da başlama kodonu, translasyonun başlamasına sinyal verir; bu önemlidir, çünkü mRNA için kodon okuma çerçevesini belirlemektedir.

mRNA, başlatıcı tRNA ve ribozom küçük alt biriminin birleşmesini, bu oluşuma büyük ribozomal alt birimin bağlanması izler; böylece *translasyon başlama kompleksi* tamamlanmış olur. *Başlama faktörleri* adı verilen proteinler, bu birimlerin hepsini bir araya getirmek için gereklidir. Hücre aynı zamanda, başlama kompleksini oluşturmak için GTP molekülünün hidrolizinden enerji sağlar. Başlama olayı tamamlandığında, başlatıcı tRNA, ribozomun P bölgesine yerleşir ve boş olan A bölgesi, bir sonraki amino açil tRNA'nın bağlanması için hazırdır. Bir polipeptidin, daima tek bir yönde sentezlendiğine dikkat ediniz; bu süreçte sentez, aynı zamanda N-ucu adı verilen amino ucundaki başlangıç amino asidi olan metiyoninden C-ucu da denen karboksil ucundaki son amino aside doğru ilerler (bakınız Şekil 5.17).

Polipeptid Zincirinin Uzaması

Translasyonun uzama evresinde, büyüyen zincirin C-ucundaki önceki amino aside amino asitler tek tek eklenir. Her ekleme, *uzama faktörleri* denen birçok proteinin iştirakini gerektirir ve bu olay, **Şekil 17.19**'da tanımlanan üç aşamalı bir döngüde gerçekleşir. Enerji harcaması, birinci ve üçüncü basamaklarda olur. Kodon tanıma, bir tane GTP molekülünün hidrolizini ister; bu olay, bu basamağın doğruluğunu (kesinliğini) ve etkinliğini artırır. Bir tane GTP daha, translokasyon basamağı için enerji sağlamak üzere hidroliz edilir.



Polipeptidin Amino ucu

mRNA

5′

3′

E

P bölgesi

A bölgesi

GTP

GDP + Ⓟi

❶ Kodon tanıma. Gelen aminoaçil tRNA'nın antikodonu, A bölgesindeki komplementer mRNA kodonu ile baz çifti oluşturur. GTP'nin hidrolizi, bu adımın doğruluğunu ve etkinliğini artırır. Burada gösterilmemiş olmasına karşın, birçok farklı amino açil tRNA mevcuttur; fakat, sadece bir tanesi, uygun bir antikodon ile bağlanacak ve döngünün ilerlemesine izin verecektir.

❷ Peptid bağı oluşumu. Büyük ribozomal alt birimin bir rRNA molekülü, A bölgesindeki yeni amino asidin amino grubu ve P bölgesindeki uzayan polipeptidin karboksil ucu arasında peptid bağı oluşumunu katalizler. Bu basamak, P bölgesindeki tRNA'dan polipeptidi kaldırır ve onu, A bölgesindeki tRNA üzerindeki amino aside bağlar.

❸ Translokasyon. Ribozom, A bölgesindeki tRNA'yı P bölgesine geçirir. Aynı zamanda, P bölgesindeki boş tRNA, kendisinin serbest kalacağı yer olan E bölgesine hareket eder. mRNA, kendisine bağlı tRNA'ları ile birlikte hareket eder ve tercüme edilecek bir sonraki kodonu A bölgesine getirir.

Ribozom bir sonraki amino açil tRNA için hazırdır

▲ **Şekil 17.19 Translasyonun uzama evresi döngüsü.** GTP'nin hidrolizi, uzama sürecinde önemli rol oynar. Uzama faktörleri olarak isimlendirilen proteinler burada gösterilmemiştir.

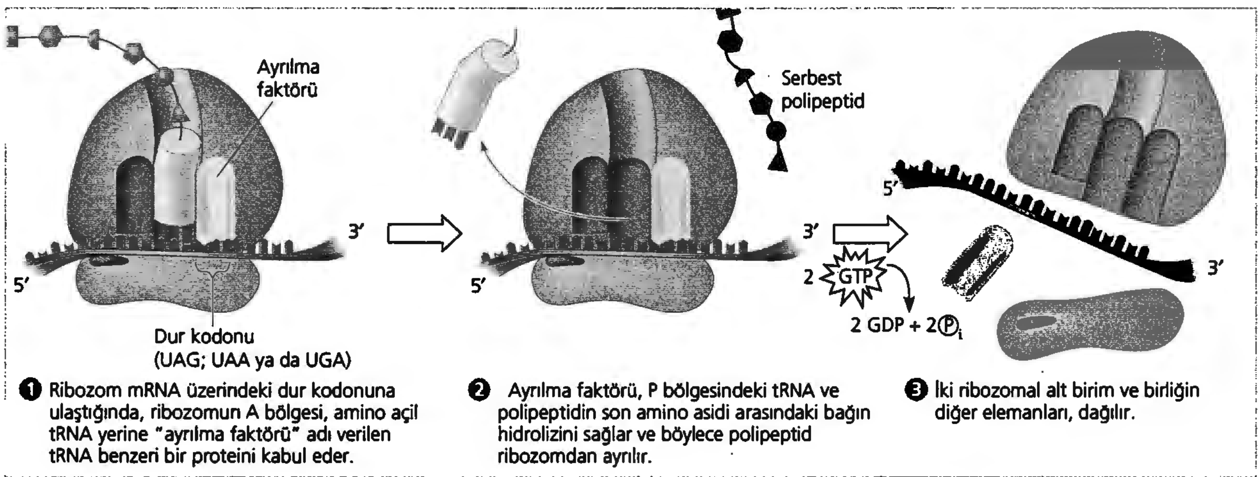
mRNA, 5′ ucu önce gelmek üzere, ribozom boyunca sadece bir yönde ilerler; bu ribozomun mRNA üzerinde 5′→3′ yönünde ilerlemesi demektir. Önemli nokta, ribozom ve mRNA'nın birbirine göreceli olarak kodon kodon tek yönde ilerlemesidir. Uzama döngüsü, bakterilerde, saniyenin onda birinden daha az sürede tamamlanır ve döngü, polipeptid zinciri tamamlanıncaya dek her bir amino asidin eklenmesinde tekrarlanır.

Translasyonun Sonlanması

Translasyonun son evresi, sonlanmadır (**Şekil 17.20**, bir sonraki sayfada). Uzama, mRNA üzerindeki dur kodonunun ribozom üzerindeki A bölgesine ulaşmasına dek devam eder. Nükleotid baz üçlüleri olan UAA, UAG ve UGA amino asit kodlamaz; fakat bu üçlüler, onun yerine, translasyonu durduran sinyaller olarak iş görür. *Salma faktörü* adı verilen , bir aminoaçil tRNA'ya biçimsel olarak benzerlik gösteren bir protein, doğrudan A bölgesindeki durma kodonuna bağlanır. Salma faktörü, polipeptid zincirine bir amino asit yerine bir su molekülünün katılmasına neden olur. (Sulu hücresel ortam içerisinde kullanıma hazır bol miktarda su vardır.) Bu reaksiyon, tamamlanmış polipeptid ve P bölgesinde bulunan tRNA arasındaki bağın kırılmasına (hidrolizine) neden olur ve polipeptidi, ribozomun büyük alt birimindeki çıkış tünelinden dışarıya salar. Translokasyon kompleksinin arta kalan kısmı, daha sonra, başka protein faktörlerin yardım ettiği çok basamaklı bir işlemde birbirinden ayrılır. Translasyon kompleksinin bozulması, iki tane daha GTP molekülünün hidrolizini gerektirir.

Poliribozomlar

Tek bir ribozom, bir dakikadan daha kısa bir süre içerisinde ortalama büyüklükte bir polipeptidi yapabilir. Bununla birlikte, tipik olarak, bir mRNA, aynı anda çok sayıda ribozom tarafından tercüme edilir; yani, tek bir mRNA, bir polipeptidin çok sayıda kopyasını aynı anda yapmak için kullanılır. Bir ribozom başlama kodonunu yeterince geçtiğinde, ikinci bir



▲ **Şekil 17.20 Translasyonun sonlanması.** Uzama gibi, sonlanma olayı da burada gösterilmemiş olan ilave protein faktörlere ve GTP hidrolizine gereksinim duyar.

ribozom mRNA üzerine tutunabilir; sonuç olarak çok sayıda ribozom aynı mRNA boyunca dizilir. **Poliribozomlar** (ya da *polisomlar*) adı verilen bu ribozom dizisi elektron mikroskobu ile görülebilir (**Şekil 17.21**). Poliribozomlar, bakteri ve ökaryotik hücrelerin her ikisinde de bulunur. Bu yapılar, bir hücreye, bir polipeptidin çok sayıda kopyasını kısa süre içerisinde yapabilme yeteneği kazandırır.

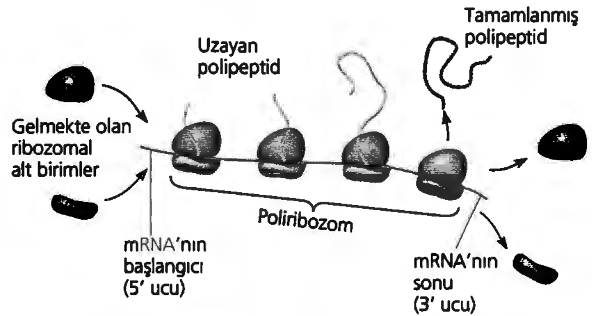
İşlevsel Proteinin Tamamlanması ve Hedeflenmesi

Translasyon işlemi, çoğunlukla, işlevsel bir protein yapmak için yeterli değildir. Bu kısımda, polipeptid zincirinin translasyon işlemini geçirdikten sonra değişikliğe uğratılması hakkında ve tamamlanmış olan proteinin hücre içerisindeki özel bölgelere gitmesi için yönlendirmede kullanılan bazı mekanizmalar hakkında bilgi edineceksiniz.

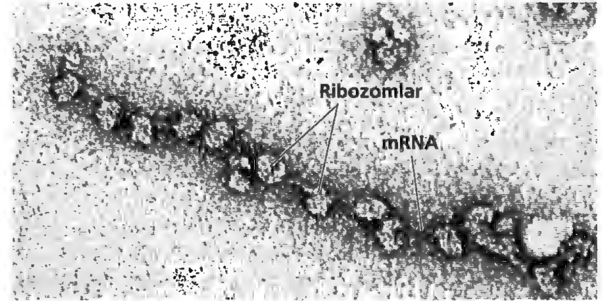
Protein Katlanması ve Translasyon Sonrası Değişiklikler

Bir polipeptidin sentezi sırasında, polipeptid zinciri, kendi amino asit dizisinin (birincil yapı) bir sonucu olarak kendiliğinden katlanmaya ve halka oluşturmaya başlar; böylece, proteinin kendine özgü bir biçim kazanır: yani, ikincil ve üçüncül yapıya sahip üç boyutlu bir molekül şekillenir (bakınız Şekil 5.20). Böylece bir gen, birincil yapıyı belirler; birincil yapı ise biçimi belirler. Birçok durumda bir şaperon proteini, polipeptidin doğru şekilde katlanmasına yardım eder (bakınız Şekil 5.23).

Protein, hücredeki belirli bir işini yapmaya başlamadan önce ek aşamalara—*translasyon sonrası modifikasyonlar*—gereksinim duyulabilir. Belirli amino asitler şeker, lipit, fosfat grupları ya da diğer moleküllerin bağlanmasıyla kimyasal olarak değişime uğrayabilir. Enzimler, polipeptid zincirinin lider ucundan (amino ucu) bir veya daha fazla amino asiti uzaklaştırabilir. Bazı durumlarda, bir polipeptid zinciri, enzimatik olarak iki ya da daha fazla parçaya ayrılabilir. Örneğin, insülin proteini, ilk olarak tek bir polipeptid zinciri şeklinde sentezlenir; fakat, zincirin ortada bulunan bir bölümü bir enzim tarafından kesilip çıkartıldıktan sonra, disülfit köprüleri ile birbirine bağlanmış iki polipeptid zinciri haline gelince aktif duruma geçer. Diğer bazı durumlarda ise, ayrı ayrı sentezlenmiş iki ya da daha fazla sayıda polipeptid, dördüncül yapıya sahip bir proteinin alt birimlerini oluşturmak üzere birleşebilir. Bildik bir örnek, hemoglobindir (bakınız Şekil 5.20).



(a) Bir mRNA molekülü genel olarak poliribozom olarak adlandırılan çok sayıdaki ribozom topluluğu tarafından aynı anda translasyona uğratılır.



(b) Bu mikrograf, bir bakteri hücresinde bulunan büyük bir poliribozomu göstermektedir. Büyüyen polipeptidler, burada görünür durumda değildir (TEM).

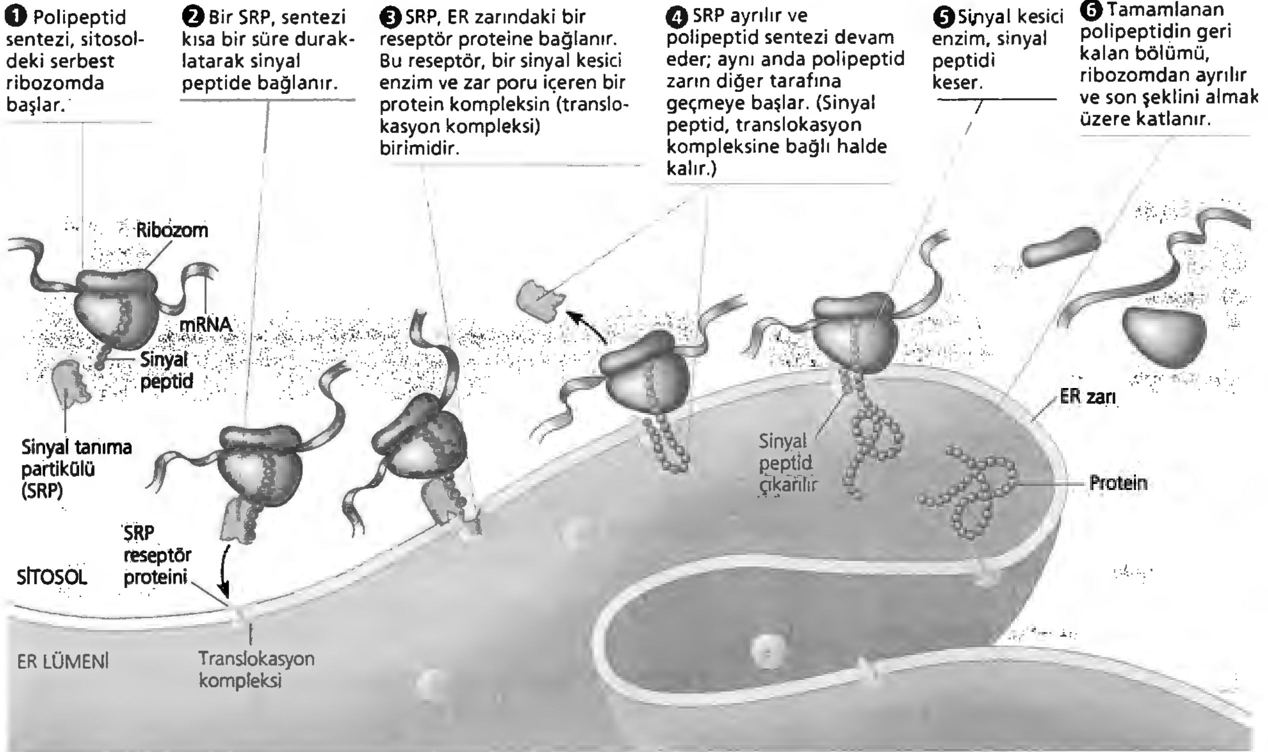
▲ **Şekil 17.21 Poliribozomlar.**

Polipeptidlerin Özel Yerlere Yönlendirilmesi

Protein sentezi yapan aktif olan ökaryotik hücrelerin elektron mikroskobu resimlerinde, ribozomların (ve poliribozomlar) iki grubu, belirgin olarak görülür: serbest ve bağlı ribozomlar (bakınız Şekil 6.10). Serbest ribozomlar, sitosölde içerisinde yayılmış olarak bulunurlar; bunlar, çoğunlukla sitosölde kalan ve burada işlev gören proteinleri sentezlerler. Bunun tersine, bağlı ribozomlar endoplazmik retikulumun (ER) sitosöl tarafına ya da çekirdek zarfına bağlanmışlardır. Bağlı ribozomlar, iç zar sistemi proteinlerinin (çekirdek kılıfı, ER, Golgi aygıtı, lizozomlar, kofullar ve plazma zarı) yanı sıra insülin gibi hücre dışına salgılananların proteinleri de yaparlar. Ribozomların birbirinin aynı olduğunu ve serbest durumdan bağlı duruma geçebildiklerini not etmek önemlidir.

Bir ribozomun, herhangi bir anda, sitosölde serbest halde ya da granüllü endoplazmik retikuluma bağlı olarak bulunmasını ne belirler? Bir serbest ribozom bir mRNA molekülünü tercüme etmeye başladığında, polipeptid sentezi daima sitosölde başlar. Uzayan polipeptid kendi kendine, ribozomu ER'a bağlanmaya *yöneltmedikçe*, bu olay tamamlanana dek devam eder. İç zar sistemine gönderilecek proteinler ya da salgılanmak amacıyla üretilen proteinlerin polipeptidleri, proteini ER'a yönlendiren bir **sinyal peptid** tarafından belirlenir (Şekil 17.22). Polipeptidin lider ucunda (N-ucu) ya da yakınında bulunan yaklaşık 20 amino asitlik bir dizi olan sinyal peptid, **sinyal-tanıma partikülü (SRP)** olarak adlandırılan bir protein-RNA kompleksi tarafından ribozomdan çıkarken tanınır. Bu partikül, ribozomu endoplazmik retikulumun yapısında bulunan bir reseptör proteine getirilmesine eşlik eden bir eskort gibi iş görür. Bu reseptör, çoklu protein translokasyon kompleksinin parçasıdır. Protein sentezi, burada devam eder ve uzayan polipeptid, zardaki bir protein pordan endoplazmik retikulumun lümenine geçer. Bu sinyal peptid, genellikle bir enzim tarafından ortadan kaldırılır. Tamamlanan polipeptidin geri kalan bölümü, eğer hücreden salgılanacaksa, endoplazmik retikulumun içerisindeki çözelti içerisine salınır (Şekil 17.22'deki gibi). Alternatif olarak, eğer polipeptid bir zar proteini ise, ER zarı içerisinde kısmen gömülü olarak kalır.

Sinyal peptidlerinin diğer çeşitleri, polipeptidleri, iç zar sisteminin bir parçası olmayan mitokondrilere, kloroplastlara, çekirdeğin iç kısmına ve diğer organellere yönlendirmede kullanılır. Bu durumlardaki kritik farklılık, polipeptid organele taşınmadan önce translasyonun sitosölde tamamlanmasıdır. Taşıma mekanizmaları da değişmektedir, ancak, şu ana kadarki tüm çalışmalardan elde edilen, proteinleri salgılanmak üzere ya da hücrede kullanılmak üzere gönderen "posta kodları", bir tür sinyal peptidleridir. Bakteriler de sinyal peptidlerini, hedef proteinleri salgılanmak için plazma zarına göndermede kullanır.



▲ **Şekil 17.22 Proteinlerin ER'a yönlendirilmesi için sinyal mekanizması.** ER'a yönlendirilen ya da hücreden salınan bir polipeptidin ER'a yönlendirilen bir amino asit dizisi olan sinyal peptidle başlar. Bu şekil, bir salgı proteininin sentezini ve aynı zamanda ER'a aktarılışını göstermektedir. Bu protein, ER'da ve daha sonra da Golgi'de biraz daha işlenir. Son olarak da bir transport keseciği, proteini hücreden ayıracak plazma zarına nakleder (bakınız Şekil 7.12).

KAVRAM KONTROLÜ 17.4

1. Hangi iki işlem, uzayan bir polipeptid zincirine doğru amino asidin eklenmesini garantiler?
2. rRNA yapısında ribozomal işleve olası katkı yapma yollarını tartışınız.
3. Salgılanan bir polipeptidin, iç zar sistemine nasıl taşındığını tanımlayınız.
4. EĞER ÖYLE İSE? ÇİZİNİZ Eğer bir tRNA, 3'-CGU-5' antikodonuna sahipse, o hangi iki farklı kodona bağlanabilir? Bir mRNA çizerek üzerinde 5' ve 3' uçlarını işaretleyiniz. Bu tRNA tarafından taşınan amino asidi ekleyiniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 17.5

Bir ya da daha fazla sayıda nükleotid mutasyonu, protein yapısını ve işlevini etkileyebilir

Şimdiye kadar, genin ifade edilme işlemini incelediniz; bir hücrenin (ya da virüsün) genetik bilgisinde olan değişikliklerin etkilerini anlamaya artık hazırsınız. **Mutasyon** adı verilen bu değişiklikler, organizmalar arasındaki genlerde bulunan çok büyük değişikliklerden sorumludur; çünkü mutasyonlar, yeni genlerin ana kaynağıdır. Şekil 15.14'de DNA'nın uzun parçalarını etkileyen kromozomal yeniden düzenlenmeleri göz önünde bulundurduk; bunlar, büyük ölçekli mutasyonlar olarak değerlendirilebilir. Burada, bir genin tek bir nükleotid çiftindeki değişiklikler olan **nokta mutasyonlarının** da aralarında yer aldığı, bir ya da birkaç nükleotid çiftinin yol açtığı küçük ölçekli mutasyonları inceleyeceğiz.

Eğer bir nokta mutasyonu gamette ya da gamet oluşturan bir hücrede ortaya çıkarsa, bu mutasyon yavrulara ve gelecek kuşaklara sırayla aktarılabilir. Eğer mutasyon, bir organizmanın fenotipini olumsuz yönde etkilerse, bu mutant durum, bir genetik bozukluk ya da kalıtsal hastalık olarak nitelendirilir. Örneğin, orak-hücre anemisi hastalığının genetik temelini, hemoglobinin β-globin polipeptidini kodlayan gendeki tek bir nükleotid çiftindeki mutasyona kadar izleyebiliriz. DNA'nın kalıp zincirindeki tek bir nükleotid değişikliği, anormal bir proteinin üretimine yol açar (**Şekil 17.23**; aynı zamanda bakınız Şekil 5.21). Mutant alleller yönünden homozigot olan bireylerde, kırmızı kan hücrelerinin orak şeklini almasına, değişikliğe uğramış hemoglobin neden olur; bu hemoglobin, orak hücresi hastalığı ile ilgili pek çok belirtiyi üretir (bakınız Bölüm 14). Nokta mutasyonlarının neden olduğu başka bir bozukluk, ailesel kardiyomiyopati adı verilen kalp rahatsızlığıdır; bu rahatsızlık, genç atletlerde aniden ortaya çıkan bazı ölüm olaylarından sorumludur. Birkaç gendeki nokta mutasyonları belirlenmiştir; bunların herhangi biri, bu hastalığa yol açabilir.

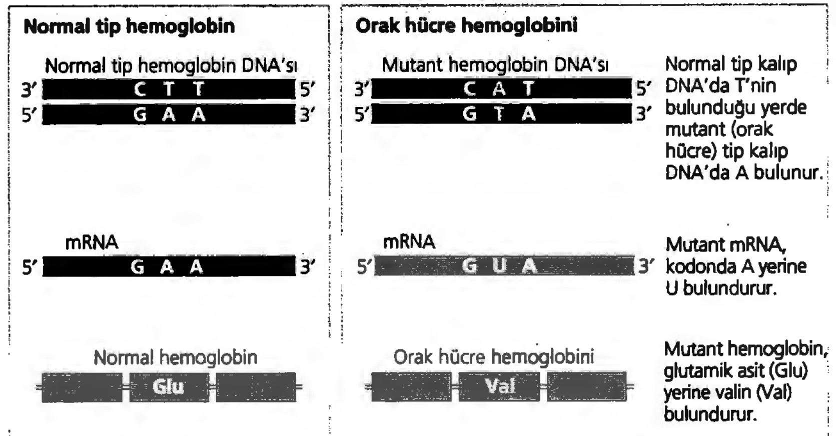
Küçük Ölçekli Mutasyon Tipleri

Şimdi, küçük ölçekli mutasyonların, proteinleri nasıl etkilediklerine göz atalım. Bir gendeki nokta mutasyonları, iki genel sınıfa ayrılabilir: (1) tek bir nükleotid çiftinin diğerinin yerini alması ve (2) baz çifti eklemesi ya da delesyonu. Baz çifti eklenmeleri ya da delesyonları, bir ya da daha fazla sayıda nükleotid çiftlerini kapsayabilir.

Yerini Alma

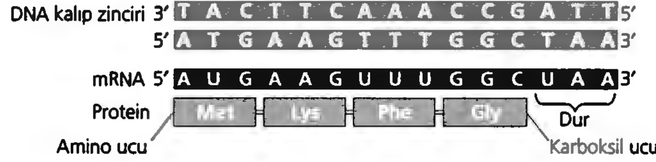
Bir **nükleotid çiftinin diğerinin yerini alması**, bir nükleotidin ve onun eşinin bir başka nükleotid çiftiyle değiştirilmesidir (**Şekil 17.24a**). Bazı yer değiştirmeler, şifrelenen protein üzerinde herhangi bir etkiye sahip değildir; çünkü genetik kodun fazlalılığı (redundansi) bunu maskeler. Örneğin, eğer kalıp zincir üzerindeki 3'-CCG-5', mutasyona uğrayıp 3'-CCA-5"ya dönüşürse GGC olması gereken mRNA kodonu GGU olacaktır; fakat proteinin karşılık gelen uygun bölgesine yine de bir glisin takılacaktır (bakınız Şekil 17.5). Başka bir değişle, bir nükleotid çiftindeki değişiklik, aynı amino aside tercüme edilen başka bir kodona değişime yol açabilir. Fenotipte gözlemlenebilir herhangi bir etkisi olmayan **sessiz mutasyon**, böyle bir değişikliğe örnektir. (Sessiz mutasyonlar, genlerin dışındaki kısımlarda da olabilir.) Bir amino asidin yerini başka birisinin aldığı değişiklikler, **yanlış anlamlı mutasyonlar** olarak isimlendirilir. Böyle bir mutasyon, protein üzerinde küçük bir etkiye sahip olabilir: Bu yeni amino asit, yerini aldığı amino asitle benzer özelliklere sahip olabilir; ya da bu amino asit, proteinin işlev görmesi için çok önemli olmayan amino asit dizisinin olduğu bölgede bulunabilir.

▼ Şekil 17.23 Orak hücre hastalığının moleküler temeli: bir nokta mutasyonu. Orak hücre hastalığına neden olan allel, yabanıl tip (normal) allelden tek bir DNA nükleotid çifti bakımından farklıdır.

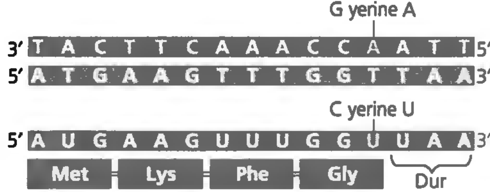


▼ **Şekil 17.24 mRNA'daki nükleotid dizisini etkileyen küçük ölçekli mutasyon tipleri.** Aşağıda görülen mutasyon tiplerinin birisi dışında kalanlar, şifrelenen polipeptidin amino asit dizisini etkiler.

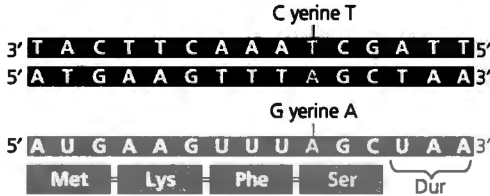
Normal (yabanıl) tip



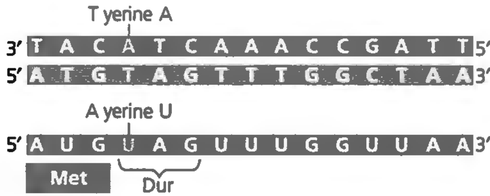
(a) Nükleotid çiftinin diğerinin yerini alması



Sessiz (amino asit dizisi üzerinde etkisi yok)

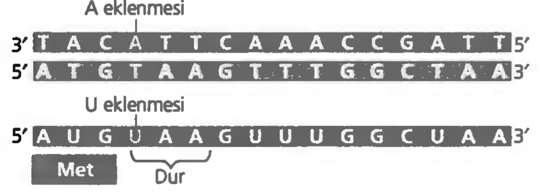


Yanlış anlamlı

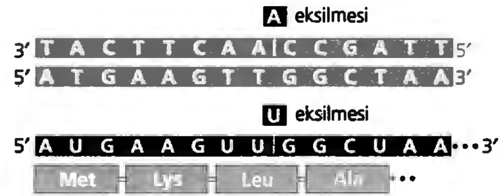


Anlamsız

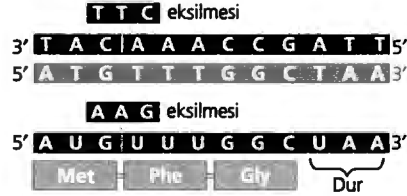
(b) Nükleotid çifti eklenmesi (insersiyonu) ya da eksilmesi (delesyonu)



Çerçeve kayması hemen anlamsızlığa neden olur **(1 nükleotid çifti eklenmesi)**



Çerçeve kayması kapsamlı bir şekilde yanlış anlama neden olur **(1 nükleotid çifti eksilmesi)**



Çerçeve kayması yok; fakat bir amino asit eksilir **(3 nükleotid çiftinin eksilmesi)**. 3 nükleotid çiftinin eklenmesi (gösterilmemiş), ilave bir amino asidin olmasına yol açacaktır.

Bununla birlikte nükleotid–çifti değişiklikleri, protein üzerinde büyük bir değişikliğe yol açtığından oldukça fazla ilgi duyulan bir konudur. Proteinin çok önemli bir yerinde bulunan tek bir amino asidin değişimi, — Şekil 17.23'de gösterilen hemoglobinin üzerinde olduğu gibi ya da Şekil 8.18'de gösterilen bir enzimin aktif merkezinde olduğu gibi- proteinin aktivitesini önemli ölçüde değiştirecektir. Bazen, böyle bir mutasyon, daha iyi gelişmiş olan bir protein ya da önemli yetenekleri olan bir protein üretimine yol açabilir; fakat bu mutasyonlar, çoğunlukla zararlı olup hücre fonksiyonunu bozan, kullanışsız ya da daha düşük aktiviteli protein oluşumuna yol açar.

Yerini alma mutasyonları, genellikle, yanlış anlamlı mutasyonlardır; yani, değiştirilmiş olan kodon hala bir amino asidi kodlamakta ve bu da gerekli olan *doğru* anlamda olmasa da bir anlam ifade etmektedir. Fakat nokta mutasyonu, amino asit kodlayan bir kodonu, dur kodonu şekline değiştirebilir. Buna **anlamsız mutasyon** adı verilir. Bu mutasyon, translasyonun zamanından önce sonlanmasına yol açar; bu durumda üretilen polipeptid, normal gen tarafından kodlanan polipeptidden daha kısa olacaktır. Anlamsız mutasyonların hemen hemen tamamı, işlevsel olmayan proteinlerin oluşmasına yol açmaktadır.

Eklemeler ve Delesyonlar

Eklemeler (insersiyon) ve **eksilmeler (delesyon)**, bir gendeki nükleotid çiftlerinin eklenmesi ya da kaybedilmesidir (**Şekil 17.24b**). Bu mutasyonlar, protein üzerinde, birbiri-

nin yerini alma mutasyonlarında olduğundan çok daha fazla sıklıkla olumsuz etkiye sahiptir. Nükleotidlerin eklenmesi ya da eksilmesi, genetik mesajın okunan çerçevesini değiştirebilir; çünkü translasyon sırasında, genetik mesaj olarak mRNA üzerindeki üçlü nükleotid grupları okunmaktadır. **Çerçeve kayması mutasyonu** olarak adlandırılan bu tip bir mutasyon, eklenen ya da eksilen nükleotidler üçün katları şeklinde olmadığında ortaya çıkar. Eksilme ya da eklenmenin olduğu noktanın ilerisinde bulunan tüm nükleotidler, yanlış kodonlar şeklinde gruplanacak ve sonuç kapsamlı bir şekilde yanlış anlamlı olacaktır; ekseriyetle sonlanma, er ya da geç anlamsız ve zamanından önce sonlanma şeklinde gerçekleşecektir. Çerçeve kayması mutasyonu, genin sonuna oldukça yakın bir bölgede olmadığı sürece, bu mutasyon hemen hemen her zaman işlevsel olmayan bir protein üretecektir.

Mutajenler

Mutasyonlar, değişik yollarla ortaya çıkar. DNA replikasyonu, onarımı ya da rekombinasyonu sırasında ortaya çıkan hatalar, nükleotid-çifti değişikliklerine, eklenmelere ya da eksilmelere ya da daha uzun DNA dizilerini etkileyen mutasyonlara yol açabilir. Örneğin, eğer replikasyon sırasında uzamakta olan zincire doğru olmayan bir nükleotid eklenirse, ondan sonra, o nükleotid üzerindeki baz, diğer zincir üzerindeki nükleotid bazıyla yanlış eşleşecektir. Bir çok durumda, hata, Bölüm 16'da öğrenmiş olduğunuz sistemler tarafından düzeltilecektir. Aksi taktirde, doğru olmayan baz, replikasyonun bir sonraki turunda kalıp olarak kullanılabilecektir ve mutasyon oluşacaktır. Böyle mutasyonlara, ***kendiliğinden olan mutasyonlar*** adı verilir. Bu tip mutasyonların meydana gelme oranlarını hesaplamak zordur. Kabaca bir yaklaşımla, hem *E. coli* ve hem de ökaryotlar için DNA replikasyonu boyunca gerçekleşen mutasyon oranı benzerdir: Yaklaşık olarak her 10^{10} nükleotidden bir tanesi değiştirilir ve bu değişiklik, bir sonraki hücre kuşağına aktarılır.

Mutajen olarak adlandırılan bazı fiziksel ve kimyasal ajanlar, DNA ile çeşitli şekillerde etkileşerek mutasyona neden olur. Herman Müller, 1920'lerde, X-ışınlarının meyve sineklerinde genetik değişikliklere yol açtığını keşfetmiştir. Müller, kendi genetik çalışmalarında kullanmak üzere *Drosophila* mutantları elde etmek için X-ışınlarını kullanmıştır. Fakat o, kendi keşfinin endişe verici etkilerinin de farkındaydı: X-ışınları ve yüksek enerjili radyasyonun diğer formları, laboratuvar organizmalarının yanı sıra insanların kalıtsal maddesi için de zararlı etkiye sahiptir. Ultraviyole (UV) ışınlarının yer aldığı fiziksel bir mutajen olan mutajenik radyasyon, DNA'da zararlı timin dimerlerinin oluşmasına neden olabilir (bakınız Şekil 16.19).

Kimyasal mutajenler, birkaç sınıfa ayrılır. Nükleotid analogları, normal DNA nükleotidlerine benzerlik gösteren ancak DNA replikasyonu sırasında yanlış çift oluşturan kimyasal maddelerdir. Diğer bazı kimyasal mutajenler ise, DNA'nın yapısına katılarak ve ikili sarmalın yapısını bozmak suretiyle DNA replikasyonunun doğru yapılmasını engeller. Bazı mutajenler ise bazların yapısını değiştirerek bazların eşleşme özelliklerinin değişmesine neden olur.

Araştırmacılar, farklı kimyasal maddelerin mutajenik aktivitelerini test etmek için çeşitli yöntemler geliştirmişlerdir. Bu testlerin önemli bir uygulaması, kansere neden olabilen kimyasal maddelerin ön taramasında kullanılmasıdır. Çoğu karsinojen (kansere neden olan kimyasal madde) mutajenik olduğu için ve diğer yandan pek çok mutajen, karsinojenik olduğu için bu yaklaşım anlamlıdır.

KAVRAM KONTROLÜ 17.5

1. Bir genin şifre veren dizisinin orta kısmındaki bir nükleotid çifti kaybedilirse ne olur?
2. BAĞLANTI KUR Orak hücre alleli bakımından heterozigot olan bireyler, genellikle sağlıklıdır; fakat bazı koşullar altında bu allelin fenotipik etkilerini gösterirler; bakınız Kavram 14.4, sayfa 277-278. Genlerin ifade edilmesi bakımından açıklayınız.
3. EĞER ÖYLE İSE? Bir genin kalıp zinciri aşağıdaki diziyi içermektedir:
3'-TACTTGTCCGATATC-5'.
Bu dizi 3'-TACTTGTCCAATATC-5' şeklinde mutasyona uğramıştır. Hem normal ve hem de mutant dizi için, çifte zincirli DNA'yı, meydana gelen mRNA'yı ve her bir sekans için amino asit dizisini çiziniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **17.6**

Genlerin ifade edilişi canlı domainleri arasında farklılık göstermesine karşın, gen kavramı evrenseldir

Bakteriler ve ökaryotlar, transkripsiyon ve translasyon olaylarını çok benzer şekillerde gerçekleştirmelerine karşın, bu iki domaindeki süreçlerin ayrıntısında ve hücresel makinesinde yer alan bazı farklılıkları not etmiş durumdayız. Canlıların üç domaine ayrılması, Archaea grubunun bakterilerden belirgin olarak farklı olduğunun onaylanmasıyla yaklaşık 40 yıl önce gerçekleşmiştir. Bakteriler gibi, arkeler de prokaryottur. Ancak arkeler, gen ifade etme mekanizmalarının bazı yönlerini ökaryotlarla ve birazını da bakterilerle paylaşırlar.

Bacteria, Archaea ve Eukarya Domainlerinde Gen İfadesinin Karşılaştırılması

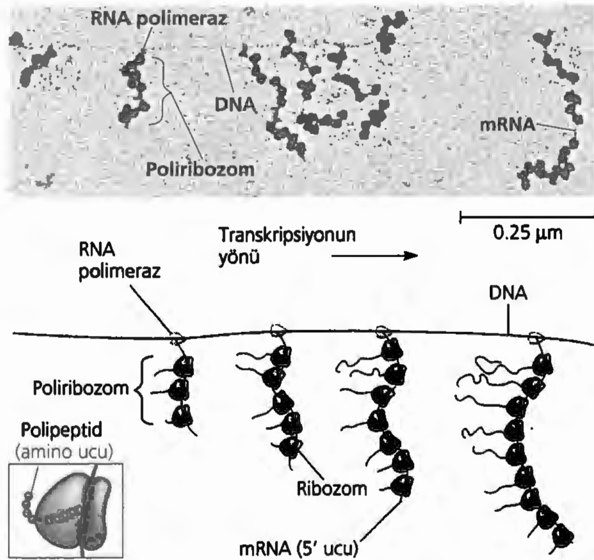
Moleküler biyolojide son zamanlardaki gelişmeler, araştırmacıların, aralarında her domainden gelen birçok genomun yer aldığı yüzlerce genomun tüm nükleotid dizisini saptamasına imkan vermiştir. Verilerin bu şekilde bol olması bizim, domainler arasında gen ve protein sekanslarının karşılaştırmamıza izin verir. Genler arasında en büyük ilgi, transkripsiyon ve translasyon gibi temel biyolojik işlemlerin elemanlarını şifreleyen genler üzerindedir.

Bakteriyel ve ökaryotik RNA polimerazlar, birbirlerinden önemli ölçüde farklılık gösterirken; arkelerin tek bir RNA polimerazı, ökaryotların sahip olduğu üç polimeraza benzerlik gösterir. Arkeler ve ökaryotlar, transkripsiyon faktörlerinden oluşmuş kompleks bir seti kullanır; oysa bakterilerde, yardımcı proteinlerden oluşmuş küçük bir set vardır. Transkripsiyon olayı, bakterilerde ve ökaryotlarda farklı şekilde sonlandırılır. Arkelerdeki transkripsiyonun sonlandırılması konusu çok az bilinmesine karşın, bu işlem, ökaryotlardaki sürece benzerlik gösterdiği izlenimi uyandırmaktadır.

Translasyon söz konusu olduğunda, arkelerin ribozomları bakteri ribozomlarıyla aynı büyüklüktedir; fakat arke ribozomlarının kimyasal inhibitörlere olan duyarlılıkları, ökaryotların ribozomlarınınkiyle daha yakından çakışır. Translasyon olayının başlamasının, bakterilerde ve ökaryotlarda birazcık farklılık gösterdiğini daha önce bahsetmiştik. Bu olayla ilgili arkelerdeki süreç, daha çok bakterilerdekine benzerlik gösterir.

Gen ifade edilmesi konusunda bakteriler ve ökaryotlar arasındaki en önemli farklılık, bakteri hücresinin iç kısmının bölümlere ayrılmamış olmasından doğmaktadır. Bakteri hücresi, bir odalı atölye gibi, düzenli bir çalışma sağlar. Çekirdeğin olmadığı bu hücre, aynı geni, eş zamanlı olarak transkripsiyon ve translasyon işlemlerinden geçirebilir (**Şekil 17.25**); ve yeni yapılmış olan protein, hızlı bir şekilde, işlev yapacağı yere difüze olabilir. Çoğu araştırmacı, transkripsiyon ve translasyon işlemlerinin arke hücrelerinde de buradaki gibi eşleşmiş olduğundan kuşkulanmaktadır, çünkü arkeler, çekirdek zarfından yoksundur. Bunun aksine, ökaryotik hücrenin çekirdek zarfı, transkripsiyonu translasyondan ayırır ve kapsamlı RNA işlenmesi için bir kompartıman sağlar. Bu işleme evresi, ilave adımlar içerir; bu adımların düzenlenmesi ökaryotik hücrenin ayrıntılı aktivitelerini koordine etmeye yardım edebilir (bakınız Bölüm 18).

Arkelerdeki transkripsiyon ve translasyon olaylarında işlev gören proteinler ve RNA'lar hakkında daha fazla bilgi edinilmesi, bu üç domainin tümündeki bu süreçlerin evrimi hakkında bize daha çok şey anlatacaktır. Genin ifade edilmesiyle ilgili olarak burada sıralanmış olan farklılıklara rağmen, gen fikri, tüm canlı formları arasında bir birleştirici kavramdır.



▲ **Şekil 17.25 Bakterilerde transkripsiyonun ve translasyonun birlikte oluşu.** Bakteri hücrelerinde, kalıp DNA'dan mRNA molekülünün ilerleyen (5') ucu sentezlenir sentezlenmez, mRNA translasyonu başlar. Bu mikrograf, RNA polimeraz molekülü tarafından transkribe edilen bir *E. coli* DNA zincirini göstermektedir. Her RNA polimeraz molekülüne bağlı olan ve uzamakta olan mRNA zinciri, ribozomlar tarafından translasyon işlemine tabi tutulur. Yeni sentezlenen polipeptidler, mikrografta görülmemektedir; fakat çizim resimde görülmektedir.

? *mRNA moleküllerinin hangisinin transkripsiyonu ilk olarak başlamıştır? O mRNA üzerinde, hangi ribozom translasyonu ilk olarak başlatmıştır?*

Gen Nedir? *Soruyu Yeniden Değerlendirme*

Gen tanımımız, genetiğin tarihi boyunca olduğu gibi, geçtiğimiz bir kaç bölümden sonra gelişti. Gene, bir fenotipik karakteri etkileyen ayrı bir kalıtım birimi olarak kabul eden Mendel görüşü ile başladık (Bölüm 14). Morgan ve arkadaşlarının, bu genleri kromozomlar üzerindeki özgül lokuslar olarak kabul ettiklerini gördük (Bölüm 15). Geni, bir kromozomun DNA molekülü üzerindeki özgül bir nükleotid dizisinden oluşan bir bölge olarak görmeye devam ettik (Bölüm 16). Son olarak da bu bölümde, özgül bir polipeptid zincirini kodlayan bir DNA dizisi olarak genin işlevsel tanımına yöneldik (bir sonraki sayfada yer alan **Şekil 17.26**, ökaryotik bir hücrede genden polipeptide giden yolu özetlemektedir). Genlerin çalışıldığı içeriğe bağlı olarak, bu tanımların tümü kullanışlıdır.

Açıkçası, bir gen bir polipeptidi kodlar ifadesi çok basittir. Ökaryotik genlerin çoğu, şifre vermeyen bölgeler (intronlar gibi) içerir; böylece bu genlerin büyük bölümleri, polipeptidler üzerinde karşılık bulan kısımlara sahip değildir. Moleküler biyologlar, çoğunlukla, promotorleri ve DNA'nın bazı diğer regülatör bölgelerini genin sınırları içerisine dahil eder. Bu DNA dizileri, transkripsiyona uğramaz; fakat transkripsiyonun olabilmesi için bunların mutlaka bulunmaları gerektiğinden işlevsel genin parçası olarak kabul edilirler. Bir genle ilgili tanımımız, translasyona uğramayan ve DNA'nın transkripsiyonu sonucu oluşan rRNA, tRNA ve diğer RNA'ları da kapsayacak şekilde geniş olmalıdır. Bu genler, polipeptid üretmezler; fakat hücrede ciddi roller oynarlar. ***Gen, son işlevsel ürünü olan bir polipeptidi ya da bir RNA molekülünü üretmek üzere ifade edilebilen bir DNA bölgesidir.***

Bununla birlikte, fenotipleri düşündüğümüz zaman, polipeptidleri şifreleyen genler üzerine odaklanarak işe başlamamız çoğunlukla faydalı olur. Bu bölümde, bir genin nasıl ifade edildiğini moleküler anlamda öğrendiniz –genin, transkripsiyonla RNA'ya ve daha sonra da translasyonla, özgül yapı ve fonksiyona sahip bir proteini oluşturan bir polipeptide ifadesi. Proteinler ise bir canlının gözlemlenebilir fenotipini oluşturur.

Herhangi bir hücre tipi, sadece kendi genlerinin bir alt grubunu ifade eder. Bu, çok hücreli organizmalarda elzem bir özelliktir: Eğer gözlerinizdeki mercek hücreleri, normal olarak sadece kıl folikül hücrelerinde ifade edilen kıl proteinlerinden sorumlu genleri ifade etmeye başlasaydı çok büyük problemle karşılaşacaktınız! Genlerin ifade edilmesi, çok hassas bir şekilde düzenlenir. Bir sonraki bölümde, bakterilerdeki daha basit durumdan başlayıp ökaryotlar ile devam ederek gen regülasyonunu tartışacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 17.6

1. Şekil 16.25'de gösterilmiş olan süreçlerin eşleşmesi, bir ökaryotik hücrede bulunabilir mi? Açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Ökaryotik hücrelerde mRNA'lar çembersel biçimde düzenlenmiş olarak bulunabilirler; bu durumda proteinler poli-A kuyruğu, 5' başlık yakınında tutar. Bu durum, translasyonun etkinliğini nasıl artırabilir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

TRANSKRİPSİYON

❶ RNA, kalıp DNA'dan kopyalanır.

DNA
3′
5′
RNA transkripti
RNA polymerase
Poli-A

RNA'NIN İŞLENMESİ

❷ Ökaryotlarda, RNA transkripti (öncül mRNA) ayıklanır ve mRNA'yı oluşturmak üzere değişikliğe uğratılır; daha sonra çekirdekten sitoplazmaya hareket eder.

Ekzon
RNA transkripti (öncül mRNA)
İntron
Poli-A
ÇEKİRDEK
SİTOPLAZMA

Aminoaçil-tRNA sentetaz
Amino asit
tRNA

AMİNO ASİT AKTİVASYONU

❹ Her bir amino asit, özgül bir enzim ve ATP yardımıyla uygun tRNA'ya bağlanır.

❸ mRNA, çekirdeği terk eder ve ribozoma bağlanır.

mRNA
5′ Başlık
Uzayan polipeptid
Aminoaçil (yüklü) tRNA
Ribozomal alt birimler
E
P
A
5′ Başlık
3′
Poli-A
A C C
U A C
A A A
U G G U U U A U G
Antikodon
Kodon
Ribozom

TRANSLASYON

❺ mRNA, ribozom boyunca her seferinde bir kodon hareket ederken art arda dizilen tRNA'lar polipeptid zincirine amino asitleri ekler. Tamamlandığında, polipeptid ribozomdan salınır.

▲ Şekil 17.26 Ökaryotik bir hücrede transkripsiyon ve translasyonun özeti. Bu çizim resim, bir genden bir proteine giden yolu göstermektedir. DNA şeklindeki her bir genin çok sayıda RNA molekülleri şeklinde defalarca transkripsiyona tabi tutulduğunun ve her bir mRNA'nın da çok sayıda polipeptid üretmek üzere defalarca translasyona uğradığını aklınızda tutunuz. (Aynı zamanda, bazı genlerin son ürünlerinin polipeptid olmadığını, buna karşılık, tRNA ve rRNA dahil RNA molekülleri olduğunu hatırlayınız.) Genel olarak, transkripsiyon ve translasyonun evreleri, bakteri, arke ve ökaryot hücrelerinde benzerdir. Temel farklılık, ökaryotik hücrelerde mRNA işlenmesinin görülmesidir. Bunun dışında, transkripsiyon ve translasyonun başlama evreleri ile transkripsiyonun sonlanma evrelerinde önemli farklılıklar bulunmuştur.

17 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 17.1

Genler, transkripsiyon ve translasyon yoluyla proteinleri belirler (ss. 325-331)

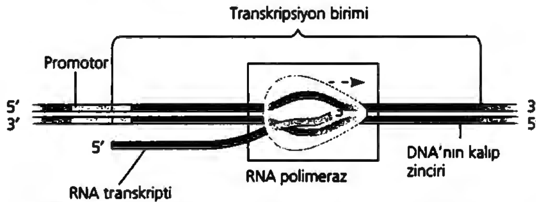
- DNA, **gen ifade edilmesi süreciyle** hücrelerin özgül enzimleri ve diğer proteinleri yapmasını yöneterek metabolizmayı kontrol eder. *Neurospora*'nın mutant suşu üzerinde gerçekleştirilen Beadle ve Tatum'un çalışmaları, bir gen-bir polipeptid hipotezinin ortaya çıkmasına yol açtı. Genler, polipeptid zincirlerini ya da özgül RNA moleküllerini şifrelerler.
- **Transkripsiyon**, DNA'nın **kalıp zincirinin** tamamlayıcısı olarak RNA'nın sentezlenmesidir; bu işlemde bilgi, nükleotid nükleotid nakledilir. **Translasyon**, amino asit dizisi **mRNA**'daki nükleotid dizisi tarafından belirlenmiş olan bir polipeptidin sentezidir; böylece bu bilgi transferi, nükleotidlerden amino asitlere bir dil değişikliğini içerir.
- Genetik bilgi, **kodon** adı verilen, birbirinin üzerine binmeyen nükleotid üçlülerinin oluşturduğu dizi olarak şifrelenir. Messenger RNA'daki (mRNA) bir kodon, ya bir amino aside tercüme edilir (64 kodondan 61 tanesi) ya da dur sinyali (3 kodon) olarak hizmet eder. Kodonlar, doğru **okuma çerçevesinde** okunmalıdır.

? *Bir genin, bu işlem sayesinde bir organizmanın fenotipini etkilediği gen ifade edilmesi olayını tanımlayınız.*

KAVRAM 17.2

Transkripsiyon, DNA yönetiminde RNA sentezidir: *yakından bakış* **(ss. 331-334)**

- RNA sentezi, **RNA polimeraz** tarafından katalizlenir; bu enzim, bir DNA kalıbına tamamlayıcı olarak RNA nükleotidlerini birbirine bağlar. Bu işlem, DNA replikasyonundaki aynı baz-eşleşme kuralını takip eder; fakat RNA'da timinin yerini urasil alır.



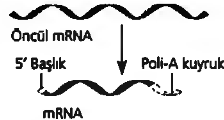
- Transkripsiyon olayının üç evresi, başlama, uzama ve sonlanmadır. Ökaryotlarda çoğunlukla **TATA kutusu** içeren **promotor**, RNA sentezinin başlayacağı yeri belirler. **Transkripsiyon faktörleri**, ökaryotik RNA polimerazın promotor dizinin tanınmasına yardım eder ve **transkripsiyon başlatma kompleksini** oluşturur. Sonlandırmanın mekanizmaları, bakterilerde ve ökaryotlarda farklıdır.

? *Bakterilerde ve ökaryotlardaki gen transkripsiyonunun başlatılmasındaki benzerlikler ve farklılıklar nelerdir?*

KAVRAM 17.3

Ökaryotik hücreler, transkripsiyondan sonra RNA'yı değişikliğe uğratır (ss. 334-336)

- Ökaryotik mRNA molekülleri çekirdekten ayrılmadan önce, **RNA işlenmesi** geçirirler; bu işlemde RNA'nın kesilip birleştirilmesi olayı (RNA splayzı), 5' uca değişikliğe uğramış nükleotidlerden oluşan **5' başlığın** eklenmesi ve 3' uca **poli-A kuyruğun** eklenmesi yer alır.



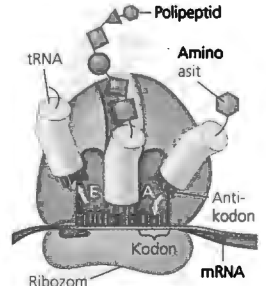
- Çoğu ökaryotik gen, parçalara bölünür: Bu genler, **ekzonlar** arasına serpiştirilmiş olan **intronlara** sahiptir (mRNA'da yer alan bölgeler). **RNA splaysında**, intronlar kaldırılır ve ekzonlar birleştirilir. RNA splaysı, tipik olarak **splaysozomlar** tarafından gerçekleştirilir; fakat bazı durumlarda, RNA, yalnız başına kendi splaysını katalizler. **Ribozim** adı verilen bazı RNA moleküllerinin katalitik yeteneği, RNA'nın doğuştan gelen özelliğinden kaynaklanmaktadır. İntronların mevcut olması, **seçenekli RNA splaysına** izin verir.

? *5' başlık ve poli-A kuyruk, ökaryotik mRNA üzerinde hangi işleve hizmet eder?*

KAVRAM 17.4

Translasyon, RNA yönetiminde polipeptid sentezidir: *yakından bakış* **(ss. 337-344)**

- Hücre, **transfer RNA'ları (tRNA)** kullanarak, bir mRNA mesajını proteine tercüme eder. Özgül bir amino aside bir **aminoaçil-tRNA sentetaz** bağlandıktan sonra, tRNA **antikodonu** sayesinde mRNA üzerindeki tamamlayıcı kodon ile aynı hizaya gelir. Ribozomal **RNA'lardan (rRNA)** ve proteinlerden meydana gelmiş olan **ribozom**, mRNA ve tRNA için bağlanma bölgeleriyle bu eşleşmeği kolaylaştırır.
- Ribozomlar, translasyonun üç evresini koordine eder: başlama, uzama ve sonlanma. Amino asitler arasındaki peptid bağlarının oluşması, tRNA'lar, **A** ve **P** bölgelerinden hareket edip **E** bölgesinden çıkarken rRNA tarafından katalizlenir.



- Tek bir mRNA molekülü, **poliribozom** oluşturmuş birçok ribozom tarafından eş zamanlı olarak tercüme edilebilir.
- Translasyondan sonra proteinlerde değişikliklerin olması, onların üç boyutlu biçimlerini etkileyebilir. Sitosöldeki serbest ribozomlar, tüm proteinlerin sentezini başlatabilir; fakat iç zar sistemine gitmek için ya da salgılanmak için planlanmış olan proteinler, endoplazmik retikuluma (ER) taşınırlar. Böyle proteinler, kendisine **sinyal tanıma partikülünün (SRP)** bağlandığı **sinyal peptidine** sahiptir; sinyal tanıma partikülü, translasyon yapan ribozomun endoplazmik retikuluma bağlanmasını sağlar.

? *tRNA'lar, translasyon işleminde hangi işlevleri yaparlar?*

KAVRAM 17.5

Bir ya da daha fazla sayıda nükleotid mutasyonu, protein yapısını ve işlevini etkileyebilir (ss. 344-346)

- Küçük ölçekli **mutasyonlar**, bir DNA nükleotidi çiftindeki değişiklik olan **nokta mutasyonlarını** içerir; bu mutasyonlar, işlevsel olmayan proteinlerin üretilmesine yol açabilir. **Nükleotid çiftlerinin birbirinin yerini alması, yanlış anlamlı** ya da **anlamsız mutasyonlara** neden olabilir. Nükleotid çifti **sokulması (insersiyon)** ya da **delesyonlar, çerçeve kayması mutasyonları** meydana getirebilir.
- DNA replikasyonu, rekombinasyon ya da tamir sırasında kendiliğinden mutasyonlar meydana gelebilir. Kimyasal ve fiziksel **mutajenler**, genleri değiştirebilen DNA hasarına neden olur.

? *Bir genin bir nükleotid bazının kimyasal değişiminin sonuçları neler olabilir? DNA onarım sistemlerinin hücredeki rolü nedir?*

KAVRAM 17.6

Genlerin ifade edilişi canlı domainleri arasında farklılık göstermesine karşın, gen kavramı evrenseldir (ss. 346-348)

- Bacteria, Archaea ve ökaryotlar arasında gen ifade edilmesi bakımından bazı farklılıklar vardır. Bakteriler çekirdek zarfından yoksun olduğundan, transkripsiyon devam ederken translasyon başlayabilir. Archaea hücreleri, genin ifade ediliş işlemleri bakımından hem ökaryot ve hem de bakteri hücrelerindekine benzerlik gösterir. Ökaryotik hücrede, çekirdek zarfı, transkripsiyonu translasyondan ayırır; ve çekirdekte kapsamlı bir şekilde RNA işlenmesi gerçekleştirilir.
- Gen, nihai işlevsel ürünü bir polipeptid ya da bir RNA molekülü olan DNA bölgesidir.

? *Çekirdek zarfının varlığı ökaryotlardaki gen ifade edilmesini nasıl etkiler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Ökaryotik hücrelerde, transkripsiyon hangi olay oluncaya kadar başlayamaz?
   a. İki DNA zinciri tamamen ayrılıncaya ve promotorla karşılaşıncaya dek.
   b. Uygun transkripsiyon faktörleri promotora bağlanıncaya dek.
   c. 5′-başlığı mRNA'dan çıkarılana dek.
   d. DNA'daki intronlar kalıptan çıkarılana dek.
   e. DNA nükleazlar, transkripsiyon birimini kodlamayan DNA'dan ayrılana dek.
2. Aşağıdakilerden hangisi bir kodon için doğru *değildir?*
   a. Üç nükleotidden oluşur.
   b. Diğer bir kodon gibi aynı amin asiti kodlayabilir.
   c. Kesinlikle birden fazla amino asiti kodlamaz.
   d. tRNA molekülünün bir ucundan uzanır.
   e. Genetik kodun temel birimidir.
3. Belirli bir tRNA molekülünün antikodonu,
   a. ilgili mRNA molekülünün komplementeridir.
   b. rRNA'daki ilgili üçlünün komplementeridir.
   c. özgül amino asiti bağlayan tRNA'nın bölümüdür.
   d. tRNA'ya bağlanan amino aside bağlı olarak değişebilir.
   e. tRNA'yı bir ribozime dönüştüren katalitik etkiye sahiptir
4. Aşağıdakilerden hangisi RNA'nın işlenmesiyle ilgili doğru ifade *değildir?*
   a. mRNA çekirdekten çıkmadan önce ekzonlar kesilir çıkarılır.
   b. Nükleotidler, RNA'nın her iki ucuna eklenebilir.
   c. Ribozimler, RNA splaysında iş görebilir.
   d. RNA splaysı, splaysozom tarafından katalizlenebilir.
   e. Primer transkript, çekirdeği terk eden RNA molekülünün son halinden genelde daha uzundur.
5. Aşağıdaki elemanlardan hangisi translasyon olayına doğrudan katılmaz?
   a. mRNA b. DNA c. tRNA d. ribozomlar e. GTP

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Şekil 17.5'deki genetik kodu kullanarak, Phe-Pro-Lys polipeptid dizisini kodlayan mRNA için DNA kalıp zincirindeki olası nükleotid dizisi 5′→3′ yönünde ne olacaktır?
   a. UUU-GGG-AAA
   b. GAA-CCC-CTT
   c. AAA-ACC-TTT
   d. CTT-CGG-GAA
   e. AAA-CCC-UUU
7. Aşağıdaki mutasyonlardan hangisinin canlı üzerinde zararlı etkiye sahip olması *en yüksek* olasılıktır?
   a. Bir nükleotid çiftinin birbirinin yerini alma değişikliği
   b. Genin ortasına yakın bir bölgedeki üç nükleotidlik bir delesyon
   c. Bir intronun ortasındaki tek bir nükleotidin delesyonu
   d. Kodlama dizisinin sonuna yakın bir bölgedeki tek bir nükleotidin delesyonu
   e. Kodlama dizisinin başlama bölgesine yakın bir bölgedeki tek bir nükleotidin inserşiyonu (eklenmesi).
8. **ÇİZİNİZ** Aşağıdaki tabloyu doldurunuz:

RNA'nın Tipi	İşlevleri
Messenger RNA (mRNA)	
Transfer RNA (tRNA)	
	Katalitik rol oynar (ribozim) ve ribozomlarda yapısal rol oynar
Primer transkript	
Küçük nükleer RNA (snRNA)	

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Çoğu amino asit, bir benzer kodon grubu tarafından şifrelenir (bakınız Şekil 17.5). Bu örüntü için, hangi evrimsel açıklamaları yapabilirsiniz? (*İpucu:* Tarihsel ata ile ilgili bir açıklama vardır, ve daha az belirgin olan bir "form-işlev uygunluğu" söz konusudur.)
10. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Genetik kodun hemen hemen evrensel olduğunu bilen bir bilim insanı, moleküler biyolojik yöntemleri kullanıp insan β-globin genini (Şekil 17.11'de gösterildiği gibi) bakteri hücrelerine sokarak bu genin bu hücrelerde ifade edileceğini ve işlevsel β-globin proteini üreteceklerini ümit etmektedir. Oysa, üretilen protein işlevsel değildir ve ökaryotik hücre tarafından yapılmış olan β-globin proteininden birkaç tane daha fazla amino asit içerdiği bulunmuştur. Bu olayın nedenini açıklayınız.
11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Yaşamın Evrimi ve Genetik Temeli Evrim, yaşam birliğinden ve çeşitliliğinden sorumludur; ve yaşamın devamlılığı, DNA formundaki kalıtılabilir bilgi üzerine dayanmaktadır. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), DNA'nın kalıtılmasının evrim süreciyle nasıl ilişkili olduğunu tartışınız. (Sayfa 316-318'de yer alan Kavram 16.2'deki hataları düzeltme ve DNA onarımı konularını tekrar gözden geçiriniz.)

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
BAĞLANTI KURarak Öğrenme Nokta Mutasyonları (Bölüm 17) ve Protein Yapısı (Bölüm 5)
BioFlix' Öğretimi Protein Sentezi: Özet • Transkripsiyon ve RNA İşlenmesi • Translasyon ve Proteinleri Hedefe Yönlendirme Yolları
Özel Ders Genetik Kod • DNA'daki Talimatları İzleme • RNA Çeşitleri • Nokta Mutasyonları
Aktiviteler Protein Sentezinin Özeti • RNA Sentezi • Transkripsiyon • RNA İşlenmesi • Proteinlerin Sentezlenmesi • Translasyon • Genetik Kodun Üçlü Doğası
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı
Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Gen İfadesinin Düzenlenmesi



▲ **Şekil 18.1 Bir sinek embriyosunun gelişmekte olan bir kanadında gen ifadesinin titizlikle düzenlenmesini sağlayan nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

18.1 Bakteriler çevresel değişikliklere genellikle transkripsiyonu düzenleyerek yanıt verir

18.2 Ökaryotik gen ifadesi pek çok evrede düzenlenir

18.3 Kodlama yapmayan RNA'lar gen ifadesinin kontrolünde birden fazla rol oynar

18.4 Genlerin farklı ifade olmasını sağlayan program çok hücreli bir organizmada değişik tipte hücrelerin oluşmasını sağlar

18.5 Kanser, hücre döngüsünün kontrolünü etkileyen kalıtsal değişiklikler sonucunda oluşur

GENEL BAKIŞ

Genetik Orkestranın Yönetilmesi

Neredeyse konser başlıyor! Orkestra üyeleri kendi enstrümanlarını bireysel olarak akortlarlar ise, uyumsuzluk ortaya çıkar. Daha sonra, kısa bir suskunluk ve yönetmenin sopası kalkar, bekler ve bir dizi özenli harekete başlayarak özel enstrümanların katılımı sağlanır. Diğerlerinin sesi belirli anlarda yükselir ya da alçalır. Uygun olarak dengelenmiş ve zamanlanmış, uygunsuz sesler, böylece, seyirciyi kendinden geçiren çok güzel bir senfoniye dönüştürülür.

Benzer şekilde, hücreler gen ifadelerini, karmaşık bir şekilde ve titizlikle düzenlerler. Hem prokaryotlar ve hem de ökaryotlar, çevresel koşullardaki değişikliklere yanıt vermek için gen ifade şekillerini değiştirirler. Ayrıca, çok hücreli ökaryotların birden fazla hücre tipi oluşturmaları gerekir. Bu hücre tiplerinin her biri aynı genoma sahip olmakla birlikte, farklı alt gen gruplarını ifade ederler. Bu, gen düzenlenmesinde önemli bir zorluk oluşturur.

Örneğin, gelişmiş bir sirke sineği, larva olarak isimlendirilen solucan benzeri bir evreden geçerek, tek bir döllenmiş yumurtadan gelişir. Çok erken evrede, gen ifadesi dikkatli bir şekilde düzenlenir. Bu sırada doğru zaman ve yerde, doğru genlerin ifade olması sağlanır. **Şekil 18.1**'de gösterildiği gibi, larvanın gelişmiş bir kanadı, disk şeklindeki birkaç bin hücre topluluğundan oluşur. Bu görüntüdeki doku, Bölüm 20'deki teknikler kullanılarak, üç genin mRNA'sını - kırmızı, mavi ve yeşil- göstermek için işlem görmüştür. (Kırmızı ve yeşil, birlikte sarı gözükür.) Her bir genin ifadesinin karmaşık örünümü bu evrede bir larvadan diğerine aynı olup, genlerin ne denli titizlikle düzenlendiğini gösteren grafiksel görüntü oluşturur. Fakat, bu düzenlenme biçiminin moleküler temeli nedir? Niçin bu fotoğrafta mavi gözüken sadece birkaç yüz hücrede belirli bir gen ifade olurken, diğerlerinde olmamaktadır?

Bu bölümde, ilk olarak, bakterilerin farklı çevresel koşullara yanıt vermek için genlerin ifadesini nasıl düzenlediklerini göreceğiz. Daha sonra ökaryotların farklı hücre tiplerinin bir varlıklarını sürdürmek için gen ifadesini nasıl düzenlediklerini inceleyeceğiz. Bakterilerdeki gibi, ökaryotlarda da genlerin ifadesi transkripsiyon evresinde düzenlenir. Fakat diğer evrelerdeki kontrol de önemlidir. Araştırıcılar, son yıllarda, ökaryotik gen ifadesinin düzenlenmesinde RNA moleküllerinin oynadığı önemli rolleri keşfettiklerinde büyük bir şaşkınlık yaşamışlardır. Bu konuyu bakterilerin gen ifadesini nasıl düzenlediklerini gördükten sonra inceleyeceğiz. Daha sonra, karmaşık bir gen düzenlenme programının embriyonik gelişim sırasında uygun olarak çalışması halinde, ne olmaktadır sorusu üzerinde duracağız: Tek bir hücre -döllenmiş yumurta- pek çok farklı hücre tipinden oluşmuş, bütün işlevlerini görebilen bir organizmayı oluşturmaktadır. Son olarak, genlerin yanlış ifade olması halinde kanserin nasıl oluştuğunu göreceğiz. Gen ifadesinin bütün hücreler tarafından uygun bir şekilde yönetilmesi, yaşamın işlevleri açısından hayati bir önem taşımaktadır.

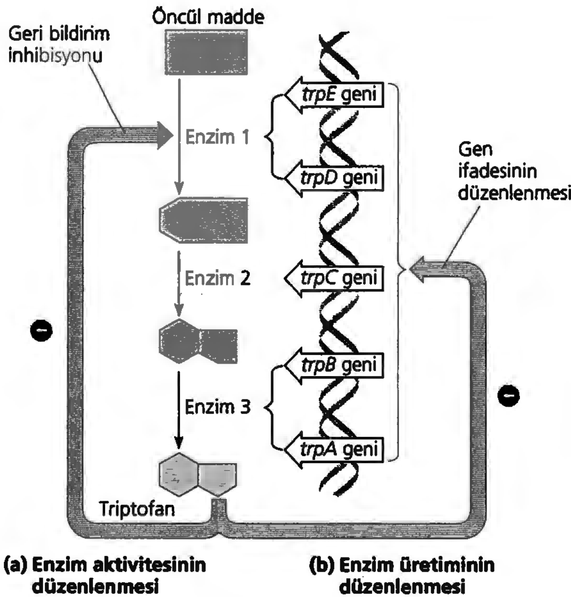
KAVRAM **18.1**

Bakteriler çevresel değişikliklere genellikle transkripsiyonu düzenleyerek yanıt verir

Kaynakları ve enerjiyi koruyabilen bakteri hücreleri, bunları yapamayan hücrelere göre avantajlıdır. Dolayısıyla, doğal seçilim, yalnızca hücrelerin gereksinim duydukları ürünleri kodlayan genleri ifade eden bakterilere yardımcı olmuştur.

Örnek olarak bir insanın kalınbağırsağının değişken ortamında yaşayan *E. coli* bireyini düşünün. Bu bakterinin beslenmesi konağın değişken beslenme alışkanlığına bağlıdır. Eğer ortamda, bakterinin yaşamını sürdürmesi için gerekli triptofan isimli amino asit bulunmuyorsa, hücre buna, triptofanın, başka bir bileşikten üretildiği bir metabolik yolu aktifleştirerek yanıt verecektir. Daha sonra, eğer konak, yani insan, triptofan bakımından zengin bir besini yediğinde bakteri hücreleri triptofan üretimini durduracaktır. Böylece kaynaklar, ortamdaki çözeltide bulunan ve daha önceden üretilmiş olan bir madde için kullanılmayacaktır. Bu, bakterilerin değişen ortam koşullarına bağlı olarak metabolizmalarını nasıl düzenlediklerini gösteren bir örnektir.

Şekil 18.2'de de gösterildiği gibi, metabolik kontrol, iki düzeyde yapılır. Bunlardan birincisi, hücreler önceden mevcut enzimlerin faaliyetlerini ayarlayabilirler. Bu, göreceli olarak hızlı bir yanıt olup, enzimlerin katalitik etkinliklerini arttıran ya da azaltan kimyasal uyarıcılara karşı duyarlılığa bağlıdır (bakınız Bölüm 8). Triptofan sentez yolundaki ilk enzimin etkinliği, metabolik yoldaki son ürün tarafından engellenir **(Şekil 18.2a)**. Dolayısıyla, eğer bir hücrede triptofan birikirse hücre, enzim etkinliğini engelleyerek daha fazla triptofan sentezlenmesini durdurur. Anabolik (biyosentetik) yollar için tipik olan bu tür bir *geri bildirim yoluyla inhibisyon*, bir hücrenin, gereksinim duyduğu bir maddenin miktarındaki kısa süreli dalgalanmalara uyum sağlamasına izin verir.



▲ **Şekil 18.2 Bir metabolik yolun düzenlenmesi.** Triptofan sentezi yolunda, triptofanın bolluğu, hem **(a)** hızlı bir yanıt olarak, yoldaki ilk enzimin aktivitesini engeller (geri bildirim yoluyla inhibisyon) ve **(b)** daha uzun süreli bir yanıt olarak ise yoldaki enzimlerin bütün alt birimlerini kodlayan genlerin ifadesini baskı altına alabilir. *trpE* ve *trpD* genleri enzim 1'in iki alt birimini, *trpB* ve *trpA* genleri ise enzim 3'ün iki alt birimini kodlar. (Genler ile ilgili, yoldaki işlevlerinin sırası belirlenmeden önce isimlendirilmişlerdir.) ⊖ Sembolü engellenmeyi ifade etmektedir.

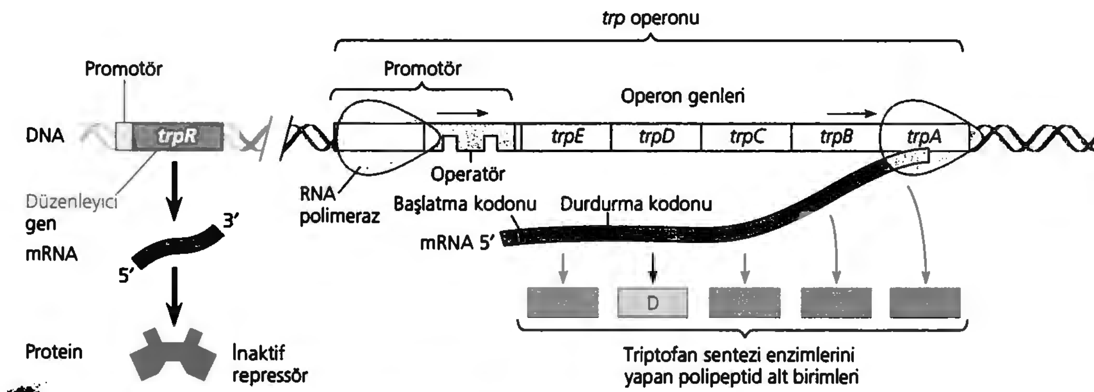
İkincisi, hücreler belirli enzimlerin üretim düzeyini ayarlayabilirler; yani, hücreler enzimleri kodlayan genlerin ifadesini düzenleyebilirler; eğer örneğimizde, ortam, bakterinin gereksinim duyduğu triptofanın tamamını sağlarsa, hücre triptofanın sentezini katalizleyen enzimlerin üretimini durdurur **(Şekil 18.2b)**. Bu durumda ilgili enzimin üretimi kontrolü, bu enzimleri kodlayan mRNA'nın sentezi sırasında, yani transkripsiyon seviyesinde gerçekleştirilir. Daha genel olarak, bakteri genomundaki çok sayıdaki gen, hücrenin metabolik durumundaki değişikliklere bağlı olarak açılmaktadır. Operon modeli olarak tanımlanan, bakterilerdeki gen ifadesinin bu temel mekanizma ile kontrolü, Paris'te Pastör Enstitüsü'nde çalışan François Jacob ve Jacques Monod tarafından keşfedilmiştir. İlk örneğimizi oluşturan triptofan sentezinin nasıl kontrol edildiği bağlamında, bir operon ne olduğunu ve nasıl çalıştığını inceleyelim.

Operonlar: Temel Kavram

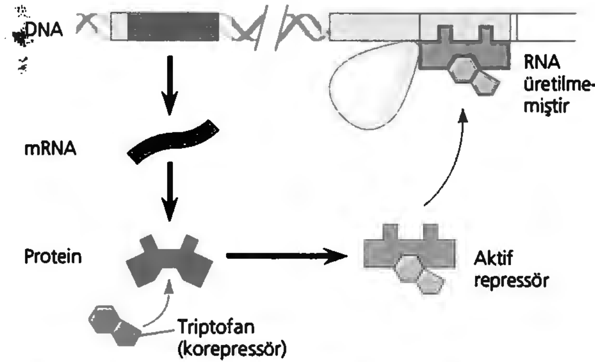
E. coli, Şekil 18.2'de gösterilen çok basamaklı yollarla öncül bir molekülden triptofan isimli amino asiti sentezler. Yoldaki her bir reaksiyon, özel bir enzim tarafından katalizlenir. Bu enzimlerin alt birimlerini kodlayan beş gen, bakteri kromozomunda grup halinde bulunur. Beş gen için tek bir promotör iş görür. Böylece bu genler birlikte bir transkripsiyon birimi oluştururlar. (Bölüm 17'den, bir promotörün, RNA polimerazın DNA'ya bağlanabildiği ve transkripsiyonu başlatabildiği bölge olduğunu hatırlayınız.) Böylece, transkripsiyon sonucunda uzun bir mRNA molekülü oluşur. Bu mRNA molekülü triptofan yolunda iş gören enzimleri oluşturan beş adet polipeptidi kodlar. Hücre, bu bir adet mRNA'yı, birbirinden ayrı, beş adet polipeptidin translasyonunda kullanabilir. Çünkü mRNA, başlama ve durdurma kodonları ile kesilmiştir. Bu kodonlar her bir polipeptidin başlama ve sonlanma dizisini kodlayan dizleri gösterir.

İşlevleri birbiriyle ilişkili olan genleri tek bir transkripsiyon birimi şeklinde gruplandırmanın avantajı, tek bir "açma-kapama düğmesinin", işlevleri ilişkili bütün bir gen grubunu kontrol edebilmesidir; başka bir deyişle, bu genler *koordineli bir şekilde kontrol edilirler*. Bir *E. coli* hücresi, besin ortamında bu amino asidin eksikliği nedeniyle kendisi için triptofan üretmesi gerektiğinde, metabolik yoldaki bütün enzimler bir kerede sentezlenirler. Burada genlerin açılmasını sağlayan anahtar, **operatör** olarak isimlendirilen bir DNA segmentidir. Operatörün hem konumu ve hem de ismi, işlevi ile uygunluk gösterir. Promotörün içinde ya da bazı durumlarda, promotör ile enzim kodlayan genler arasından yer alan operatör, RNA polimerazın genlere girmesini kontrol eder. Operatör, promotör ve bunların kontrol ettiği genler hep birlikte -triptofan yolunda enzim üretimi için gerekli bütün DNA uzantısı- bir **operon** oluşturur. *Trp* operon (*trp*, triptofandan gelmektedir), *E. coli* genomunda bulunan çok sayıdaki operondan biridir **(Şekil 18.3)**.

Eğer operatör, transkripsiyonun kontrol edilmesi için, operonun anahtarı durumunda ise, bu anahtar nasıl çalışmaktadır? *Trp* operonun kendisi açılmaktadır; yani RNA'un polimeraz promotöre bağlanabilir ve operon genlerinin transkripsiyonunu sağlar. Operon, *trp* **repressör (baskı-**



(a) Triptofan mevcut değil, repressör aktif değil, operon çalışıyor. RNA polimeraz, promotörden DNA'ya bağlanır ve operon genlerinin transkripsiyonunu sağlar.



(b) Triptofan mevcut, repressör aktif, operon çalışmıyor. Triptofan biriktikçe, repressör proteini aktifleştirerek kendi üretimini engeller. Repressör protein, operatöre bağlanarak transkripsiyonu durdurur.

▲ **Şekil 18.3 *E. coli*'de *trp* operonu: baskılanabilir enzimlerin sentezinin düzenlenmesi.** Triptofan, baskılanabilir enzimler tarafından katalizlenen anabolik bir yolda üretilen bir amino asittir. **(a)** Bu yolda iş gören enzimlerin polipeptid alt birimlerini kodlayan beş gen (bakınız Şekil 18.2) promotörleri ile birlikte, *trp* operonu yönünde gruplandırılmışlardır. *trp* operatörü (repressör bağlanma bölgesi) *trp* promotörünün, içerisinde yerleşmiştir (RNA polimeraz bağlanma bölgesi). **(b)** Yoldaki son ürün olan triptofanın birikimi, *trp* operonunun transkripsiyonunu baskılayarak yoldaki bütün enzimlerin sentezlerini ve triptofan sentezini durdurur.

? *Hücreler, birikmiş triptofanı kullandıkça* trp *operonuna ne olur, açıklayınız.*

layıcı) olarak isimlendirilen bir protein tarafından kapatılabilir. Repressör, operatöre bağlanarak RNA polimerazın promotöre bağlanmasını engeller. Böylece genlerin transkripsiyonu durdurulmuş olur. Repressör bir protein, belirli bir operonun operatörüne özgüdür. Örneğin, *trp* operatörüne bağlanarak *trp* operonunu kapatan repressör, *E. coli* genomundaki diğer operonlar üzerinde etkisizidir.

trp repressörü, *trpR* olarak isimlendirilen **düzenleyici bir genin** protein ürünüdür. Triptofan operatörüne belli bir uzaklıkta yer alan bu genin kendine ait promotörü mevcuttur. Her ne kadar düşük hızda da olsa, düzenleyici genler sürekli olarak ifade olurlar ve *E. coli* hücrelerinde her zaman birkaç *trp* repressör molekülü mevcuttur. Öyleyse, *trp* operonu neden kalıcı olarak kapatılmamaktadır? Birincisi, repressörlerin operatörlere bağlanması tersinirdir. Bir operatör iki durum arasında bocalar: bunlardan biri repressörün bağlı olmadığı, diğeri ise bağlı olduğu durumdur. Her bir durumun göreceli süresi, çevredeki aktif repressör molekül sayısına bağlıdır. İkincisi, diğer çoğu düzenleyici proteinlerini gibi, *trp* repressörünün, aktif ya da aktif olmayan, iki alternatif şekle sahip allosterik bir protein olmasıdır (bakınız Şekil 8.20). *trp* repressörü inaktif formda sentezlenir ve bu formun *trp* operatörüne ilgisi azdır. Eğer triptofan, yalnızca bir *trp* repressörüne allosterik bölgeden bağlanırsa repressör protein aktifleşerek operatöre bağlanabilir. Bunun sonucunda operon kapanır.

Bu sistemde triptofan, bir **korepressör (birlikte baskılayıcı)** olarak iş görür. Bir korepressör küçük bir molekül olup, bir operonun kapatılmasını sağlayan repressör bir protein ile işbirliği yapar. Triptofan biriktikçe, daha fazla triptofan molekülü *trp* repressör molekülüyle birleşir. Bunlar daha sonra *trp* operatörüne bağlanarak triptofan sentez yolundaki enzimleri devre dışı bırakırlar. Eğer hücredeki triptofan seviyesi düşerse, operon genlerinin transkripsiyonu yeniden başlar. *trp* operonu, gen ifadesinin, hücrenin iç ve dış ortamlarındaki değişikliklerine nasıl yanıt verdiğine ilişkin bir örnek oluşturur.

Baskılanabilir ve Uyarılabilir Operonlar: Negatif Gen Düzenlenmesinin İki Tipi

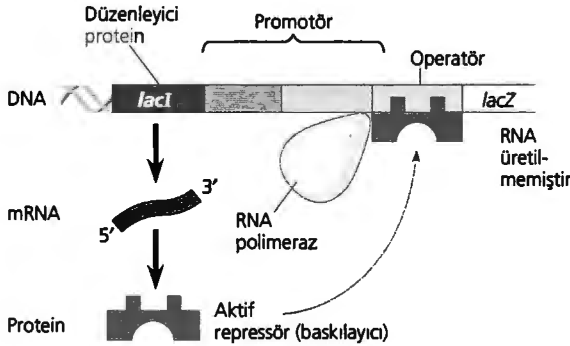
trp operonu *baskılanabilir operon* olarak isimlendirilir; çünkü bu operonun transkripsiyonu, genellikle devam eder, fakat özel bir küçük molekül, (bu örnekte, triptofan) allosterik olarak düzenleyici proteine bağlandığı zaman inhibe edilebilir (baskılanır). Bunun aksine, *uyarılabilir operon* genellikle kapalıdır. Fakat küçük bir molekül, düzenleyici bir protein ile etkileşince uyarılabilir. Uyarılabilir operonun klasik örneği, *lac* operonudur (*lac*, laktozdan gelmektedir). Bu operon, Jacob ve Monod'un öncül çalışmalarının konusuydu.

Eğer konak süt içerse, insan bağırsağındaki *E. coli*, bir disakkarit olan laktozu (süt şekeri) elde edebilir. Laktoz metabolizması, disakkaritin glukoz ve galaktoz gibi monosakkaritlere hidrolize olması ile başlar. Bu reaksiyonu, β-galaktozidaz enzimi katalizler. Laktoz yokluğunda yetişen bir *E. coli* hücresinde bu enzimin sadece birkaç molekülü mevcuttur. Bununla birlikte, eğer bakterinin yaşadığı ortama laktoz katılırsa, hücredeki β-galaktozidaz molekülünün sayısı 15 dakika içerisinde bin kat artar.

β-galaktozidaz geni, *lac* operonun bir kısmını oluşturur. *lac* operonu, laktoz kullanımında iş gören enzimleri kodlayan diğer iki geni kodlar. Transkripsiyon biriminin tamamını ana bir operatör ve promotör yönetir. Operonun dışında yerleşmiş olan, düzenleyici *lacI* geni allosterik bir repressör proteini kodlar. Bu protein operatöre bağlanarak *lac* operonunu kapatabilir. Bu noktaya kadar, bu, *trp* operonun düzenlenmesine benzemektedir; fakat önemli bir farklılık vardır. *trp* repressörünün kendisinin inaktif olduğunu ve operatöre bağlanmak için korepressör olarak triptofana gereksinim duyduğunu hatırlayınız. Bunun aksine, *lac* repressörünün kendisi aktiftir. Yani, operatöre bağlanarak *lac* operonunu kapatır. Bu durumda **uyarıcı** olarak isimlendirilen küçük bir molekül, repressörü *inaktif* hale getirmektedir.

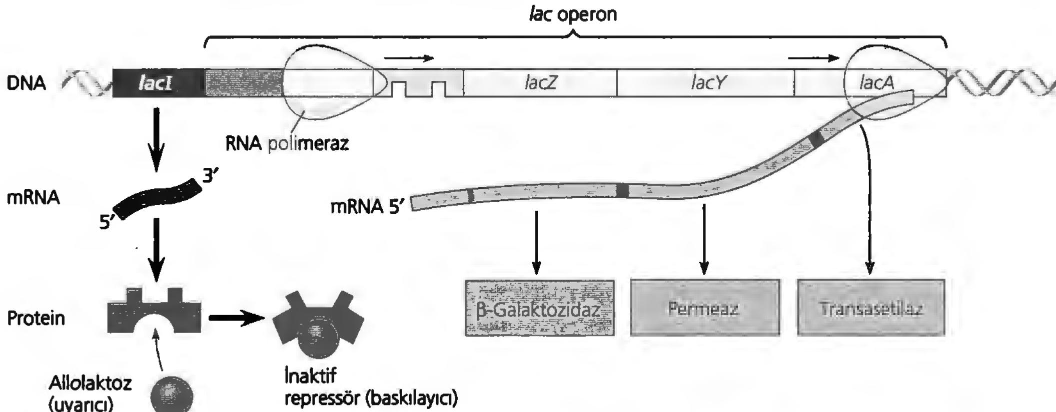
Laktozun bir izomeri olan allolaktoz, *lac* operonunun uyarıcısı olup, hücreye giren laktozdan küçük miktarlarda üretilir. Laktoz yokluğunda (dolayısıyla allolaktoz yokluğunda) *lac* repressörü etkisiz formda olup, *lac* operonunun genleri susturulur **(Şekil 18.4a).** Eğer hücrenin bulunduğu ortama laktoz ilave edilirse, allolaktoz *lac* repressörüne bağlanır ve yapısını değiştirir. Böylece repressörün operatöre bağlanma yeteneğini ortadan kaldırmış olur. Bağlı repressör olmaksızın, *lac* operonu laktoz kullanan enzimlerin mRNA'sını oluşturmak üzere transkripsiyona uğrar **(Şekil 18.4b).**

Gen düzenlenmesi bağlamında, laktoz yolu enzimleri *uyarılabilir enzimler* olarak ifade edilir. Çünkü bu enzimlerin sentezi kimyasal bir sinyal tarafından (bu örnekte, allolaktoz) uyarılmaktadır. Benzer şekilde, triptofan sentezi enzimleri baskılanabilir olarak isimlendirilir. *Baskılanabilir enzimler*, genellikle, elzem olan son ürünlerin ham maddelerden (öncüller) sentezlendiği anabolik yollarda işlev yapar. Bir son ürün önceden yeterli miktarda mevcut ise hücre, bu son ürünün organik öncüllerini ve enerjisini başka kullanımlar



(a) Laktoz mevcut değil, repressör aktif, operon çalışmıyor. *lac* repressörü, doğuştan aktif olup laktoz yokluğunda operatöre bağlanarak operonu susturur.

▼ **Şekil 18.4 *E. coli*'de *lac* operonu: uyarılabilir enzimlerin sentezinin düzenlenmesi.** *E. coli* laktozu almak ve metabolize etmek için üç enzim kullanır. Bu üç enzimden sorumlu genler *lac* operonu halinde kümelenmişlerdir. *lacZ* geni β- galaktozidazı kodlar. Bu enzim laktozu, glukoz ve galaktoza hidrolize eder. İkinci bir gen olan *lacY*, permeazları kodlar. Permeazlar, laktozu hücreye taşır. Üçüncü bir gen olan *lacA*, transasetilaz olarak isimlendirilen bir enzimi kodlar. Bu enzimin laktoz metabolizmasındaki rolü henüz bilinmemektedir. *lac* repressör geni olan *lac1*, beklenmedik bir durum olarak *lac* operonunun yanında yer alır. Promotörün yukarı ucundaki kırık bölgesinin işlevi (bu şekilde sol uçta) Şekil 18.5'te açıklanacaktır.



(b) Laktoz mevcut, repressör aktif değil, operon çalışıyor. Laktozun bir izomeri olan allolaktoz, repressörü etkisiz hale getirerek operonu aktifleştirir. Bu yolda, laktoz kullanımında yer alan enzimler uyarılır.

için ayırabilir. Bunun aksine, uyarılabilir enzimler genellikle, bir besin maddesinin daha basit moleküllere parçalandığı katabolik yollarda iş görür. Hücre, sadece yeterli besin maddesi varlığında, uygun enzimleri üreterek enerjisini ve öncül maddeleri gereksiz protein yapımına harcamaktan kaçınır.

Hem *trp* ve hem de *lac* operonun düzenlenmesi genlerin negatif kontrolünü içerir. Çünkü operonlar repressör proteinin aktif formu tarafından kapatılırlar. Bunu *trp* operonu için görmek daha kolaydır. Fakat bu, *lac* operonu için de geçerlidir. Allolaktoz enzim sentezi, doğrudan genom üzerinde etki yaratarak değil, *lac* operonunu repressörün negatif etkisinden kurtararak uyarır. Düzenleyici bir protein, doğrudan genom ile etkileştiğinde gen düzenlenmesinin *pozitif* olduğu söylenmektedir. Tekrardan *lac* operonunun içeren, bir pozitif gen kontrolü örneğini görelim.

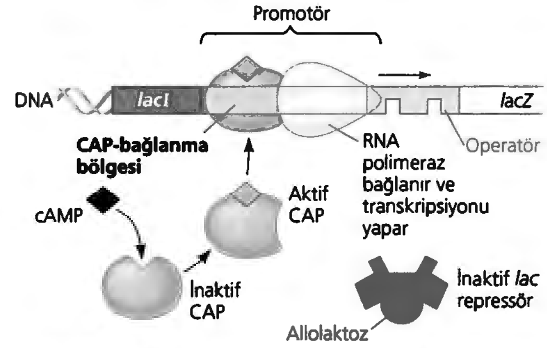
Pozitif Gen Düzenlenmesi

Ortamda hem glukoz ve hem de laktoz bulunduğunda, *E. coli* tercihen glukozu kullanır. Glikolizde glukozu parçalayan enzimler sürekli olarak mevcuttur (bakınız Şekil 9.9). *E. coli*, laktozu enerji kaynağı olarak, ortamda sadece laktozun bulunduğu, ancak glukozun yetersiz olduğu durumlarda kullanır. Böylece laktoz parçalanması için yeterince enzim sentezler.

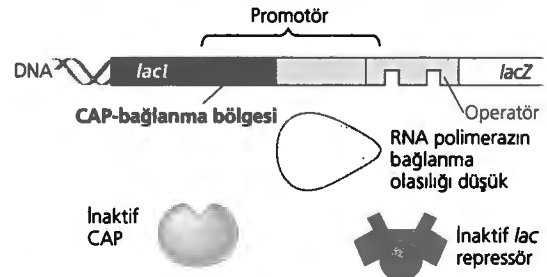
E. coli hücresi, glukoz konsantrasyonunu nasıl algılamakta ve bu bilgiyi genoma iletmektedir? Tekrarlayacak olursak, bu mekanizma, bir allosterik düzenleyici proteinin, küçük organik bir molekül ile ilişkisine bağlıdır. Bu durumda, bu küçük organik molekül, glukoz kıt olduğunda biriken **siklik AMP**'dir **(cAMP)**. (cAMP'nin yapısını incelemek için bakınız Şekil 11.11). *Katabolit aktivatör protein (CAP)* olarak isimlendirilen düzenleyici protein, bir **aktivatördür**. Bu protein DNA'ya bağlanarak bir genin transkripsiyonunu uyarır. cAMP, bu düzenleyici proteine bağlanınca, CAP proteini aktif şeklini alır ve *lac* promotörünün yukarı ucunda özgül bir yere bağlanabilir **(Şekil 18.5a)**. Bu bağlanma, RNA polimerazın promotöre ilgisini arttırır. Bu ilgi aslında, operatöre repressörün bağlanmadığı durumlarda azdır. CAP'ın promotöre tutunması, RNA polimerazın promotöre bağlanmasını kolaylaştırıp transkripsiyon hızını artırarak gen ifadesini doğrudan uyarır. Bu nedenle, bu mekanizma pozitif düzenleme olarak isimlendirilir.

Eğer hücrelerde glukoz miktarı artarsa, cAMP konsantrasyonu düşer ve CAP, cAMP olmaksızın, operondan ayrılır. CAP aktif olmadığından, RNA polimeraz promotöre yetersiz bağlanır ve *lac* operonunun transkripsiyonu laktoz varlığında bile yavaş ilerler **(Şekil 18.5b)**. Dolayısıyla, *lac* operonu ikili kontrol altındadır: *lac* repressörü tarafından negatif, CAP tarafından ise pozitif kontrol. *lac* repressörünün durumu (allolaktoza bağlı oluşu ya da bağlanmamış olması) *lac* operon genlerinin transkripsiyonunun gerçekleşip gerçekleşmeyeceğini belirler; eğer operon repressörden kurtulmuşsa, CAP'ın durumu (cAMP'ye bağlı oluşu ya da olmayışı), transkripsiyon *hızını* kontrol eder. Bu, operonun hem açılıp kapanmayı ve hem de hacim kontrolünü elinde bulundurduğu bir durumdur.

CAP, *lac* operonunun düzenlemesine ek olarak, katabolik yollarda kullanılan enzimleri kodlayan diğer operonların düzenlenmesine yardım eder. Hepsi birlikte, *E. coli*'de 100'den fazla genin ifadesini etkileyebilir. Glukoz bol ve CAP inaktif olunca, glukoz dışındaki bileşikleri parçalayan enzimlerin sentezi genel olarak yavaşlar. Laktoz gibi, diğer bileşikleri parçalayabilme yeteneği, glukoz açlığı çeken bir hücrenin yaşayabilmesini sağlar. O anda hücrede mevcut bileşikler hangi operonun açılacağını belirler -aktifleştirici ve repressör proteinlerin, ilgili genlerin promotörleri ile basit etkileşimlerinin bir sonucu.



(a) Laktoz mevcut, glukoz kıt (cAMP seviyesi yüksek): bol miktarda *lac* mRNA sentezlenmektedir. Glukoz kıt olduğunda, cAMP'nin düzeyinin yüksek oluşu CAP'ı aktifleştirir ve lac operonu laktoz yolundaki enzimler için büyük miktarlarda mRNA üretir.



(b) Laktoz mevcut, glukoz mevcut (cAMP düzeyi düşük): az miktarda mRNA sentezlenmiştir. Glukoz mevcut olduğunda, cAMP yetersizdir. CAP, repressör bulunmasa bile transkripsiyonu önemli ölçüde uyaramaz.

▲ **Şekil 18.5 Katabolit aktivatör protein (CAP) tarafından *lac* operonunun pozitif kontrolü.** RNA polimerazın *lac* promotörüne ilgisi, sadece katabolit aktivatör protein (CAP), promotörün yukarı ucundaki bir DNA bölgesine bağlı olduğunda fazladır. CAP devirsel AMP (cAMP) ile birleşmiş olduğunda DNA bölgesine bağlanır. Hücrede cAMP'nin konsantrasyonu, glukoz konsantrasyonu düşünce yükselir. Dolayısıyla, ortamda glukoz bulunduğunda, laktoz mevcut olsa bile, hücre tercihen glukozu yıkar ve laktoz kullanan enzimlerden çok az üretir.

KAVRAM KONTROLÜ 18.1

1. *Trp* korepressörü ve *lac* uyarıcısının ilgili repressör proteine bağlanması, her durumda repressörün işlevini ve transkripsiyonunu değiştirir?
2. Hem laktoz ve hem de glukoz kıt olduğunda, RNA polimerazın, repressörlerin ve aktivatörlerin *lac* operonuna nasıl bağlandıklarını açıklayınız. Bu kıtlıkların *lac* operonunun transkripsiyonu üzerine olan etkisi nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** *E. coli*'de belirli bir mutasyon, *lac* operatörünü, aktif repressörün bağlanamayacağı şekilde değiştirmektedir. Bu durum hücrenin *β*-galaktozidaz üretimini nasıl etkileyecektir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 18.2

Ökaryotik gen ifadesi pek çok evrede düzenlenir

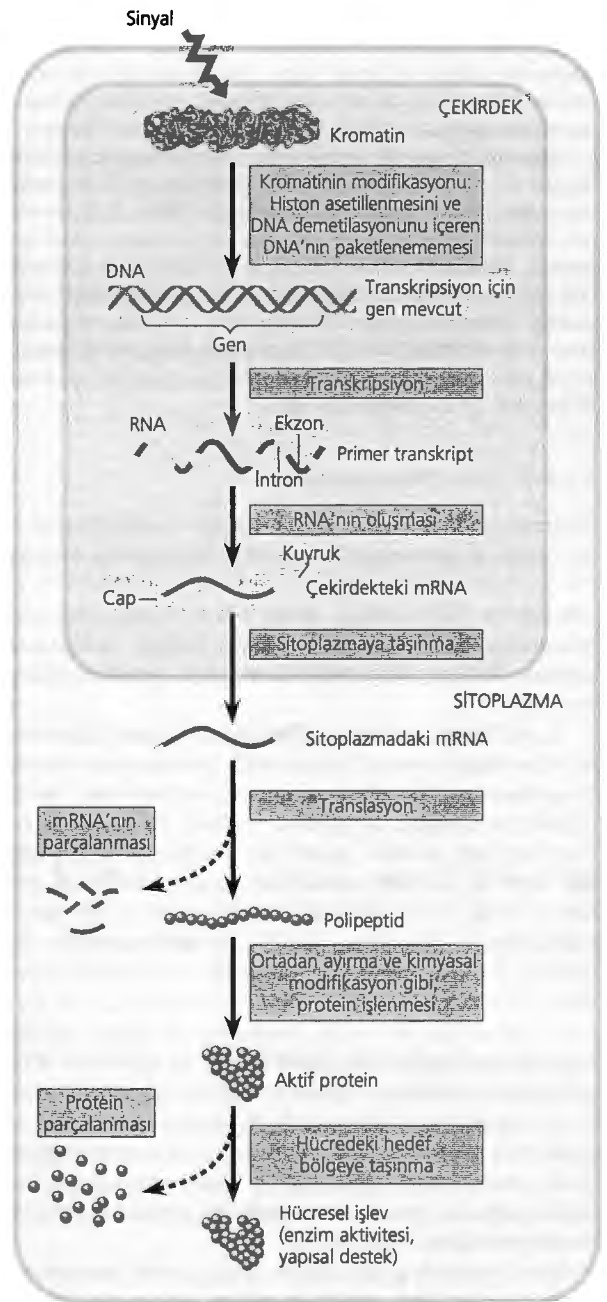
Prokaryotik ya da ökaryotik olmalarına bakılmaksızın tüm organizmaların, herhangi bir zamanda hangi genlerin ifade edileceğini düzenlemeleri gerekir. Hem tek hücreli organizmalar ve hem de çok hücreli organizmalar dış ve iç ortamlardan gelen sinyallere yanıt vermek için genlerini sürekli olarak açmalı ve kapatmalıdır. Gen ifadesinin düzenlenmesi, her biri belirli bir role sahip, farklı hücre tipinden oluşmuş çok hücreli organizmalarda hücre özelleşmesi için de gereklidir. Her bir hücre tipi işlevini gerçekleştirebilmek için, belirli genlerin ifade olduğu ve diğerlerinin olamadığı özel bir gen ifadesi programına sahip olmalıdır.

Diferansiyel Gen İfadesi

Tipik bir insan hücresi, herhangi bir zamanda protein kodlayan genlerinden %20'sini ifade edebilir. Hatta kas ve sinir hücreleri gibi oldukça farklılaşmış hücreler içerdikleri genlerinin daha az bir bölümünü ifade ederler. Bir organizmadaki hemen hemen bütün hücreler aynı genoma sahiptirler. (Bölüm 43'te göreceğiniz gibi, bağışıklık sisteminin hücreleri bunun bir istisnasıdır). Bununla birlikte, her bir hücre tipinde ifade olan genlerin alt grupları o hücreye özgüdür. Bu durum, bu hücrelerin özel işlevlerini yerine getirmesini sağlar. Bu nedenle hücre tipleri arasındaki farklılık, farklı genlerin mevcut olmasından değil, aynı genoma sahip hücrelerde farklı genlerin ifade edilmesinden dolayıdır, bu olaya **diferansiyel gen ifadesi** adı verilir.

İster tek hücreli bir ökaryot ister çok hücreli bir organizmadaki belirli bir hücre olsun, herhangi bir hücrenin işlevi, ifade edilen uygun gen setlerine bağlıdır. Bir hücrenin transkripsiyon faktörleri doğru genleri doğru zamanda bulmalıdır. Bu, samanlıkta iğne aramaya benzer. Gen ifadesi yanlış ilerlerse, kanser dahil, şiddetli dengesizlikler ve hastalıklar oluşabilir.

Şekil 18.6'da, ökaryotik bir hücrede gen ifadesinin bütün süreçleri özetlenmiştir. Şekilde, protein kodlayan bir genin ifadesinde yer alan bütün anahtar evrelerin altı çizilmiştir.



▲ **Şekil 18.6 Ökaryotik hücrelerde düzenlenebilen gen ifadesindeki evreler.** Bu şekilde, renkli kutucuklar çok sıklıkla düzenlenen işlemleri göstermektedir; her bir renk etkilenen molekülü göstermektedir (mavi= DNA, turuncu=RNA, mor= protein). Ökaryotik hücrelerde transkripsiyonu translasyondan ayıran çekirdek kılıfı transkripsiyon sonrası kontrol fırsatı verir. Transkripsiyon sonrası kontrol, RNA'nın işlenmesini içerir. Bu tür kontrol prokaryotlarda görülmez.Ayrıca, ökaryotlar transkripsiyon öncesi ve translasyondan sonra iş gören çok çeşitli kontrol mekanizmalarına sahiptir. Bununla birlikte, herhangi bir genin ifadesinin, burada gösterilen her bir evreyi içermesi gerekmez; örneğin, polipeptidlerin her biri ortasından ayrılmaz.

Şekil 18.6'da gösterilen her bir evre, potansiyel bir kontrol noktasıdır. Bu kontrol noktasında gen ifadesi açılıp kapanabilir, hızlanabilir ya da yavaşlatılabilir.

Sadece 50 yıl önce, ökaryotlarda gen ifadesini kontrol eden mekanizmaların aydınlatılabileceği düşünülmüyordu. O zamandan bu yana, başta DNA teknolojisindeki ilerlemeler olmak üzere, yeni araştırma yöntemleri (bakınız Bölüm 20), moleküler biyologların ökaryotik gen düzenlenmesinin pek çok ayrıntısını aydınlatmalarını sağlamıştır. Transkripsiyon, bütün organizmalarda gen ifadesinin ortak kontrol noktasıdır. Hormonlar ya da diğer sinyal molekülleri gibi, hücrenin dışından gelen sinyallere yanıt olarak bu noktada düzenlenme yapılır. Bu nedenle, *gen ifadesi* terimi genellikle hem bakteriler ve hem de ökaryotlar için transkripsiyon ile eşdeğer tutulur. Bu durum, bakteriler için çoğu durumda geçerli olmasına karşın, ökaryotik hücre yapısı ve işlevinin daha karmaşık olması, diğer pek çok evrede de gen ifadesinin düzenlenmesine fırsat verir (bakınız Şekil 18.6). Bundan sonra bu kısımda, ökaryotik gen ifadesi noktalarını daha yakından göreceğiz.

Kromatin Yapısının Düzenlenmesi

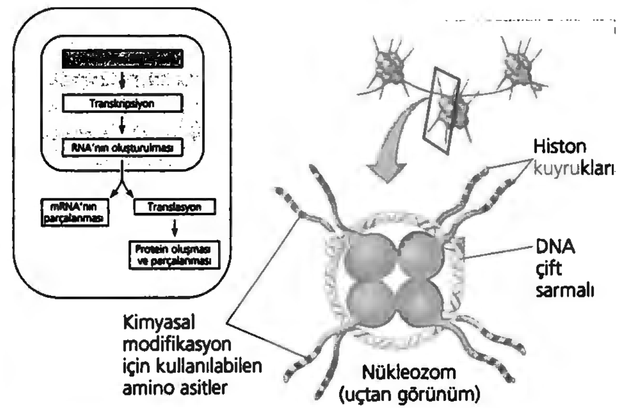
Ökaryotik hücrelerin DNA'larının, kromatin olarak bilinen, ayrıntılı bir kompleksin içinde paketlendiğini hatırlayınız. Kromatin temel birimi nükleozomdur (bakınız Şekil 16.22). Kromatinin bu yapısal düzenlenişi, sadece bir hücrenin DNA'sını çekirdeğin içine sığacak şekilde sıkı bir formda paketlemekle kalmayıp, aynı zamanda bazı yollarla gen ifadesinin düzenlenmesine de yardım eder. Bir genin promotörünün nükleozomlara ve DNA'nın kromozomun iskelesine ya da çekirdek laminasına bağlandığı yerlere göre konumu, genin transkripsiyona uğrayıp uğramayacağını etkileyebilir. Diğer yandan, oldukça yoğunlaşmış olan heterokromatin içindeki genler genellikle ifade olmazlar. Son olarak, histon proteinlerindeki ve kromatin DNA'sındaki belirli kimyasal modifikasyonlar (değişimler) hem kromatin yapısını ve hem de gen ifadesini etkileyebilir. Burada, özel enzimler tarafından katalizlenen bu modifikasyonların etkilerini inceleyeceğiz.

Histon Modifikasyonları

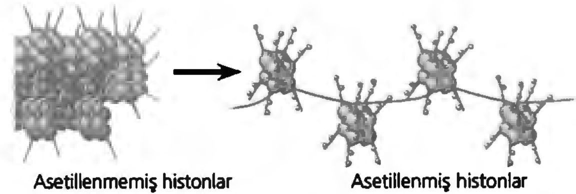
Histonlarda kimyasal modifikasyonlar oluştuğuna ilişkin çok sayıda kanıt vardır. Histonlar, DNA'nın nükleozomlarda çevrelerine sarıldıkları proteinler olup, gen transkripsiyonunun düzenlenmesinde doğrudan rol oynarlar. Bir nükleozomdaki her bir histon molekülünün N-uçları nükleozomdan dışarıya doğru çıkıntı yapar (**Şekil 18.7a**). Bu histon kuyrukları, değişim yaratan çeşitli enzimlere giriş sağlar. Bu enzimler özel kimyasal grupları ekler ya da uzaklaştırır.

Histon asetilasyonunda, asetil grupları (-$COCH_3$) histon kuyruklarındaki lizinlere bağlanır; deasetilasyon ise asetil gruplarının uzaklaştırılmasıdır. Lizinler asetillendiğinde, bunların pozitif yükleri nötrleşir ve histon kuyrukları komşu nükleozomlara bağlanamaz (**Şekil 18.7b**). Bu tür bir bağlanma kromatinin daha sık bir yapı oluşturarak katlanmasını sağlar; bu bağlanma gerçekleşmediği taktirde kromatin daha gevşek yapılı olur. Bunun sonucunda, transkripsiyonu sağlayan proteinler, genlere asetillenmiş bir bölgeden daha kolay ulaşırlar. Araştırıcılar, histonları asetilleyen ya da asetilleri uzaklaştıran bazı enzimlerin promotörlere bağlanan transkripsiyon faktörleri ya da bunların bileşenleri ile yakın bağlantılı olduklarını bulmuşlardır (bakınız Şekil 17.8). Bu gözlemler, histon asetillenmesini sağlayan enzimlerinin transkripsiyonun başlatılmasını, sadece kromatinin yapısını yeniden modelleyerek değil, ayrıca transkripsiyon makinesine bağlanıp, o makineyi "çalıştırarak" artıracaklarını düşündürmektedir.

Metil ve fosfat grupları gibi diğer kimyasal gruplar, histon kuyruklarındaki amino asitlere geriye dönüşebilir bir şekilde bağlanabilir. Histon kuyruklarına metil gruplarının eklenmesi (histon metilasyonu) kromatinin kısalmasına neden olur. Buna karşın metillenmiş bir amino asidin yanındaki bitişik bir amino aside bir fosfat grubunun katılması (fosforilasyon) ters etki yapar. Son yıllarda, histon kuyruklarındaki değişimlerin kromatin yapısı ve gen ifadesini etkileyebileceğinin bulunmuş olması, ***histon kod hipotezini*** doğurmuştur. Bu hipoteze göre, ortaya çıkış sırası kadar, modifikasyonların özel kombinasyonları da kromatinin şeklini, kromatinin şekli de transkripsiyonun belirlenmesine yardım etmektedir.



(a) Histon kuyruklar, bir nükleozomdan dışarı doğru çıkar. N-Terminal kuyruklarındaki amino asitler, kimyasal değişim için uygundur.



(b) Histon kuyrukların asetillenmesi, kromatinin yapısını gevşeterek transkripsiyona izin verir. Kromatinin, nükleozomların asetillenmediği bir bölgesi sıkı bir yapı (solda) oluşturur. Bu bölgede DNA transkripsiyona uğramaz. Nükleozomlar oldukça fazla asetillendiğinde (sağ), kromatin gevşer ve böylece DNA transkripsiyona uygun hale gelir.

▲ **Şekil 18.7 Histon kuyruklarının basitleştirilmiş modeli ve histon asetillenmesinin etkisi.** Asetillenmeye ek olarak histonlar diğer birkaç tipte modifikasyonlar geçirebilir. Bunlar, aynı zamanda, bir bölgedeki kromatin konfügrasyonunu belirlemeye yardım eder.

DNA'nın Metillenmesi

Bazı enzimler, histon proteinlerinin kuyruklarını metillerken, farklı bir enzim grubu, genellikle sitozin olmak üzere, DNA'daki belirli bazları metilleyebilir. Bu tür bir **DNA metillenmesi**, çoğu bitki, hayvan ve mantarda görülür. İnaktif hale getirilmiş memeli X kromozomlarındaki gibi, inaktif uzun DNA uzantıları (bakınız Şekil 15.8) genel olarak, istisnaları olsa da, aktif olarak transkripsiyona uğrayan DNA bölgelerine göre, daha fazla metillenir. Daha küçük boyutta, bireysel genler çoğunlukla ifade edilmedikleri hücrelerde daha yoğun bir şekilde metillenmektedirler. Fazladan metil gruplarının uzaklaştırılması bu enzimlerden bazılarının açılmasını sağlayabilir.

En azından bazı türlerde, DNA metilasyonunun, embriyoda normal hücre farklılaşması sırasında ortaya çıkan, genlerin uzun süreli inaktivasyonu için önemli olduğu görülmektedir. Örneğin, yetersiz DNA metilasyonu (metilleyici enzimlerin eksikliği nedeniyle), sıçan ve *Arabidopsis* (hardal bitkisi) gibi birbirlerinden çok farklı organizmalarda embriyonun anormal gelişime neden olmuştur. Genler metillendikten sonra, genellikle herhangi bir bireyde ardışık hücre bölünmelerinde bu durumlarını korurlar. İpliklerden birinin daha önceden metillendiği DNA bölgelerinde, enzimler, DNA'nın kendisini her eşlemesinden sonra doğru kardeş ipliği metillendirir. Böylece metillenmenin özellikleri, bir nesilden diğerine geçirilir ve özelleşmiş dokuları oluşturan hücreler embriyonik gelişim sırasında oluşan kimyasal kaydı korur. Bu şekilde sürdürülen metillendirme özelliği, memelilerde *genomik damgalama (imprinting)* olayından da sorumludur. Memelilerde metilasyon, gelişimin başlangıcında, belirli genlerin ya anadan gelen ya da babadan gelen allelinin ifadesini kalıcı olarak düzenler (bakınız Şekil 15.17).

Epigenetik Kalıtım

Henüz tartışmış olduğumuz kromatin modifikasyonları, DNA dizilerinde herhangi bir değişikliğe neden olmaz. Bununla birlikte bu modifikasyonlar daha sonra oluşan hücrelere geçirilebilirler. Nükleotid dizisinin (sekansının) doğrudan yer almadığı mekanizmalarla geçirilen özelliklerin kalıtımı, **epigenetik kalıtım** olarak isimlendirilir. DNA'daki mutasyonların kalıcı değişiklikler olmalarına karşın, kromatindeki modifikasyonlar geriye dönüştürülebilir. Bu işlemin nasıl gerçekleştiği henüz tamamen anlaşılamamıştır. Kromatin modifikasyonunun moleküler sistemleri düzenli bir şekilde birbirleriyle etkileşebilir. Örneğin, *Drosophila*'da yapılan deneyler, histonu değiştiren belirli bir enzimin, DNA metillenmesini sağlayan bir enzimi bir bölgede bulundurduğunu ve bu iki enzimin belirli bir gen setini susturmak için işbirliği yaptıklarını göstermiştir. Tersi sırada çalışarak, proteinlerin ilk olarak, metillenmiş DNA'ya bağlandıkları saptanmış ve daha sonra da histon deasetilasyon enzimlerini çalıştırdıkları gösterilmiştir. Böylece, hem DNA metillenmesi ve hem de histon deasetilasyonu (asetilsizleştirme) içeren ikili mekanizma, transkripsiyonu baskılayabilir.

Araştırıcılar gen ifadesinin düzenlenmesinde epigenetik bilginin önemini gösteren giderek daha fazla bilgi elde etmektedirler. Epigenetik varyasyonlar, genomları aynı olduğu halde, diğeri hastalığa yakalanmayan bir eş ikizin, şizofreni gibi kalıtsal bir hastalığa nasıl yakalandığının açıklanmasına yardım edebilir. Bazı kanser tiplerinde DNA'nın normal metillenme biçiminin değiştiği görülmektedir. Bunun nedeni, genlerin uygun olmayan şekilde ifade edilmesidir. Açık olarak, kromatin yapısını değiştiren enzimler transkripsiyonu düzenleyen ökaryotik hücre makinesinin tamamlayıcı bir kısmını oluşturmaktadır.

Transkripsiyonun Başlamasının Düzenlenmesi

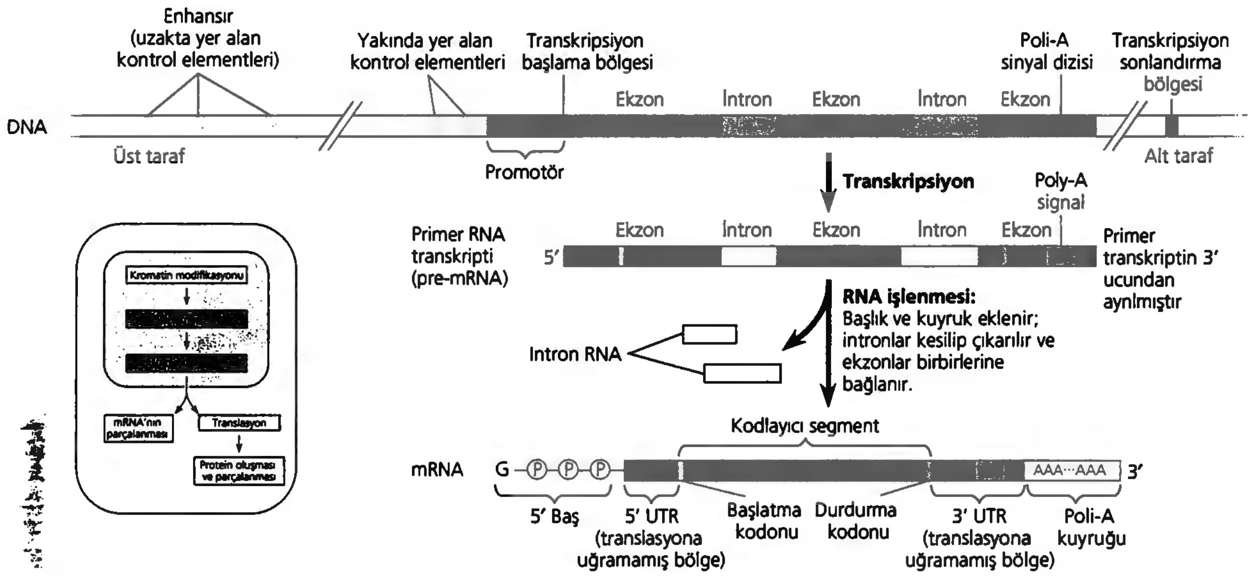
Kromatini değişime uğratan enzimler gen ifadesinin ilk kontrolünü yaparlar. Bunu, DNA'nın bir bölgesinin translasyon makinesine ya daha fazla ya da daha az bağlanmasını sağlayarak gerçekleştirirler. Bir genin kromatini ifade olması için optimum düzeyde değişime uğratılınca, transkripsiyonun başlatılması, gen ifadesinin düzenlenmesinde ikinci büyük basamaktır. Bakterilerde olduğu gibi, ökaryotlarda transkripsiyonun düzenlenmesi DNA'ya bağlanan proteinleri içerir; ve ya RNA polimerazın bağlanmasını kolaylaştırır ya da bağlanmasını engeller. Fakat bu işlem ökaryotlarda çok daha karmaşıktır. Ökaryotik hücrelerin transkripsiyonu nasıl düzenlediklerini görmeden önce, tipik bir ökaryotik genin ve onun transkriptinin yapısını genel olarak inceleyelim.

Tipik bir Ökaryotik Genin Organizasyonu

Bir ökaryotik gen ve onu kontrol eden DNA elementleri (segmentleri) **Şekil 18.8**'deki gibi düzenlenir. Bu şekil, Bölüm 17'de ökaryotik genler hakkında öğrendiklerinizi genişletmektedir. *Transkripsiyonu başlatma kompleksi* olarak isimlendirilen bir grup proteinin, genin "üst bölgesinde" yer alan promotör dizisinde bir arada bulunduklarını hatırlayınız. Bu proteinlerden biri olan RNA polimeraz II, primer bir RNA (pre-mRNA). transkriptini sentezleyerek daha sonra genin transkripsiyonunu ilerletir. Daha sonra, olgun bir mRNA oluşturmak için, RNA işlenir. Bu işlem, intronların kesilip çıkarılmasını ve enzimlerin yardımıyla bir 5' başlık kısmı ve bir poli-A kuyruğunun eklenmesini içerir. Ökaryotik genlerin çoğu ile birleşmiş olan birden fazla **kontrol elementi** bulunur. Bu kontrol elementleri, kodlama yapmayan DNA segmentlerinden oluşur ve transkripsiyon faktörleri olarak isimlendirilen proteinlerin bağlanma bölgeleri olarak iş görürler. Transkripsiyon faktörleri de transkripsiyonu düzenler. Kontrol elementleri ve bunların bağlandıkları transkripsiyon faktörleri farklı hücre tiplerinde, gen ifadesinin titizlikle düzenlenmesi için mutlaka gereklidir.

Transkripsiyon Faktörlerinin Rolleri

Ökaryotik RNA polimeraz enzimi, transkripsiyonu başlatmak için transkripsiyon faktörlerinin yardımına gereksinim duyar. Şekil 17.8'de gösterildiği gibi, bazı transkripsiyon faktörleri protein kodlayan bütün genlerin transkripsiyonu için kritik öneme sahiptir; bu nedenle, bunlar *genel transkripsiyon faktörleri* olarak isimlendirilirler. Sadece birkaç genel transkripsiyon faktörü, promotör içindeki TATA kutusu gibi bir DNA dizisine bağımsız olarak bağlanır; diğerleri ise öncelikle proteinlere bağlanırlar; bu proteinler arasında birbirleri ve RNA polimeraz II yer alır. Protein-protein etkileşimleri ökaryotik transkripsiyonun başlatılması için ciddi öneme sahiptir. Sadece, tam bir başlatma kompleksi oluşturulduğu zaman polimeraz enzimi, kalıp oluşturan DNA ipliği boyunca hareket etmeye başlar. Böylece RNA'nın tamamlayıcı (komplementer) ipliği oluşur.

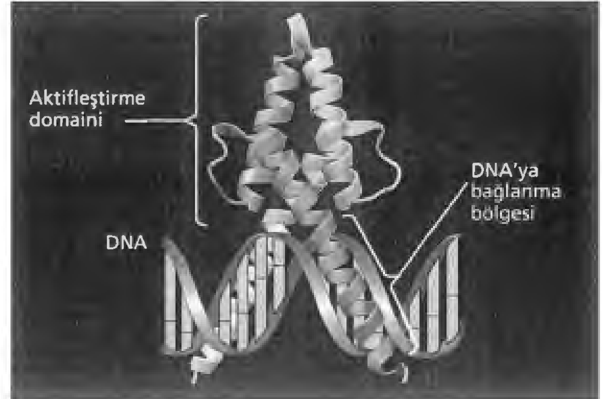


▲ **Şekil 18.8 Bir ökaryotik gen ve transkripti.** Her bir ökaryotik gen bir promotöre sahiptir. Promotör, RNA polimerazın bağlanarak transkripsiyonu başlattığı bölgedeki bir DNA dizisidir. Transkripsiyon, " aşağı yönde " ilerler. Bir dizi kontrol elementi (altın renkli olan) transkripsiyonun başlatılmasının düzenlenmesinde yer alır. Bunlar promotörün yakınında (proksimal) ya da ondan uzakta (distal) yer almış DNA dizileridir. Uzakta yer alan kontrol elementleri enhansırlar olarak gruplandırılabilir. Bunlardan biri, bu gen için gösterilmiştir. Genin son ekzonundaki poliadenilleşme (poli-A) sinyal dizisi, bir RNA dizisi şeklinde transkripsiyona uğrar. Bu RNA dizisi transkriptin nerede ayrılacağını ve poli-A kuyruğunun nereye ekleneceğinin sinyalini verir. Transkripsiyon sonlanmadan önce, poli-A sinyali boyunca yüzlerce nükleotid devam edebilir. Primer transkript işlevsel bir mRNA'ya üç basamakta dönüştürülür. 5' baş kısmının eklenmesi, bir poli-A kuyruğunun eklenmesi ve splayzı yani kesip çıkarma. Hücrede, 5' baş kısmı, transkripsiyon başladıktan kısa bir süre sonra eklenir; splayz ve poli-A kuyruğu transkripsiyon sürerken gerçekleşebilir (bakınız Şekil 17.10).

Genel transkripsiyon faktörlerinin ve RNA polimerazın bir promotör ile etkileşimi genellikle düşük bir başlama hızına ve birkaç RNA transkriptinin üretilmesine yol açar. Ökaryotlarda, uygun zaman ve yerde, belirli genlerin yüksek seviyede transkripsiyonu kontrol elementlerinin diğer bir protein seti ile etkileşmesine bağlıdır. Bu protein seti, *özel transkripsiyon faktörleri* olarak düşünülebilir.

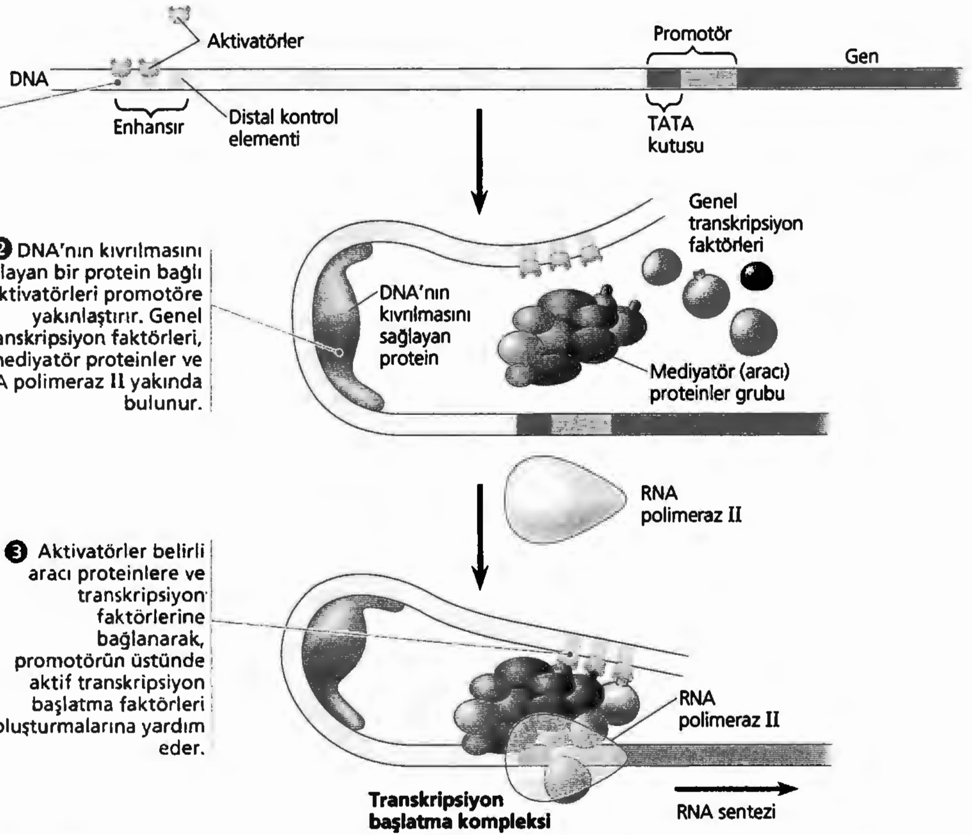
Enhansırlar ve Özel Transkripsiyon Faktörleri Şekil 18.8'den görebileceğiniz gibi, *proksimal kontrol elementleri* olarak isimlendirilen bazı kontrol elementleri, promotörün yakınında yer alır. (Her ne kadar bazı biyologlar proksimal kontrol elementlerini promotörün bir kısmı olarak kabul etseler de, bu kitapta biz böyle varsaymayacağız.) **Enhansırlar** (kuvvetlendirici) olarak isimlendirilen *distal (daha uzaktaki) kontrol elementleri* ise, bir genin üst ya da alt tarafında hatta bir intronun içinde binlerce nükleotidden oluşur. Belirli bir genin birden fazla enhansırı bulunur. Bunlar, her bir organizmada, farklı zaman, farklı hücre tipi ya da farklı yerde aktifleşebilir. Bununla birlikte enhansırların her biri, diğerleri ile değil, sadece o gen ile birleşir.

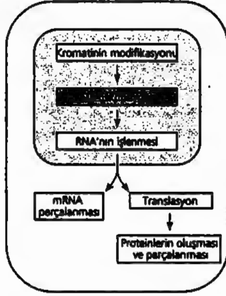
Ökaryotlarda gen ifade hızı, güçlü bir şekilde artırılabilir ya da azaltılabilir. Bu, aktifleştirici ya da repressör olsun, özel transkripsiyon faktörlerinin enhansırların kontrol elementlerine bağlanmasıyla sağlanır. Ökaryotlarda yüzlerce transkripsiyon aktifleştiricisi bulunmuştur; bunlardan birinin örnek yapısı **Şekil 18.9**'da verilmiştir. Araştırıcılar çok sayıda aktivatör proteinde, yaygın olan iki yapısal element tanımlamışlardır: DNA'ya bağlanan bir bölge -DNA'ya bağlanan proteinin üç boyutlu yapısının bir kısmı- ve bir ya da daha fazla sayıdaki aktif domainler. Aktifleştirme bölgeleri transkripsiyon makinesinin diğer düzenleyici proteinlerine ya da bileşenlerine bağlanarak bir dizi protein-protein etkileşimi başlatırlar. Bunun sonucunda belli bir genin transkripsiyonu gerçekleşir.



▲ **Şekil 18.9 Bir aktifleştirici olarak iş gören özel bir transkripsiyon faktörü, myoD'nin yapısı.** MyoD proteini, çok yoğun alfa heliks bölgeleri olan iki alt birimden (mor ve somon rengi) yapılmıştır. Her bir alt birim DNA'ya bağlanan bir bölge (domain) ve aktifleştirme (mor alt birim, parantez içinde gösterilmiştir) bölgesine sahiptir. Aktifleştirme bölgesi diğer proteinlerin yanında, diğer alt birime de bağlanma bölgelerini içerir. İşlev gören omurgalı embriyolarında kas gelişiminde işlev gören Kavram 18.4'te daha ayrıntılı tartışılacaktır.

1 Arka kısımdaki kontrol elementlerine bağlanan aktivatör proteinler DNA'daki enhansırlar olarak gruplandırılırlar. Bu enhansırın üç adet bağlanma bölgesi bulunur. Bunların her biri uzakta yer alan (distal) kontrol elementi olarak isimlendirilir.





▲ **Şekil 18.10 Enhansırların ve transkripsiyon aktivatörlerinin etki modeli.** Bir protein tarafından DNA'nın kıvrılması enhansırın, yüzlerce ve hatta binlerce nükleotid uzaktaki bir promotörü etkilemesini sağlar. Aktivatörler olarak isimlendirilen özel transkripsiyon faktörleri enhansırı DNA dizilerine ve daha sonra da bir grup mediyatör proteine bağlanır. Mediyatör proteinler genel transkripsiyon faktörlerine bağlanarak transkripsiyon başlatma kompleksinin bir araya toplamasını sağlar. Bu protein–protein etkileşimleri, kompleksin, promotörün üzerinde doğru konumda yer almasını ve RNA sentezinin başlamasını sağlar. Burada sadece bir enhansır (turuncu renkli üç kontrol elementi olan) gösterilmiştir, fakat bir gen farklı zamanlarda ve farklı hücre tiplerinde etki gösteren birkaç enhansıra sahip olabilir.

Şekil 18.10'da aktivatörlerin, promotörden uzakta yer alan bir enhansıra nasıl bağlandıklarını gösteren son model verilmiştir. DNA'nın protein aracılığıyla kıvrılmasının, bağlı aktivatörlerin bir grup *mediyatör (aracılık yapan) protein* ile temas kurmalarını sağladığı düşünülmektedir. Mediyatör proteinler de, promotördeki proteinlerle ilişki kurar. Bu çoklu protein-protein ilişkileri başlatma kompleksinin promotörün üstünde bir araya toplanmalarını ve yerinin belirlenmesine yardım eder. Bu modeli destekleyen bir çalışmaya göre, bir sıçanda globülin düzenleyen proteinler, genden yaklaşık 50.000 nükleotid yukarıda yer alan, hem genin promotörü ve hem de bir enhansırı ile temas sağlamaktadırlar. Açık olarak, DNA'daki bu iki bölgenin, bu etkileşimini oluşması için, çok özel bir şekilde bir araya gelmeleri gerekir.

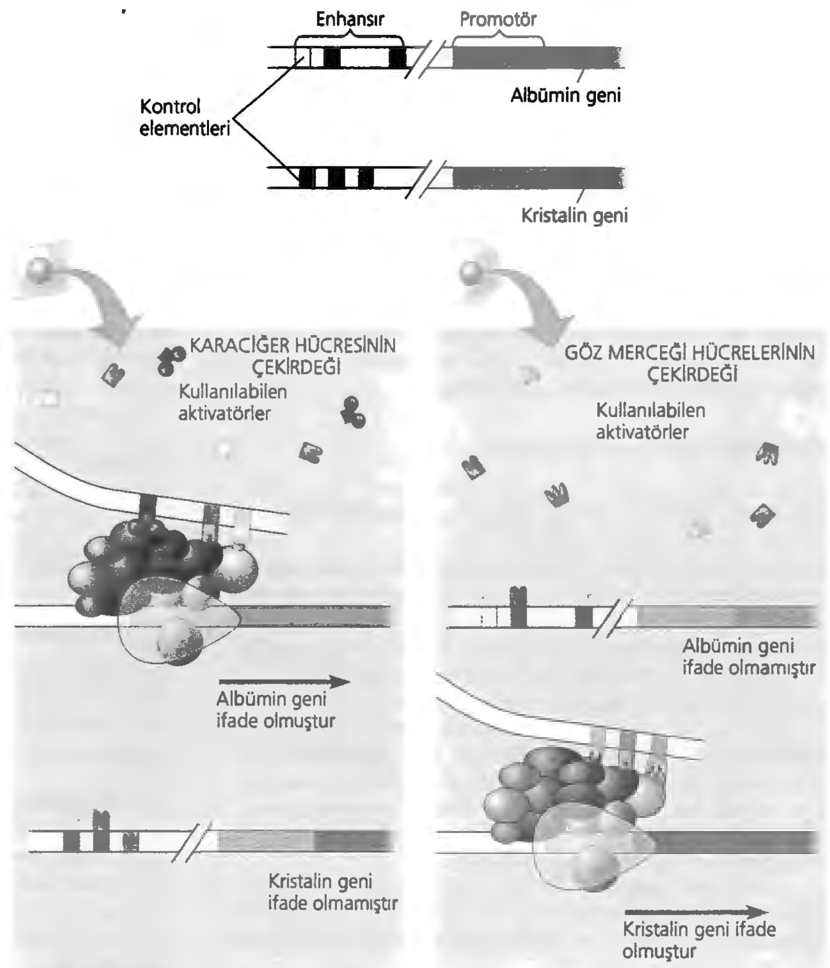
Repressörler olarak iş gören özel transkripsiyon faktörleri, birkaç farklı yolla genin ifadesini engelleyebilirler. Repressörlerin bazıları, kontrol edici DNA elementine doğrudan bağlanırlar (enhansırlarından ya da başka bir yerden). Böylece aktivatörün bağlanmasını durdururlar ya da bazı durumlarda, aktivatörler bağlı olduğunda transkripsiyonu bile kapatırlar. Diğer repressörler aktivatörlerin, aktivatörlerin DNA'ya bağlanmalarına izin veren proteinlere bağlanmalarını engellerler.

Transkripsiyonu doğrudan etkilemelerinin yanında, bazı aktivatörler ve repressörler kromatin yapısını etkileyerek dolaylı olarak da iş görürler. Maya ve memeli hücrelerinin kullanıldığı çalışmalarda, bazı aktivatörlerin özel genlerin promotörlerinin yakınındaki histonları asetilleyen proteinleri kullandıkları gösterilmiştir. Böylelikle transkripsiyon ilerlemektedir (bakınız Şekil 18.7). Benzer şekilde, bazı repressörler transkripsiyonun azalmasına yol açacak şekilde, histonların asetillenmesini önleyen proteinleri kullanırlar. Bu, olay *susturma* olarak isimlendirilir. Gerçekten, kromatini değişime uğratan proteinlerin kullanımının, ökaryotlarda repressiyonun en yaygın mekanizması olduğu görülmektedir.

Gen Aktifleşmesinin Birlikte Kontrol Edilmesi Ökaryotlarda, transkripsiyonun titizlikle kontrolü, büyük ölçüde, aktivatörlerin DNA kontrol elementlerine bağlanmasına dayanır. Tipik bir hayvan ya da bitki hücresinde düzenlenmesi gereken çok sayıda genin varlığı dikkate alındığında, kontrol elementlerinde bulunan tamamen farklı nükleotid dizileri şaşırtıcı bir şekilde küçüktür. Bir düzine ya da daha kısa nükleotid dizisi, farklı genlerin kontrol elementlerinde tekrar

tekrar ortaya çıkmaktadır. Ortalama, her bir enhansır, yaklaşık on kontrol elementinden oluşur. Bunların her biri sadece bir ya da iki özel transkripsiyon faktörüne bağlanabilir. Genin transkripsiyonun düzenlenmesinde, tek bir eşsiz kontrol elementinden çok, bir gen ile birleşmiş olan bir enhansırdaki kontrol elementlerinin belirli bir *kombinasyonu* önemlidir.

Sadece bir düzine kontrol elementi dizisi ile bile, çok sayıda kombinasyon yapılması mümkündür. Uygun, belirli bir kontrol elementi kombinasyonu, sadece uygun aktivatör proteinleri mevcut olduğunda transkripsiyonu aktifleştirebilir. Uygun aktivatör proteinler, gelişim sırasında belirli bir zamanda ya da belirli bir hücre tipinde oluşabilir. **Şekil 18.11**'de sadece birkaç kontrol elementinin farklı kombinasyonunun kullanılması halinde bile, iki hücre tipinde transkripsiyonun farklı düzenlenmesinin sağlanabileceği gösterilmektedir. Her bir hücre tipi aktivatörlerin farklı bir grubunu içerdiğinden, bu durum gerçekleşebilmektedir. Bu grupların ne şekilde farklılık gösterdikleri Kavram 18.4'te incelenecektir.



(a) Karaciğer hücresi. Albümin geni ifade olurken, kristalin geni ifade olmamıştır.

(b) Göz merceği hücresi. Kristalin geni ifade olurken albümin geni ifade olmamıştır.

▲ **Şekil 18.11 Hücre tipine özgü transkripsiyon.** Hem karaciğer ve hem de göz merceği hücreleri albümin ve kristalin proteinlerini yapabilecek genlere sahiptir. Fakat sadece karaciğer hücreleri albümin (bir kan proteini) yaparken, göz merceği hücreleri kristalin (göz merceğinin ana proteini) yapabilmektedir. Bir hücrede yapılan özel transkripsiyon faktörleri hangi genin ifade olacağını belirler. Bu örnekte, albümin ve kristalin genleri üstte gösterilmiştir. Bu iki genin her birinin enhansırı üç farklı kontrol elementinden oluşmuştur. Her ne kadar, iki genin enhansırları bir kontrol elementini paylaşırlarsa da (gri), her bir enhansır bu elementlerin kendine özgü bir karışımını içerir. Albümin geninin yüksek düzeyde ifade olması için gerekli bütün aktifleştiriciler sadece karaciğer hücrelerinde (a), buna karşın kristalin geninin ifadesi için gerekli aktivatörler ise sadece göz merceği hücrelerinde mevcuttur (b). Basit olması açısından, her ne kadar, repressörlerin bulunup bulunmaması da belirli hücre tiplerinde transkripsiyonu etkilerse de, burada sadece aktivatörlerin rolü dikkate alınmıştır.

? *Her bir hücredeki albümin geninin enhansırını tanımlayınız. Göz merceği hücresindeki ile karşılaştırıldığında, karaciğer hücresindeki bu enhansırın nükleotid dizisinin ne şekilde olmasını beklersiniz?*

Ökaryotlarda Koordineli Olarak Kontrol Edilen Genler

Ökaryotik hücre, aynı anda açılması ya da kapanması gereken işlevleri birbirlerine yakın genleri nasıl yönetmektedir? Bu bölümde, daha önce bakterilerde bu tür koordineli bir şekilde kontrol edilen genlerin bir operon şeklinde düzenlendiğini görmüştük. Bir operon, tek bir promotör tarafından düzenlenir ve tek bir mRNA molekülü şeklinde transkripsiyona uğrar. Böylece, genler birlikte ifade olurlar ve kodlanmış proteinler eş zamanlı olarak üretilirler. Birkaç küçük istisna dışında, ökaryotik hücrelerde bu şekilde çalışan operonlara *rastlanmamıştır.*

Bir metabolik yoldaki enzimleri kodlayan genler gibi, birlikte ifade olan genler de tipik olarak farklı kromozomlar üzerinde dağılmışlardır. Bu durumlarda, genlerin koordineli olarak ifade olabilmeleri için birbirinden ayrı bir grubun her bir geni ile kontrol elementlerinin özel bir şekilde birleşmesine bağlıdır. Bu elementlerin varlığı, posta kutularını test etmesi için, postacıya sinyal gönderen kutulardan bazıları üzerinde sallanan bayraklara benzetilebilir. Kontrol elementlerini tanıyan aktivatörlerin kopyaları, kontrol elementleri genomda her nerede olursa olsun, onlara bağlanır. Bu durum genlerin eş zamanlı olarak transkripsiyonlarını arttırır.

Ökaryotik bir hücrede birbirinden ayrı genlerin koordineli bir şekilde kontrolü, genellikle hücrenin dışından gelen kimyasal sinyallere yanıt verilmesi gerektiğinde görülür. Örneğin, bir steroid hormonu hücreye girer ve hücrenin içindeki özel bir reseptör proteine bağlanınca transkripsiyonu aktifleştiren bir hormon-reseptör kompleksi oluşur (bakınız şekil 11.9). Kromozomlardaki yerleşimininden bağımsız olarak, belirli bir steroid hormonu tarafından uyarılan her bir gen, o hormon-

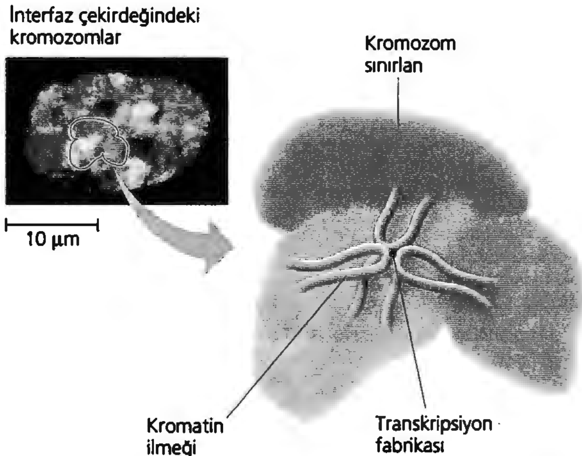
reseptör kompleksi tarafından tanınan bir kontrol elementine sahiptir. Östrojenin, rahimi gebeliğe hazırlamak için, döl yatağı hücrelerinde hücre bölünmesini uyaran bir grup geni aktifleştirmesi böyle bir durumdur.

Steroid olmayan hormonlar ve büyüme faktörleri gibi, sinyal ileten pek çok molekül bir hücrenin yüzeyindeki reseptörlere bağlanır ve asla hücreye girmez. Bu tür moleküller, gen ifadesini dolaylı olarak uyarırlar. Bunu, belirli transkripsiyon aktifleştiricilerini ya da repressörlerini aktifleştiren sinyal yollarının başlatarak yaparlar (bakınız Şekil 11.15). Bu tür yollarda koordinasyonun düzenlenmesi steroid hormonlarınınki ile aynıdır: Aynı kontrol elementlerine sahip olan genler aynı kimyasal sinyaller tarafından aktifleştirilirler. Gen düzenlenmesini koordine eden sistemler olasılıkla evrimsel geçmişin başlarında ortaya çıkmıştır.

Çekirdeğin Yapısı ve Gen İfadesi

Şekil 16.23'te interfaz evresindeki çekirdeğin her bir kromozomunun farklı bir alanı kapladığını görmüştünüz. Bununla birlikte, kromozomlar tamamen izole olmamışlardır. Araştırıcılar, son yıllarda, geliştirilen yeni tekniklerle interfaz sırasında birbirleriyle birleşen kromozom bölgeleri arasında bağlantı kurabilmişler ve bunları tanımlayabilmişlerdir. Bu çalışmalar, kromatinin düğümlerinin, kromozomların kendi sınırlarından çekirdekteki özel bölgelere uzandıklarını göstermiştir **(Şekil 18.12)**. Aynı kromozoma ait farklı ilmekler ve diğer kromozomlara ait ilmekler bu tür bölgelerde toplanabilmektedir. Bu bölgelerin bazıları RNA polimeraz bakımından ve transkripsiyonla ilişkili proteinlerce zengindir. Çok sayıda farklı komşudan üye çeken bir rekreasyon merkezi gibi, bu *transkripsiyon fabrikaları* da ortak bir işlev için özelleşmiş alanlar olarak düşünülmektedir.

Çekirdeğin içeriğinin, bir kase amorf kromozom spagettisine benzediği şeklindeki eski görüşün yerini, kromatinin yapısının tanımlandığı ve hareketinin düzenlendiği, yeni bir çekirdek modeli almıştır. Buna göre, belirli genlerin kromozomlarda yer aldıkları yerlerden transkripsiyonun yapılacağı fabrikalara geçmeleri, genleri transkripsiyona hazırlayan sürecin bir parçası olabilir. Bu heyecan verici çalışma alanı, ilerde yapılacak çalışmalar için çok sayıda heyecan yaratan sorunun doğmasına neden olmuştur.



▲ **Şekil 18.12 İnterfaz çekirdeğinde kromozomların etkileşimleri,.** Her ne kadar her kromozomun kendi sınırları bulunsa da (bakınız Şekil 16.23), kromatin ipliği çekirdekteki diğer bölgelere uzanabilir. Bu bölgelerin bazıları transkripsiyon faktörleridir. Bu transkripsiyon fabrikalarına, aynı kromozom (mavi düğümler) ya da diğer kromozomlara (kırmızı ve yeşil ilmekler) ait birden fazla kromatin ilmeği tarafından işgal edilebilir.

Transkripsiyon Sonrası Düzenlenmenin Mekanizmaları

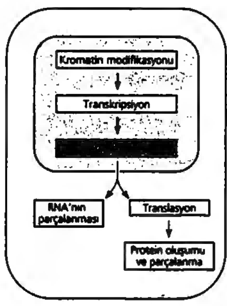
Transkripsiyon, tek başına gen ifadesini oluşturmaz. Protein kodlayan bir genin ifadesi, sonuçta bir hücrenin ürettiği işlevsel protein miktarıyla ölçülür ve bunun çoğu RNA transkriptinin sentezi ve hücredeki proteinin aktivitesi arasında oluşur. Araştırıcılar giderek daha fazla düzenleyici mekanizma keşfetmektedir. Bu düzenleyici mekanizmalar, transkripsiyondan sonra çeşitli evrelerde iş görmektedir (bakınız Şekil 18.6). Bu mekanizmalar bir hücrenin, transkripsiyonun şeklini değiştirmeksizin, çevresel değişikliklere yanıt vermek üzere, gen ifadesini hızlı bir şekilde ayarlamalarını sağlar. Burada, hücrelerin, bir gen transkripsiyona uğradıktan sonra, gen ifadesini nasıl düzenlediklerini tartışacağız.

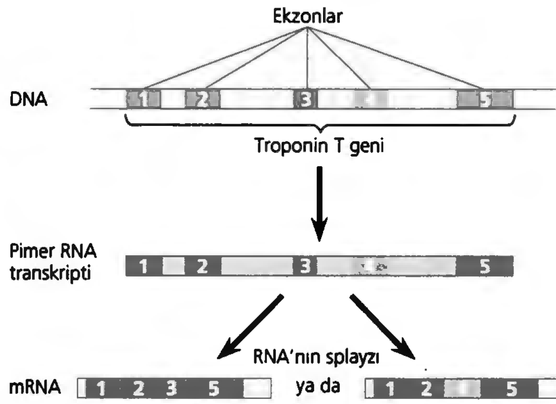
RNA'nın İşlenmesi

Çekirdekte RNA'nın işlenmesi ve daha sonra işlenmiş RNA'nın sitoplazmaya gönderilmesi, gen ifadesinin düzenlenmesi için bazı fırsatlar yaratır. Prokaryotlarda bu tür mekanizmalar bulunmaz. RNA'nın işlenme düzeyinde düzenlenmesine bir örnek olarak **alternatif RNA splayzı (alternatif RNA kesip çıkarılması)** verilebilir. Alternatif splayz olayında, hangi RNA segmentlerinin ekzon hangilerinin intron olarak işlem görmesine bağlı olarak, aynı primer transkriptten farklı mRNA molekülleri üretilir. Bir hücre tipine özgü düzenleyici proteinler primer transkript içindeki düzenleyici dizilere bağlanarak intron-ekzon seçilimlerini kontrol eder.

Alternatif RNA splayzı, basit bit örnek olarak, **Şekil 18.13**'de troponin geni için gösterilmiştir. Troponin T geni, iki farklı (akraba olsalar da) proteini kodlar. Diğer genler, çok daha fazla sayıda ürün oluşturabilme olasılığı sağlar. Örneğin, araştırıcılar, yaklaşık 19.000 zar proteini üretmeye yetebilecek alternatif olarak kesip çıkarılmış ekzona sahip bir *Drosophila* geni bulmuşlardır. Bu zar proteinlerinin farklı hücre dışı bölgeleri bulunmaktadır. Alternatif mRNA'ların en azından 17.500 (%94) tanesi aslında sentezlenmektedir. Sinekte gelişmekte olan her bir sinir hücresinin kendine özgü bir protein formu sentezlediği görülmektedir. Bu proteinler, hücre yüzeyinde bir tanıtıcı kimlik kartı olarak iş görürler.

Alternatif RNA splayzı, bir ökaryotik genomun repertuarını önemli ölçüde genişletebilir. Aslında, alternatif splayz, yaklaşık on yıl önce insan genomunun sekansı çıkarıldığında insan genlerinin şaşırtıcı bir biçimde düşük sayıda çıkmasının nedeninin açıklanmasında kullanılmıştır. İnsan genlerinin sayısının, bir toprak solucanı (nematod), bir hardal bitkisi ya da bir deniz şakayığınınkine yakın olduğu bulunmuştur. Bu buluş, eğer genlerin sayısı sorumlu değilse, insanların daha kompleks morfolojisinin (dış yapısı) sorumlusunun ne olduğu sorusunu gündeme getirmiştir. Birden fazla ekzona sahip olan insan genlerinin %75-100'ünün alternatif splayz geçirdiği ortaya çıkmıştır. Dolayısıyla, alternatif





◄ **Şekil 18.13 Troponin T geninin alternatif RNA kesip çıkarılması.** Bu genin primer transkripti birden fazla yolla kesip çıkarılabilir. Bunun sonucunda farklı RNA molekülleri oluşur. RNA moleküllerinden birinin ekzon 3 ile (yeşil), diğerinin ise ekzon 4 ile (mor) sonlandığına dikkat ediniz. Bu iki mRNA farklı, fakat birbiri ile akraba kas proteinleri şeklinde translasyona uğrar.

splayzın büyüklüğü, olası insan proteinlerinin sayısını büyük ölçüde artırmaktadır. Bu proteinler ile yapının gelişmişliği arasında bir ilişki olabilir.

mRNA'nın Parçalanması

Sitoplazmadaki mRNA moleküllerinin ömrü, bir hücredeki protein sentezinin şeklinin belirlemesi açısından önemlidir. Bakterilerin mRNA molekülleri, tipik olarak sentezlendikten sonra birkaç dakika içinde enzimler tarafından parçalanırlar. mRNA moleküllerinin ömürlerinin kısa oluşu, bakterilerin çevresel değişikliklere yanıt olarak protein sentezinin şeklini hızlı bir şekilde değiştirebilmelerinin bir nedenidir. Bunun aksine, çok hücreli ökaryotlarda mRNA'lar tipik olarak saatler, günler ya da haftalarca varlığını sürdürebilir. Örneğin, gelişmekte olan kan hücrelerinde hemoglobin polipeptidleri (α-globinve β-globin) olağanüstü kararlıdır. Bu uzun ömürlü mRNA'lar bu hücrelerde tekrar tekrar translasyona uğratılır.

Bir mRNA'nın kararlılığının ne kadar süreceğini etkileyen nükleotid dizileri, çoğunlukla molekülün 3′ ucundaki translasyona uğramamış bölgede (UTR) bulunur (bakınız Şekil 18.8). Bir deneyde, araştırıcılar böyle bir diziyi bir büyüme faktörünün kısa ömürlü mRNA'sından normalde kararlı olan bir globin mRNA'sına aktarmışlardır. Bunun sonucunda globin mRNA, hızla parçalanmıştır.

Son birkaç yılda, mRNA moleküllerinin ifadesini bozan ya da durduran başka mekanizmalar ortaya çıkarılmıştır. Bu mekanizmalar, birkaç düzeyde gen ifadesini düzenleyen yeni bulunmuş önemli bir mRNA grubunu içermektedir. Bu yeni mRNA'lar bu bölümde daha sonra tartışılacaktır.

Translasyonun Başlaması

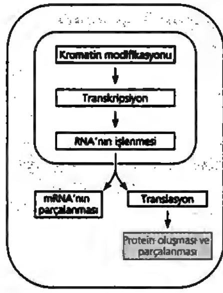
Translasyon, gen ifadesinin düzenlenmesinde diğer bir fırsattır; bu tür bir düzenlenme en yaygın olarak başlama evresinde ortaya çıkar (bakınız Şekil 17.8). Bazı mRNA'ların translasyonun başlaması, düzenleyici proteinler tarafından durdurulabilir. Bu düzenleyici proteinler, translasyona uğramayan 5′ ya da 3′ (5′ ya da 3′ UTR) bölgesinin içindeki özel dizilere ya da yapılara bağlanarak ribozomlara tutunmayı önlerler (Bölüm 17'den, bir mRNA molekülündeki hem 5′ baş kısmı ve hem de poli-A kuyruğunun ribozomlara bağlanmada önemli olduklarını hatırlayınız.) Pek çok organizmanın yumurtalarındaki bir dizi mRNA'da translasyon farklı bir mekanizma ile durdurulur: Başlangıçta, bu depolanmış mRNA'ların poli- A kuyrukları translasyonun başlatacak uzunlukta değildir. Fakat embriyonik gelişim sırasında uygun bir zamanda, sitoplazmada yer alan bir enzim translasyonun başlamasını hızlandırmak için daha fazla adenin (A) nükleotidi ilave eder.

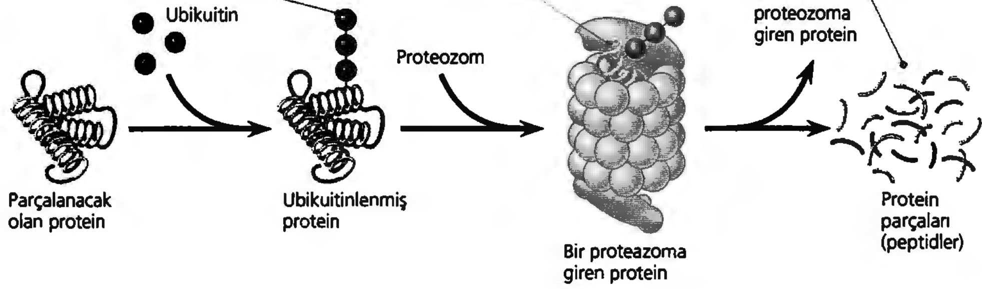
Alternatif olarak, bir hücredeki *bütün* mRNA'ların translasyonu eş zamanlı olarak düzenlenebilir. Ökaryotik bir hücrede, bu tür bir "evrensel" kontrol, translasyonu başlatmak için gerekli bir ya da birden fazla protein faktörünün aktifleşmesi ya da aktifleşmemesine dayanır. Bu mekanizma, yumurtalarda depolanmış olan mRNA'ların translasyonun başlamasında bir rol oynar. Translasyon, döllenmeden hemen sonra, translasyonu başlatma faktörlerinin aniden aktifleşmesi ile başlatılır. Bunun sonucunda depolanmış mRNA'ların kodladığı protein sentezinde bir patlama meydana gelir. Bazı bitkiler ve algler, mRNA'ları karanlıkta biriktirir; daha sonra ışık translasyon aygıtını aktifleştirir.

Protein İşlenmesi ve Yıkılması

Gen ifadesini kontrol fırsatlarının sonuncusu, translasyondan sonra ortaya çıkar. Ökaryotik polipeptidler işlevsel protein moleküllerini oluşturmak için çoğunlukla işlenmek zorundadır. Örneğin, ilk oluşan insülin polipeptidinin (proinsülin) ortadan bölünmesi ile hormonun aktif formu oluşur. Ayrıca, pek çok protein kimyasal değişimler geçirerek işlevsel hale gelir. Düzenleyici proteinler, yaygın olarak, fosfat gruplarının geriye dönüşebilir şekilde eklenmesi ile aktifleşir ya da etkisizleşir. Hayvan hücrelerinin yüzeyine yerleşecek olan proteinler şekerleri alır. Hücre yüzeyi proteinlerinin ve çok sayıdaki diğer proteinlerin iş görmesi için hedef bölgelere taşınması gerekir. Bir proteinin değişime uğratılması ya da taşınmasında yer alan basamakların herhangi birinde düzenlenme yapılabilir.

Son olarak, hücrede her bir proteinin işlev yapma süresi, sıkı bir şekilde proteinin seçilip parçalanmasıyla düzenlenir. Hücre döngüsünün düzenlenmesinde yer alan siklinler gibi çok sayıda proteinin, hücrenin uygun işlev görmesi halinde, ömürlerinin kısa olması gerekir (bakınız Şekil 12.17). Hücre, belirli bir proteinin parçalanmak üzere işaretlenmesi için genel olarak proteine küçük bir protein bağlar. Bu protein ubikuitin olarak isimlendirilir. **Proteozomlar** olarak isimlendirilen dev protein kompleksleri daha sonra, ubikuitinle





▲ **Şekil 18.14 Bir proteozom tarafından bir proteinin parçalanması.** Dev bir protein kompleksi olan proteozom, bir çöp kutusuna benzer. Hücredeki gereksiz proteinleri doğrar. Çoğu durumda, bir proteozomun saldırdığı proteinler küçük bir protein olan ubikuitin tarafından işaretlenir. 1. ve 3. basamaklarda ATP'ye gereksinim duyulur. Ökaryotik proteozomlar, ribozomların alt birimleri kadar büyük olup hücrenin her tarafına dağılmışlardır. Şekilleri bir ölçüde şaperon proteinlere benzer. Şaperon proteinler proteinin yapısını parçalamaktan çok, koruyan proteinlerdir (bakınız Şekil 5.23).

işaretlenmiş proteini tanır ve onları parçalar (**Şekil 18.14**). Özel hücre döngüsü proteinlerinin proteozomlar tarafından parçalanmasını sağlayan mutasyonların kansere yol açtığının bulunması, proteozomların önemini daha da artırmıştır. Kimyada 2004 yılı Nobel Ödülü ikisi İsrail ve biri Amerika Birleşik Devletleri'nden üç bilimciye verilmiştir. Bu üç bilim insanı protein parçalanma işleminin düzenlenmesi üzerinde çalışmışlardır.

KAVRAM KONTROLÜ 18.2

1. Genel olarak, gen ifadesi üzerinde histon asetillenmesi ve DNA metillenmesinin etkisi nedir?
2. Gen ifadesinin düzenlenmesinde genel ve özel transkripsiyon faktörlerinin rollerini karşılaştırınız.
3. Sadece kas dokusunda ifade olan üç genin enhansırlarındaki, uzakta yer alan kontrol elementlerinin nükleotid dizilerini karşılaştırdığınız varsayın. Ne bulmayı beklerdiniz? Niçin?
4. Belirli bir proteini kodlayan mRNA sitoplazmaya ulaşınca, hücrede aktif protein miktarını düzenleyen dört mekanizma hangileridir?
5. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 18.11'i inceleyiniz ve sarı renkli aktifleştirici proteinin mercek hücrelerinde değil, yalnızca karaciğer hücrelerinde ortaya çıkmasını sağlayan bir mekanizmayı açıklayın.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 18.3

Kodlama yapmayan RNA'lar gen ifadesinin kontrolünde birden fazla rol oynar

Genomun gen dizisinin belirlenmesi, protein kodlayan DNA'nın, insan genomunun sadece %1.5'ini ve benzer şekilde diğer çok sayıda çok hücreli ökaryotun genomlarının küçük bir yüzdesini oluşturduğunu ortaya koymuştur. Protein kodlamayan DNA'nın çok küçük bir bölümü ribozomal RNA ve transfer RNA gibi RNA'ların genlerinden oluşur. Son yıllara kadar, arta kalan DNA'nın büyük bir kısmının transkripsiyona uğramadığı varsayılmıştır. Protein ya da bilinen birkaç RNA tipini belirlememesi nedeniyle, bu tür DNA'nın anlamlı kalıtsal bilgi içermedikleri düşünülüyordu. Fakat, son yıllarda elde edilen çok fazla veri, bu düşünceyle çelişmektedir. Örneğin, insan genomunun %1'ini oluşturan bir bölge üzerinde yapılan ayrıntılı bir çalışmada, o bölgenin %90'nından fazlasının transkripsiyona uğradığını göstermiştir. İntronlar, bu transkripsiyona uğrayan ancak translasyona uğramayan RNA'nın yalnızca küçük bir grubundan sorumludur. Bu ve diğer bulgular, genomun önemli bir bölümünün protein kodlamayan RNA'lar (aynı zamanda *kodlama yapmayan* RNA'lar ya da *nc*RNA'lar olarak da isimlendirilir) oluşturmak için transkripsiyona uğrayabileceğini göstermektedir. Bu RNA'ların işlevi ile ilgili çok sayıda soru yanıtlanamamışken, araştırıcılar her gün bu RNA'ların rollerine ilişkin daha fazla kanıt elde etmektedirler.

Biyologlar, bu son araştırmalardan çok heyecan duymaktadırlar. Bu çalışmalar, hücrede gen ifadesinin düzenlenmesinde yaşamsal roller oynayan -ve şimdiye kadar büyük ölçüde belirlenmemiş- çok çeşitli RNA populasyonunun varlığını göstermiştir. Açıkçası, mademki mRNA proteinleri kodluyor, o nedenle hücrede iş gören en önemli RNA'lar onlardır şeklindeki uzun süreden kabul gören görüşü tekrar gözden geçirmemiz gerekir. Bu, biyologların düşüncesindeki büyük bir değişikliği örnek oluşturmaktadır. Bu durum, ünlü bir rock müzik yıldızına aşırı odaklanmanın, sahnenin arkasında çalışan yardımcı müzisyenler ve şarkı sözü yazarlarını görememize benzetilebilir.

mRNA translasyonu ve kromatin modifikasyonu dahil, gen ifadesi yolunun birkaç noktasında hem küçük ve hem de büyük ncRNA'ların düzenleme yaptıkları bilinmektedir. Son yıllarda yoğun çalışılmış olan, başlıca iki tip ncRNA üzerine odaklanacağız; 2006 yılında, bu RNA'lar üzerinden yapılan

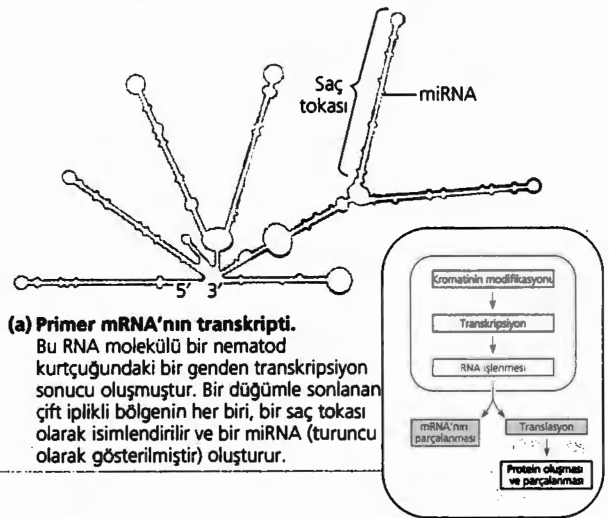
çalışmalara, Fizyoloji ya da Tıp dalında Nobel Ödülü verilmesi bu moleküllerin önemini göstermektedir.

MikroRNA'lar ve Girişimci Küçük RNA'ların mRNA'lar üzerinde Etkileri

1993'ten beri yapılan, bir dizi araştırma, **mikroRNA'lar (miRNA'lar)** olarak isimlendirilen, küçük, tek iplikli RNA moleküllerini ortaya çıkarmıştır. Bu RNA'lar, mRNA moleküllerindeki eşleme yapan dizilere bağlanabilmektedirler. miRNA'lar, daha uzun olan öncül RNA'lardan yapılmıştır. Bu RNA öncülleri, kendi üstlerine doğru geri katlanarak bir ya da daha fazla, kısa çift iplikli saç tokası şeklinde yapılar oluştururlar. Bu çift iplikli yapılar, hidrojen bağlarıyla bir arada tutulur (**Şekil 18.15**). Her bir saç tokası şeklindeki yapı, öncül RNA'dan kesildikten sonra, bir enzim tarafından (yaptığı işle uyumlu olarak dicer olarak isimlendirilir) yaklaşık 22 nükleotid çiftinden oluşan, kısa, çift iplikli fragment şeklinde işlenir. İki iplikten biri parçalanır, miRNA'yı oluşturan diğeri ise bir ya da birden fazla protein ile kompleks oluştur; miRNA, kompleksin, komplementer dizinin 7-8 nükleotidi ile herhangi bir mRNA molekülüne bağlanmasını sağlar. Daha sonra miRNA-protein kompleksi, ya hedef mRNA'yı parçalar ya da onun translasyonunu durdurur. Bütün insan genlerinin en azından yarısının ifadesinin miRNA tarafında düzenlendiği öngörülmüştür. miRNA'nın varlığının yaklaşık yirmi yıldır bilindiği göz önüne alındığında bu sayı çok önemlidir.

miRNA yolunun giderek daha fazla aydınlatılmış olması, kafa karıştıran bir gözlemin nedenini açıklanmasını da sağlamıştır: Araştırıcılar, çift iplikli RNA moleküllerinin bir hücreye enjekte edilmesinin, bir ölçüde, dizisi RNA'ninki ile aynı olan bir genin ifade olmasını sağladığını bulmuşlardır. Araştırıcılar, bu deneysel olguyu **RNA interferensi (RNAi)** olarak isimlendirmişlerdir. **İnterferense neden olan küçük RNA'ların (siRNA'lar)** boyut ve işlevleri, miRNA'larınki ile aynıdır. Aslında, daha sonraki araştırmalar miRNA ve siRNA'ları aynı hücresel makinenin ürettiğini ve her ikisinin aynı protein ile birleşerek benzer sonuçlar yarattıklarını göstermiştir. miRNA'lar ve siRNA'lar arasındaki ayrım, bunların her birinin öncül molekülünün yapısına dayandırılmaktadır. Bir miRNA, genellikle öncül bir RNA'daki saç tokası şeklindeki tek bir yapıdan oluşurken (bakınız Şekil 18.15), çoklu siRNA'lar çok daha uzun, düz, çift iplikli RNA molekülünden oluşmaktadır.

Laboratuvarda yapılan araştırmalarda hücrelere çift iplikli RNA'ların enjekte edildiklerini belirtmiştik. Bu tür moleküllerin doğal olarak bulunup bulunmadıklarını merak edebilirsiniz. Bölümde 19'da öğreneceğiniz gibi, bazı virüslerin genomları çift iplikli RNA'dan oluşur. Hücresel RNAi yolları, çift iplikli RNA'larda bulunanların eşleyicisi olan dizilere sahip RNA'ların parçalanmasına yol açtığından, bu yol, bu tür virüslerin enfeksiyonuna karşı doğal bir savunma olarak gelişmiş olabilir. Fakat RNA'ların aynı zamanda virüs dışındaki hücre genlerinin ifadesini de etkileyebildikleri gerçeği, RNAi yolu ile ilgili farklı bir evrimsel kökeni gösterebilir. Ayrıca, memeliler dahil pek çok tür, açık bir şekilde, kendilerine ait uzun, çift iplikli RNA öncüllerini siRNA'lar gibi küçük RNA'ları üretmede kullanmaktadır. Bundan sonra tartışacağımız gibi, bu RNA'lar üretildikten sonra, translasyon dışındaki gen ifadesi evrelerini etkileyebilirler.



(a) Primer mRNA'nın transkripti. Bu RNA molekülü bir nematod kurtçuğundaki bir genden transkripsiyon sonucu oluşmuştur. Bir düğümle sonlanan çift iplikli bölgenin her biri, bir saç tokası olarak isimlendirilir ve bir miRNA (turuncu olarak gösterilmiştir) oluşturur.

❶ Bir enzim, her bir saç tokasını primer miRNA transkriptinden keser.

Hidrojen bağı

❷ Dicer olarak isimlendirilen ikinci bir enzim saç tokasından düğümü ve tek iplikli son kısımları keser. Bu kısımlar oklarla gösterilmiştir.

Dicer

❸ Çift iplikli RNA'nın bir ipliği bozulur; daha sonra diğer iplik (miRNA) bir ya da daha fazla protein ile bir kompleks oluşturur.

miRNA

miRNA-protein kompleksi

❹ Komplexteki miRNA herhangi hedef bir mRNA'ya bağlanabilir. Hedef mRNA, eşleyici (komplementer) en az 7 baz çifti içerir.

mRNA parçalanmıştır

Translasyon durmuştur

❺ Eğer miRNA ve mRNA bazları, iplik boyunca birbirlerini eşliyorlarsa, mRNA parçalanır (solda), eğer birbirlerini daha az eşliyorlarsa, translasyon durur (sağda).

(b) miRNA'ların oluşması ve işlevi

▲ **Şekil 18.15 Gen İfadesinin miRNA'lar tarafından düzenlenmesi.**

Kromatinin Yeniden Modellenmesi ve ncRNA'lar Tarafından Transkripsiyon Üzerine Etkileri

Küçük RNA'lar, mRNA'ları etkilemelerinin yanında, kromatin yapısının yeniden modellenmesine neden olabilir. Bazı mayalarda, maya hücrelerinin kendileri tarafından üretilen siRNA'lar heterokromatinin oluşumu için gereklidir. Bir modele göre, kromozomun sentromer bölgesindeki DNA'dan üretilen bir RNA transkripti bir maya enzimi tarafından çift iplikli RNA'ya kopyalandıktan sonra siRNA'lar şeklinde işlenir. Bu siRNA'lar bir protein kompleksi ile (Şekil 18.15'te gösterilenden farklı) birleşir ve bir yuvaya dönme aygıtı olarak iş görür. Bu aygıt, sentromerdeki DNA dizilerinden yapılmış RNA transkriptlerinin arkasındaki kompleksi hedef alır. Oraya ulaşınca, kompleksteki proteinler kromatini değiştiren enzimleri çalıştırır. Böylece kromatin, sentromerde bulunan oldukça yoğun heterokromatine dönüştürülür.

Yeni keşfedilmiş olup *piwi-ilişkili RNA'lar (piRNA'lar)* olarak isimlendirilen bir küçük ncRNA sınıfı da heterokromatin oluşumu uyarır. Bu RNA'lar transpozon olarak bilinen genomdaki bazı parazitik DNA elementlerinin ifadelerini durdurur. (Transpozonlar Bölüm 21'de tartışılmıştır) Genellikle 24-31 nükleotid uzunluğundaki piRNA'lar olasılıkla tek iplikli bir öncül RNA'nın işlenmesiyle oluşturulmuştur. Pek çok hayvan türünün eşey hücrelerinde kaçınılmaz bir rol oynarlar. Bu hücrelerde, gamet oluşumu sırasında genomda uygun bir metillenme oluşmasına yardım ederler.

Henüz açıkladığımız kromatinin yeniden modellenmesini içeren bu durum, kromozomun büyük bölgelerinin ifade edilmesini engeller. Yeni yapılan birkaç deney, RNA'ya dayalı ilişkili mekanizmaların da belirli genlerin transkripsiyonunu durdurabileceğini göstermiştir. Örneğin, bazı bitki miRNA'ları, genlerin promotörlerine bağlanan ve transkripsiyonu baskılayabilen dizilere sahip olduklarını göstermiştir. Hatta miRNA'lar ve piRNA'lar tarafından gen ifadesinin *aktifleştirildiğine* ilişkin durumlar da rapor edilmiştir.

Küçük ncRNA'ların Evrimsel Önemleri

EVRİM Küçük ncRNA'lar birden fazla basamakta ve çok sayıda yolla gen ifadesini düzenleyebilir. Genelde, genlerin birden fazla yol ile düzenlenmesi, yapıda daha yüksek derecede kompleksliğin gelişmesine izin vermiş olabilir. Bu nedenle, miRNA'nın çok çeşitli düzenleyicilik yetenekleri, biyologları, evrimsel süreçte morfolojideki gelişmişliği, belirli bir türün genomu tarafından belirlenmiş miRNA'ların sayısındaki artışın sağladığı hipotezine götürmüştür. Bu hipotez hala tartışmalı ise de, bütün ncRNA'ları bu tartışmanın içine katmak doğrudur. Genomların gen sekanslarını hızla belirlenmesini sağlayan heyecan verici yeni teknikler, biyologların, belli bir türün genomunda ncRNA'dan sorumlu kaç adet gen olduğunu sorgulamaya başlamalarını sağlamıştır. Farklı türlerle yapılan çalışmalar, ilk olarak siRNA'ların ortaya çıktıklarını, bunları miRNA'ların izlediklerini, daha sonra da, yalnızca hayvanlarda bulunan piRNA'ların oluştukları görüşünü desteklemektedir. Yüzlerce tip miRNA bulunmasına karşın, piRNA'nın binlerce tipi mevcuttur. piRNA'ların çok sayıda oluşları, çok ileri derecede gen düzenlemesi yapmalarını sağlamaktadır.

ncRNA'ların yaygın işlev gördükleri dikkate alındığında, şu ana kadar özellikleri belirlenen ncRNA'ların pek çoğunun embriyo gelişiminde önemli roller oynamaları şaşırtıcı olmaz -bu konuya bundan sonraki kısımda tekrar döneceğiz. Embriyo gelişimi, belki de çok büyük bir titizlikle düzenlenen gen ifadesinin en son örneğini oluşturmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 18.3

1. miRNA ve siRNA'ları karşılaştırın ve zıtlıklarını ortaya koyun.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer Şekil 18.15'te parçalanmış olan mRNA çok hücreli bir organizmada hücre bölünmesini artıran bir proteini kodlamış olsaydı ve eğer bir mutasyon, bu parçalanmayı tetikleyen miRNA'yı kodlayan bir geni etkisizleştirseydi, ne olması beklenirdi?
3. **BAĞLANTI KUR** Kavram 15.2'de (ss. 291-292), dişi memelilerde X kromozomunun birinin inaktivasyonunu öğrenmiştiniz. O sayfaları yeniden okuyarak RNA işlevlerini kodlayamayan *XIST*'in, Barr cisimciği oluşumuna nasıl yol açtığına ilişkin bir model geliştiriniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

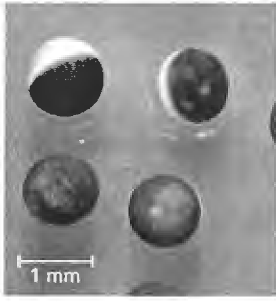
KAVRAM 18.4

Genlerin farklı ifade olmasını sağlayan program çok hücreli bir organizmada değişik tipte hücrelerin oluşmasını sağlar

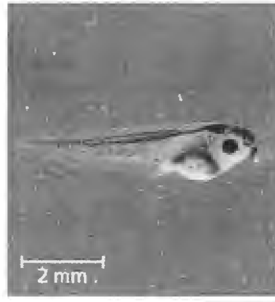
Çok hücreli organizmaların embriyonik gelişiminde, döllenmiş bir yumurta (bir zigot) pek çok farklı tipte hücre oluşturur. Bu hücrelerin her birinin yapısı farklı olup, işlevleri ile uygunluk gösterir. Tipik olarak, hücreler dokular, dokular organ sistemleri, organ sistemleri ise bütün bir organizmayı oluşturur. Dolayısıyla, gelişimle ilgili herhangi bir programın farklı tipte hücreler üretmesi gerekir. Bu farklı tipteki hücreler üç boyutta, özel bir şekilde düzenlenmiştir. Bitki ve hayvanlarda gelişim sırasında oluşan işlemler sırasıyla, Bölüm 35 ve 47'de ayrıntılı verilmiştir. Bu bölümde, örnek olarak birkaç hayvan türü kullanarak, gelişimi yöneten gen ifadesinin düzenlenmesinin programını inceleyeceğiz.

Embriyonik Gelişim İçin Bir Genetik Program

Şekil 18.16'daki fotoğraflar, bir zigot ve ondan oluşan organizma arasındaki dramatik farkı göstermektedir. Bu çok belirgin değişim, birbiriyle ilişkili işlemlerden sonuçlanır: hücre bölünmesi, hücre farklılaşması ve morfogenez. Bir dizi mitoz bölünme sonucu, zigot çok sayıda hücre oluşturur.



(a) Bir kurbağanın döllenmiş yumurtaları



(b) Yumurtadan yeni çıkmış iribaş

▲ **Şekil 18.16 Döllenmiş yumurtadan hayvana: Dört gün büyük bir farklılık yaratmaktadır.** (a)'da gösterilen kurbağa yumurtalarının, (b)'de gösterilen bir kurbağa yavrusuna dönüşmeleri için gerekli olan hücre bölünmesi, farklılaşması ve morfogenez yalnızca dört günde gerçekleşmektedir.

Bununla birlikte, hücre bölünmesi tek başına, birbirlerinin aynı olan top şeklinde, büyük bir hücre topluluğu oluşturur. Bu yapı, hiçbir şekilde kurbağa larvasına benzemez. Embriyonik gelişim sırasında, hücreler sadece sayıca artmakla kalmayıp, aynı zamanda hücre **farklılaşması** geçirir. Hücre farklılaşması, hücrelerin yapı ve işlevlerinin özelleşmesini sağlayan bir süreçtir. Bundan başka, farklı tip hücreler rastgele dağılım göstermeyip, belli bir üç kutuplu düzenlenme sonucunda dokular ve organlar şeklinde organize olur. Bir organizmaya şeklini veren fiziksel süreç, **morfogenezi** oluşturur. Morfogenez "şekil oluşumu" anlamına gelir.

Bu sürecin hepsinin temelinde hücrenin davranışı yatar. Organizmaya şeklini veren morfogenez bile, embriyonun çeşitli bölgelerini oluşturan, hücrenin şekil, hareket edebilirlik ve diğer özelliklerindeki değişiklikler yönünde geriye gidilerek izlenebilir. Görmüş olduğunuz gibi, bir hücrenin faaliyetleri, ifade ettiği genlere ve ürettiği proteinlere bağlıdır. Bir organizmadaki genlerin neredeyse tamamı aynı genoma sahiptir; bu nedenle, gen ifadesindeki farklılıklara, her bir hücre tipinde farklı şekilde düzenlenmiş olan genler neden olur.

Şekil 18.11'de, birisi karaciğer hücresi diğeri ise göz merceği hücresi olmak üzere iki hücre tipinde, gen ifadesindeki farklılığın nasıl oluştuğu basitçe gösterilmiştir. Bu tamamen farklılaşmış hücrelerin her biri, özel aktifleştiricilerin belirli bir karışımına sahiptir. Bu aktifleştiriciler, ürünleri hücre için gerekli olan gen topluluğunun açılmasını sağlar. Her iki hücrenin döllenmiş ortak bir yumurtadan bir dizi mitozla ortaya çıktığı gerçeği kaçınılmaz olarak bir soru doğurur: İki hücrede farklı aktifleştirici setleri nasıl bulunabilmektedir?

Ana tarafından yumurtaya yerleştirilen maddeler birbirini izleyen bir gen düzenlenmesi programı oluşturur. Bu düzenlenme hücre bölündükçe yapılır ve hücrelerin koordineli bir şekilde birebirlerinden farklılaşmalarını sağlar. Bunun nasıl çalıştığını anlamak için, gelişimle ilgili iki temel süreci dikkate alacağız. İlk olarak embriyonun mitoz geçirmesi ile oluşmuş hücrelerin, her birinin kendine ait farklılaşma yolu boyunca farklılıklar geliştirdiğini inceleyeceğiz. İkinci olarak, kas gelişimini örnek olarak kullanıp hücre farklılaşmasının belirli bir hücre tipinin oluşmasına nasıl yol açtığını göreceğiz.

Sitoplazmik Belirleyiciler ve Uyarıcı Sinyaller

Erken bir embriyoda hücreler arasındaki ilk farklılığı ne oluşturmaktadır? Gelişim ilerledikçe bütün farklı hücre tiplerinin farklılaşmasını kontrol eden nedir? Bu bölümde bu noktada bu yanıtı olasılıkla bulacaksınız: Gelişmekte olan bir organizmada herhangi bir hücre tipinde ifade edilen özel genler, o hücrenin yolunu belirler. Farklı hücrelerde farklı boyutta kullanılan iki bilgi kaynağı, bir "hücreye", embriyonun gelişimi sırasında belirli bir süreçte hangi genlerin ifade olacağını "bildirir".

Yumurtanın sitoplazması, gelişimin erken evrelerinde önemli bir bilgi kaynağıdır. Yumurtanın sitoplazması anaya ait DNA tarafından kodlanmış hem RNA ve hem de proteinleri içerir. Döllenmemiş bir yumurtanın sitoplazması homojen değildir. mRNA, proteinler, diğer maddeler ve organeller, döllenmemiş yumurtanın içinde eşit olmayan bir şekilde dağılmıştır. Bu eşitsizlik, pek çok türde daha sonra oluşacak embriyonun gelişimi üzerinde çok önemli bir etkiye sahiptir. Erken gelişim evresini etkileyen, yumurtadaki anaya ait maddeler, **sitoplazmik belirleyiciler** olarak isimlendirilir (Bir sonraki sayfada, **Şekil 18.17a**). Döllenmeden sonra, ilk mitotik bölünmeler, zigotun sitoplazmasını birbirinden ayrı hücrelere dağıtır. Böylece bu hücrelerin çekirdekleri, bir hücrenin hangi zigotik sitoplazma kısmını aldığına bağlı olarak, farklı sitoplazmik belirleyicilere maruz kalabilir. Bir hücredeki sitoplazmik belirleyicilerin kombinasyonu, o hücrenin gelişimle ilgili geleceğini belirlemeye yardım eder. Bunu, hücre farklılaşması sırasında hücrenin genlerinin ifadesini düzenleyerek yapar.

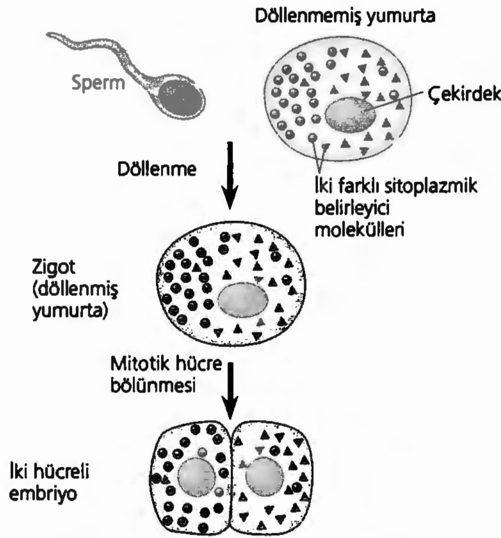
Embriyonik hücreler in sayısı arttıkça önemi giderek artan, gelişimle ilgili diğer önemli bir kaynak, belirli bir hücrenin içinde bulunduğu ortamdır. Bunlardan en etkili olanı, bir embriyonik hücreye çevredeki diğer embriyonik hücrelerden gelen sinyallerdir. Bunlar arasında, komşu hücreler üzerindeki hücre yüzey moleküllerine temas etme ve komşu hücreler tarafından salgılanan büyüme faktörlerinin bağlanması yer alır. Bu tür sinyaller hedef hücrelerde değişikliklere neden olur. Bu işlem, **indüksiyon** olarak isimlendirilir (**Şekil 18.17b**). Hedef hücrelerdeki bu sinyalleri ileten moleküller, hücre yüzeyindeki reseptörler ve embriyonun kendi genleri tarafından ifade olmuş diğer proteinlerdir. Genelde, sinyal iletici moleküller, hücreyi gelişimle ilgili özel bir yola yönlendirir. Bu durum, hücrenin gen ifadesinde değişikliklere neden olur ve sonuçta gözlenebilir hücresel değişiklikleri meydana getirir. Böylece, embriyonik hücreler arasındaki etkileşimler, yeni bir organizmayı oluşturan pek çok özelleşmiş hücrenin farklılaşmasının uyarılmasına yardım eder.

Hücre farklılaşması sırasında Gen İfadesinin Ardışık Olarak Düzenlenmesi

Bir embriyonun dokuları ve hücreleri gelişip hücreleri farklılaştıkça, hücrelerin yapı ve işlevleri belirgin bir şekilde farklılaşır. Gözlenebilir bu değişiklikler, aslında bir hücrenin gelişim sürecinin bir sonucudur. Bu süreç, henüz görmüş olduğumuz gibi, zigotun ilk mitoz bölünmesi ile başlar. Özelleşmeye giden yolda bir hücrenin gösterdiği ilk değişik-

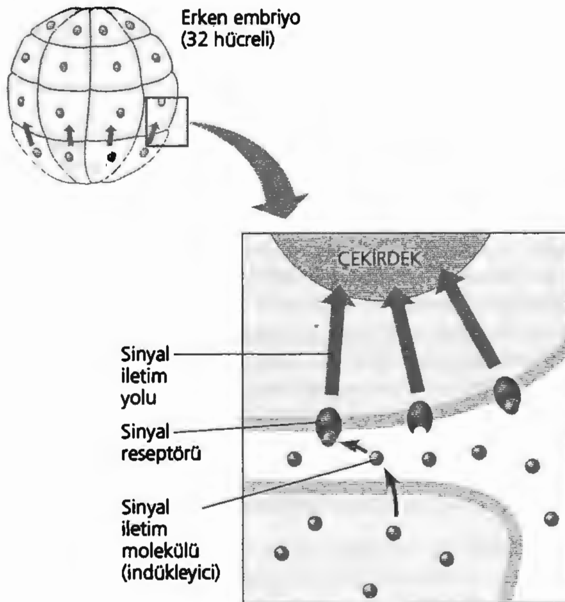
Şekil 18.17 Erken embriyo için gelişimle ilgili bilgi kaynakları.

(a) Yumurtanın sitoplazmasındaki belirleyiciler



Döllenmemiş yumurta, kendi sitoplazmasında moleküllere sahiptir. Bu moleküller, annenin genleri tarafından kodlanır. Burada gösterilen ikisi gibi, sitoplazmadaki bu belirleyicilerin pek çoğu yumurtada eşit olmayan bir şekilde dağılım göstermiştir. Döllenme ve mitoz bölünme sonrası, embriyonun hücre çekirdeği sitoplazmadaki çeşitlik belirleyicilerin etkisine maruz kalır ve bunun sonucunda, farklı genleri ifade eder.

(b) Komşu hücreler tarafından indüksiyon



Burada çizimde, erken embriyonun tabanında yer alan hücreler, kimyasallar salarlar. Bu kimyasallar, komşu hücreleri gen ifadelerini değiştirmeleri için uyarır.

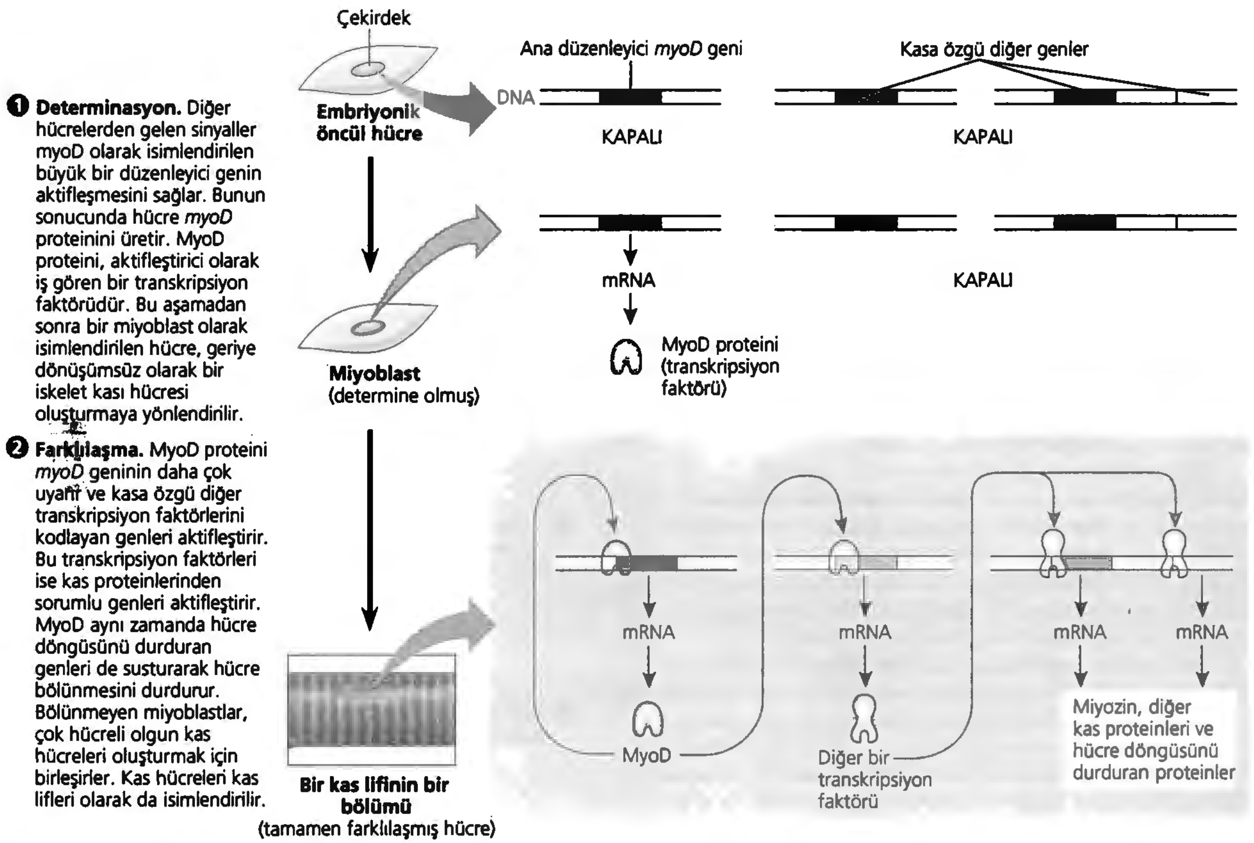
likler, gizli olanlardır. Bu gizli değişiklikler sadece moleküler düzeyde kendilerini gösterirler. Biyologlar embriyolarda oluşan moleküler değişikliklere ilişkin çok şey öğrenmeden önce, **determinasyon** terimini ortaya atmışlardır. Determinasyon, bir hücrenin gözlenebilir farklılıkların oluşmasına yol açan olaylar olarak ifade edilir. Bir embriyonik hücre determinasyon evresine girince, geriye dönüşümsüz olarak geleceğinin sonuna doğru yol alır. Eğer bu yola girmiş bir hücre, deneysel olarak embriyoda farklı bir yerde konumlandırılırsa, normalde geleceğinin sonunda oluşturacağı hücre tipi şeklinde farklılaşır.

Determinasyonu, günümüzde, moleküler değişiklikler düzeyinde bilmekteyiz. Determinasyonun bir sonucu olan, gözlenebilir hücre farklılaşması, *dokuya özgü protein genlerinin* ifade olması ile belirginleşir. Sadece özel hücre tiplerinde bulunan bu proteinler hücreye özgü yapı ve işlevini kazandırır. Farklılaşmanın ilk kanıtı, bu proteinlerden sorumlu mRNA'nın görülmeye başlanmasıdır. Sonuçta, farklılaşma, hücrenin yapısındaki değişiklikler olarak bir mikroskop ile gözlenebilir. Moleküler düzeyde, yeni hücreler, öncüllerinden bölünerek çoğaldıkça farklı gen setleri düzenli bir şekilde ardışık olarak ifade edilir. Farklılaşma sırasında gen ifadesinde bir dizi basamak düzenlenebilir. Transkripsiyon, bunun en önemlisidir. Tamamen farklılaşmış bir hücrede, transkripsiyon, gen ifadesinin uygun bir şekilde sürmesini sağlayan başlıca düzenleyici noktadır.

Farklılaşmış hücreler, dokuya özgü proteinlerin yapımı için özelleşmişlerdir. Örneğin, karaciğer hücreleri, transkripsiyonla düzenlenerek albümin yapmak üzere özelleşirken, göz merceği hücreleri kristalin üretimi için özelleşmiştir (bakınız 18.11). Omurgalılardaki iskelet kası hücreleri, diğer bir öğretici örnektir. Bu hücrelerin her biri, tek bir plazma zarı ile kuşatılmış çok sayıda çekirdek içeren uzun bir iplik şeklindedir. İskelet kası hücreleri, sinir hücrelerinden gelen sinyalleri tespit eden zar reseptör proteinlerinin yanında, kasılabilen miyozin ve aktin proteinlerinin kasa özgü versiyonlarını yüksek konsantrasyonlarda içerir.

Kas hücreleri, embriyonik öncül hücrelerden gelişirler. Bu öncüller kıkırdak ve yağ hücreleri dahil, bir dizi hücre tipini oluşturma potansiyeline sahip olmalarına karşın, özel koşullar bu öncüllerin kas hücreleri şeklinde gelişmeye götürür. Her ne kadar bu hücreler mikroskop altında değişmemiş gözükseler de, determinasyon gerçekleşmiş ve bu hücreler artık *miyoblastları* oluşturmuşlardır. Sonuçta *miyoblastlar*, büyük miktarlarda kasa özgü proteinleri üretmeye başlarlar ve kaynaşarak olgun evrede uzun ve çok çekirdekli olan iskelet kası hücrelerini oluştururlar **(Şekil 18.18)**.

Araştırıcılar, kas hücresi determinasyonu sırasında moleküler düzeyde neyin gerçekleştiğini araştırmışlardır. Bunun için, miyoblastları kültürde büyüterek, moleküler biyolojik tekniklerle analiz etmişlerdir. Bu işlemleri, Bölüm 20'de öğreneceksiniz. Bir dizi denemede, araştırıcılar her biri farklı bir embriyonik öncülde ifade olmaları sağlanmış, farklı genleri izole etmişler ve daha sonra miyoblastlar ve kas hücrelerine farklılaşmasını incelemişlerdir. Bu şekilde, birkaç adet "ana düzenleyici gen" belirleşmişlerdir. Bu genlerin protein ürünleri, hücreleri iskelet kası olmaya yönlendirmiştir.



▲ **Şekil 18.18** Kas hücrelerinin determinasyonu ve farklılaşmaları. İskelet kas hücreleri, gen ifadesindeki değişikliklerin bir sonucu olarak embriyonik hücrelerden ortaya çıkarlar. (Bu çizimde, gen aktifleşme süreçleri çok basitleştirilmiştir.)

EĞER ÖYLE İSE? *myoD genindeki bir mutasyon* myoD *geninin aktifleştiremeyen bir myoD proteininin oluşumuna yol açsaydı, ne olmasını beklerdiniz?*

Dolayısıyla, kas hücrelerinde, bir ya da birden fazla bu ana düzenleyici genin ifade olması determinasyonun moleküler temelini oluşturmaktadır.

Kas hücresi farklılaşmasında ortaya çıkan yönlendirmeyi daha fazla anlamak için *myoD* olarak isimlendirilen ana düzenleyici gene odaklanalım (bakınız Şekil 18.18). Bu gen, MyoD proteinini kodlar. *myoD*, çeşitli hedef genlerin enhansırlarındaki (geliştirici) özel kontrol elementlerine bağlanarak onların ifadesini uyaran bir transkripsiyon faktörüdür (bakınız Şekil 18.9). MyoD için olan bazı hedef genler, kasa özgü diğer transkripsiyon faktörlerini de kodlar. MyoD, aynı zamanda, *myoD* geninin kendisinin de ifade edilmesini uyarır; böylece hücrenin farklılaşmış evrede kalmasını sağlayıcı etkisini sürdürmesini sağlar. Muhtemelen, MyoD tarafından aktifleştirilen genlerin tümü, myoD tarafından tanınan enhansın kontrol edici elementlere sahiptir; ve böylece koordineli bir şekilde kontrol edilirler. Son olarak, sekonder transkripsiyon faktörleri, iskelet kas hücrelerine eşsiz özellikler kazandıran miyozin ve aktin gibi proteinlerle ilgi genleri aktifleştirir.

MyoD proteini, bu genin bir ana düzenleyici gen olarak tanımlanmayı hak ettiğini göstermektedir. Araştırıcılar onun, kas hücresi olamayan ve tamamen farklılaşmış yağ ve karaciğer hücreleri gibi bazı hücre çeşitlerini bile kas hücrelerine değiştirme yeteneğinde olduğunu göstermiştir. Bu, *bütün* hücre tiplerinde neden çalışmamaktadır? Bunun olası bir açıklaması, kasa özgü genlerin aktifleşmesinin sadece myoD'ye bağlı olmayıp, düzenleyici proteinlerin özel bir *kombinasyonuna* gereksinim göstermesidir. Bunların bir bölümü myoD'ye yanıt vermeyen hücrelerde bulunmamaktadır. Diğer doku çeşitlerinin determinasyonu ve farklılaşması da benzer şekilde çalışıyor olabilir.

Döllenmiş yumurtada aktifleşen gen ifadesinin farklı programlarının hücre ve dokuların farklılaşmasını nasıl sonuçlandırdığını görmüş bulunuyoruz. Fakat, dokuların bir bütün olarak organizmada etkili bir şekilde iş görmelerini sağlamak için, organizmanın *vücut planı*- vücudun üç boyutlu düzenlenmesi- oluşturulmalı ve farklılaşma süreci ile bütünleştirilmelidir. Bundan sonra vücut planının oluşumunun moleküler temelini inceleyeceğiz. Bunun için, örnek olarak iyi çalışılmış *Drosophila*'yı kullanacağız.

Örüntü Oluşumu: Vücut Planının Kurulması

Hem sitoplazmadaki belirleyiciler ve hem de uyarıcı sinyaller, konumla ilgili bir düzenlenmenin oluşmasına katkı yapar. Konumla ilgili düzenlenme sonucunda, bir organizma-

nın doku ve organları, onlara özgü yerlerde oluşur. Bu işlem **örüntü oluşumu** olarak isimlendirilir.

Hayvanlarda örüntü oluşumu, bir hayvanın ana ekseni oluştuğunda, erken embriyo döneminde başlar. Yeni bir binanın inşasına başlamadan önce, ön, arka ve yanların konumu belirlenir. Benzer şekilde, bilateral simetrili bir hayvanın dokuları ve organları oluşmadan önce, hayvanın başı ve kuyruğunun göreceli konumları, sol ve sağ taraflar ve arka ile ön taraf düzenlenir; böylece vücudun üç ana ekseni tesis edilir. Toplu olarak **konumsal bilgi** olarak isimlendirilen ve örüntü oluşumunu kontrol eden moleküler işaretler, sitoplazmadaki belirleyiciler ve uyarıcı sinyaller tarafından sağlanır (bakınız Şekil 18.17). Bu işaretler, bir hücreye, vücut ekseni ve komşu hücrelere göre konumunu belirterek hücre ve o hücreden oluşan yeni hücrelere, gelecekteki moleküler sinyallere nasıl yanıt vereceğini belirler.

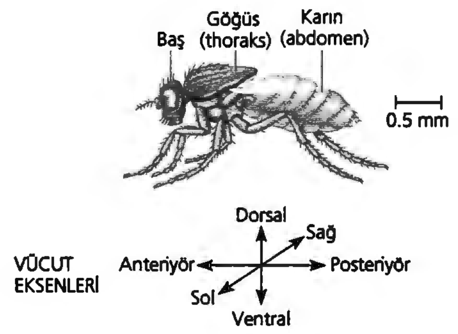
Klasik embriyologlar, 20 yüzyılın ilk yarısında, bir dizi türde embriyo gelişiminin ayrıntılı anatomik gözlemlerini yapmışlar ve embriyonik dokularda değişim yapabildikleri deneyler gerçekleştirmişlerdir. Her ne kadar bu araştırma, gelişimin mekanizmalarının anlaşılmasında temel oluşturmuş ise de, gelişime yol gösteren özel molekülleri göstermemiş ve örüntünün nasıl tesis edildiğini belirleyememiştir.

Daha sonra, 1940'larda, bilim insanları *Drosophila*'nın gelişimini inceleme için genetik yaklaşımları –mutantlarla yapılan çalışmalar- kullanmaya başlamışlardır. Bu çalışmalar, gelişimi genlerin kontrol ettiğini; ve konumun belirlenmesinde ve farklılaşmanın yönlendirilmesinde rol oynayan özel moleküllerin anahtar rollerinin anlaşılmasına yol açmıştır. Araştırıcılar, *Drosophila*'da gelişimi araştırmak için, anatomik, genetik ve biyokimyasal yaklaşımları birleştirerek insanlar dahil, diğer çok sayıda türde ortak olan gelişimle ilgili ilkeleri aydınlatmışlardır.

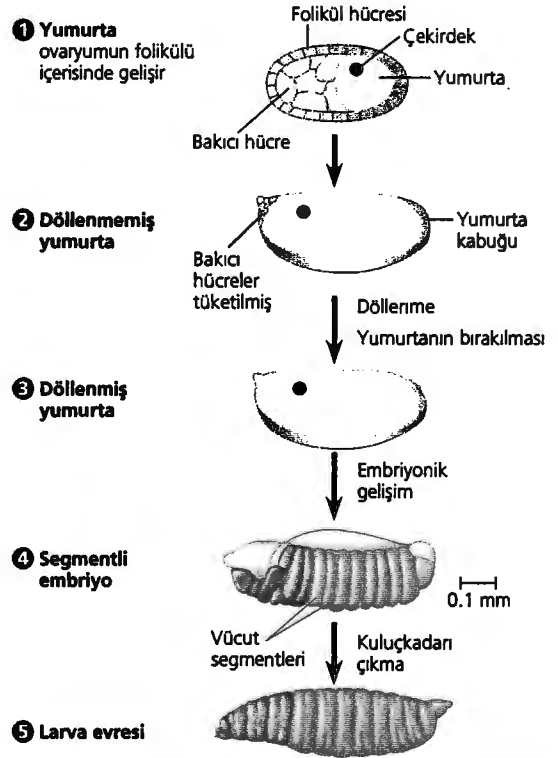
Drosophila'nın Yaşam Döngüsü

Sirke sinekleri ve diğer eklembacaklılar, birbirini izleyen bir dizi segmentten oluşan, modüler bir yapıya sahiptirler. Bu segmentler, vücudun üç ana kısmını oluşturur: baş, thoraks (kanatların ve bacakların çıktığı, vücudun orta kısmı) ve karın (**Şekil 18.19a**). *Drosophila*, diğer bilateral simetrili hayvanlar gibi, bir anteriyör-posteriyör eksene (baş-kuyruk ekseni), bir dorsal-ventral eksene (sırt- karın ekseni) ve bir de sağ-sol eksene sahiptir. *Drosophila*'da, döllenmemiş yumurtadaki sitoplazmik belirleyiciler, döllenmeden önce bile anteriyör-posteriyör eksenin ve dorsal-ventral eksenin nerede yer alacağına ilişkin bilgi sağlar. Burada, anteriyör-posteriyör eksenin kurulmasında yer alan moleküller üzerinde duracağız.

Dişinin yumurtalığında gelişen *Drosophila* yumurtası, bakıcı hücreler olarak isimlendirilen ovaryum hücreleri ve folikül hücreleri tarafından kuşatılmıştır (**Şekil 18.19b**, üstte). Bu destekleyici hücreler, yumurtaya, gelişim ve yumurtanın kabuk oluşturması için gerekli olan besin maddelerini, mRNA'yı ve diğer maddeleri sağlar. Döllenmeden ve yumurtanın bırakılmasından sonra, embriyonik gelişim sonucu larvada segmentler oluşur. Bu segmentli larva, üç evre geçirir. Daha sonra, bir tırtılın kelebeğe dönüşmesini sağlayan süreç gibi, sineğin larvası da bir koza oluşturur. Bu koza, Şekil



(a) Ergin. Ergin sinek, segmentlidir. Vücudun üç ana bölümü olan, baş, göğüs ve karın kısımları segmentlerden yapılmıştır. Vücut eksenleri oklarla gösterilmiştir.



(b) Yumurtadan larvaya gelişim. ❶San yumurta, annenin yumurtalıklarının birinin içinde folikül olarak isimlendirilen bir yapıyı oluşturan diğer hücreler tarafından kuşatılmıştır. ❷Bakıcı hücreler, gelişmekte olan yumurtaya besin maddelerini ve mRNA'ları sağladıkça giderek küçülür, bu sırada yumurta büyür. Sonuçta, olgun yumurta folikül hücreleri tarafından salgılanan yumurta kabuğunu doldurur. ❸ Yumurta, anne içinde döllenir ve daha sonra bırakılır. ❹ Embriyonun gelişmesi sonucu, üç aşamadan geçen bir larva oluşur ❺Üçüncü evre sonucunda bir koza oluşur (gösterilmemiştir). Larva, kozanın içinde (a)'da gösterildiği gibi başkalaşım geçirir.

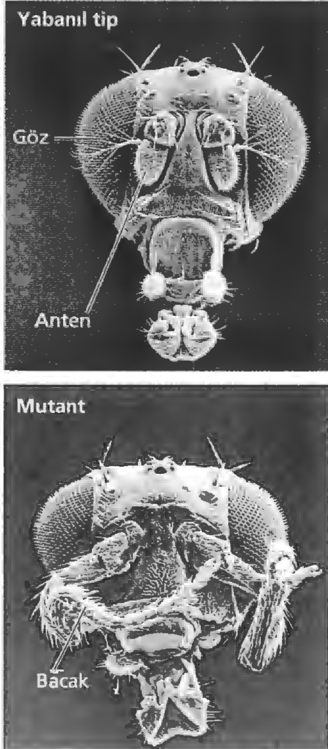
▲ **Şekil 18.19** ***Drosophila*'nın yaşam döngüsünde gelişimle ilgili anahtar olaylar.**

18.19a'da gösterilen olgun sineği oluşturmak üzere başkalaşım geçirir.

Erken Gelişimin Genetik Analizi: Bilimsel Sorgulama

Vizyon sahibi bir Amerikan biyolog olan Edward B. Lewis 1940'larda, ilk olarak *Drosophila*'da embriyonik gelişimi çalışmak için genetik yaklaşımın değerini göstermiştir. Lewis, gelişimi kusurlu olan tuhaf görünümlü mutant sineklerle çalışmıştır. Bu sineklerde gelişimle ilgili kusurlar, yanlış yerde fazladan kanat ya da bacakların oluşmasına yol açmaktadır (**Şekil 18.20**). Araştırıcı, sineğin genetik haritasında mutasyonlar yaratmıştır. Böylece gelişim ile ilgili anormallikleri, özel genlere bağlamıştır. Bu araştırma, genlerin, embriyologlar tarafından çalışılan gelişimle ilgili işlemleri, bir ölçüde yönettikleri konusunda ilk somut kanıtı sağlamıştır. Lewis'in keşfetmiş olduğu **homeotik genler** olarak isimlendirilen genler, geç embriyo, larva ve erginlikte örüntü oluşumunu kontrol etmektedir.

Erken embriyo gelişimi sırasında örüntü oluşumunun anlaşılması Almanya'dan Christiane Nüsslein-Volhard ve Eric Wieschaus'un, *Drosophila*'da segment oluşumunu etkileyen bütün genleri tanımladığı, diğer bir 30 yılı gerektirmiştir. Bu proje üç nedenden dolayı, göz korkutucudur. Birincisi şu an yaklaşık olarak 13.700 olduğu bilinen, *Drosophila*'daki genlerin toplam sayısıydı. Segment oluşumunu etkileyen genler, bilim insanlarının farkedemeyecekleri kadar, bir samanlıktaki sadece birkaç iğne; ya da onların kavrayamadıkları kadar çok sayıda ve çeşitlikte olabilirdi. İkincisi, segment oluşumu gibi temel bir süreci etkileyen mutasyonlar, kesinlikle **embriyonik letaller** olacaktı. Bu tür mutasyonlar embriyonik ya da larva evresinde ölüme neden olan fenotipe sahip mutasyonlardır. Embriyonik letal mutasyonları olan organizmalar, asla üreyemeyeceklerinden, çalışma yapmak için de üretilemezler. Araştırıcılar bu konuyu, çekinik mutasyonları dikkate alarak incelemişlerdir. Bu tür çekinik mutasyonlar, genetik taşıyıcılar olarak iş gören heterozigot sineklerde çoğaltılabilir. Üçüncüsü, yumurtanın sitoplazmasındaki belirleyicilerin eksen oluşumunda rol oynadıkları bilinmekteydi. Dolayısıyla, araştırıcılar, embriyonun yanında, annenin genlerini de çalışmaları gerektiğini bilmekteydi. Gelişen bir yumurtada anteriyör-posteriyör vücut ekseninin nasıl oluştuğunu üzerinde yoğunlaşırken annenin genlerini daha ayrıntılı tartışacağız.



◄ **Şekil 18.20** ***Drosophila*'da anormal örüntü oluşumu**. Homeotik genler olarak isimlendirilen, belirli düzenleyici genlerdeki mutasyonlar, bir hayvanda yapıların yanlış yerde oluşmasına neden olur. Taramalı elektron mikroskobunda çekilen bu fotoğraflarda, küçük bir çift anten taşıyan yabanıl tip bir sineğin başı ile, antenin yerinde bir çift bacak taşıyan homeotik bir mutant (tek bir geni mutant olan sinek) karşılaştırılmaktadır.

Nüsslein-Volhard ve Wieschaus, segment oluşumundan sorumlu genler üzerindeki çalışmalarına, sinekleri, sineklerin gametlerini etkileyen mutajenik kimyasallara maruz bırakarak başlamışlardır. Mutasyon geçirmiş sinekleri çiftleştirdikten sonra, anormal segment oluşumu ya da diğer kusurları olan ölü embriyolar ya da larvaları bulmak için yavruları taramışlardır. Örneğin, anteriyör-posteriyör ekseni oluşturan genleri bulmak için, iki baş ya da iki kuyruk gibi uç kısımları anormal olan embriyolar ya da larvaları incelemişlerdir. Araştırmacılar, yavruların baş ya da kuyruk uçlarının doğru yerleşimi için gerekli olan anasal genlerde mutasyon olacak olursa, böyle anormalliklerin ortaya çıkacağını tahmin etmişlerdir.

Bu yaklaşımı kullanan Nüsslein-Volhard ve Wieschaus, embriyo gelişimi sırasında örüntü oluşumundan sorumlu yaklaşık 1.200 gen tanımlamışlardır. Bunlardan yaklaşık 120'sinin normal segment oluşumu için gerekli olduğu saptanmıştır. Araştırıcılar, yıllarca, haritalarını yapmak ve pek çoğu ile laboratuvar ortamında daha fazla çalışmak için, segment oluşumundan sorumlu bu genleri genel işlevlerine göre gruplandırmışlardır. Bunun sonucunda, *Drosophila*'da örüntü oluşumunun erken basamakları, moleküler düzeyde ayrıntılı olarak aydınlatılabilmiştir.

Nüsslein-Volhard ve Wieschaus'un bulguları Lewis'in daha önceki çalışması ile birleştirilince, *Drosophila*'da gelişimin ayrıntılı bir resmi ortaya çıkmıştır. Üç araştırıcıya bu çalışmalarından dolayı 1995'te Nobel Ödülü verilmiştir.

Şimdi, Nüsslein-Volhard, Wieschaus ve onlarla birlikte çalışanların saptamış oldukları, anne tarafından yumurta içerisinde biriktirilmiş olan sitoplazmik belirleyicilerden (determinantlar) sorumlu genleri daha dikkatle değerlendirelim. Bu genler, erken embriyonun genel bölgelerindeki gen ifadesini (ekspresyonunu) düzenleyerek, embriyonun başlangıç modelini hazırlar.

Eksenin Oluşturulması

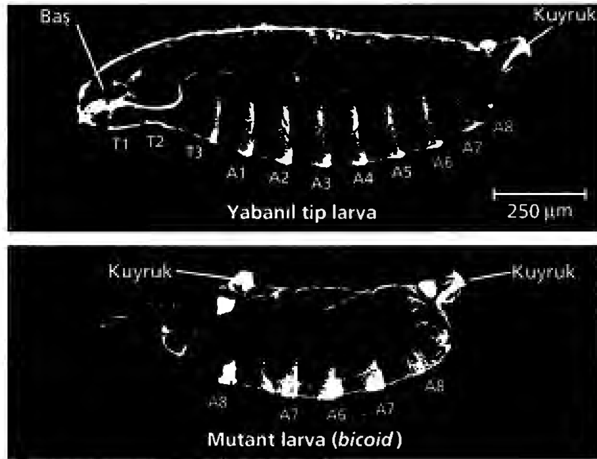
Daha önce değindiğimiz gibi, *Drosophila* vücudunun eksenlerini başlangıçta oluşturan maddeler, yumurtadaki sitoplazmik belirleyicilerdir. Bu maddeler, annenin genleri tarafından kodlanır ve bu genler, bu duruma uygun olarak, anasal etki genleri olarak isimlendirilir. **Anasal etki geni**, annede mutant olduğu zaman, yavrunun kendi genotipinin ne olduğuna bakmaksızın, yavruda mutant bir fenotipin ortaya çıkmasına yol açan bir gendir. Sirke sineği gelişiminde, anasal etki genlerinin mRNA ya da protein şeklindeki ürünleri,

yumurta henüz annenin yumurtalığındayken, yumurtaya yerleştirilir. Annenin böyle bir geninde bir mutasyon olduğunda, anne kusurlu bir gen ürünü yapar (ya da hiçbir şey yapmaz) ve yumurtaları kusurludur. Bu yumurtalar döllendiklerinde uygun bir şekilde gelişemezler.

Anasal etki genleri, yumurtanın ve dolayısıyla da sineğin oryantasyonunu (polaritesini) kontrol ettiğinden, aynı zamanda **yumurta polarite genleri** olarak isimlendirilirler. Bu genlerin bir grubu, embriyonun anteriyör-posteriyör eksenini oluştururken, ikinci bir grubu dorsal-ventral ekseni oluşturur. Segmentasyon genlerindeki mutasyonlar gibi, anasal etki genlerindeki mutasyonlar da genel olarak embriyo için öldürücüdür.

Bicoid: Baş Yapılarını Belirleyen Bir Morfogen Anasal etki genlerinin yavrunun vücut eksenini nasıl belirlediklerini görmek için ***bicoid*** olarak isimlendirilen bir gene odaklanacağız. Bicoid "iki kuyruklu" anlamına gelmektedir. Annesi *bicoid* geninin iki mutant allelini taşıyan bir embriyonun vücudunda ön yarı bulunmaz ve embriyonun her iki ucunda da posteriyör yapılar bulunur (**Şekil 18.21**). Bu fenotip, Nüsslein-Volhard ve arkadaşlarına, ananın *bicoid* geninin ürününün, sineğin anteriyör ucunun oluşturulması için gerekli olduğu; ve bu maddenin, embriyonun gelecekte anteriyör ucu olacak kısımda yoğunlaştırılabileceği fikrini vermiştir. Bu hipotez, bir asır önce embriyologlar tarafından öne sürülen *morfogen gradiyent hipotezinin* bir örneğidir; bu hipoteze göre, **morfogen** adı verilen maddelerin gradiyentleri, bir embriyonun eksenlerini ve onun biçiminin diğer özelliklerini belirler.

DNA teknolojisi ve diğer modern biyokimyasal yöntemler, araştırıcıların, *bicoid* geninin ürünü olan ve Bicoid olarak isimlendirilen proteinin, gerçekten de sineğin ön ucunu belirleyen bir morfogen olup olmadığını test etmelerini sağlamıştır. Araştırıcıların ilk sorguladıkları konu, bu genlerin kodladıkları mRNA ve proteinlerin, hipotezi doğrular şekilde, yumurtada uygun bir konumda yer alıp almadıkları olmuştur.



▲ **Şekil 18.21 *Drosophila*'nın gelişimi üzerinde *bicoid* geninin etkisi.** Yabanıl tip bir sirke sineği larvası, bir baş, üç göğüs (T) segmenti, sekiz karın (A) segmenti ve bir kuyruğa sahiptir. Annesi, *bicoid* genin iki mutant alleline sahip olan bir larva, iki kuyruğa sahiptir ve larva ön tarafta yer alan yapıların tümünden yoksundur (IM).

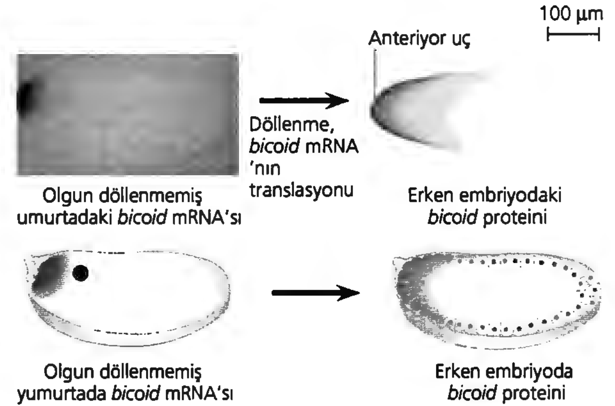
Araştırıcılar hipotezde öngörüldüğü gibi, *biocid* mRNA'nın, olgun yumurtanın en ön ucunda çok yoğun olduğunu bulmuşlardır (**Şekil 18.22**). Yumurta döllendikten sonra ilgili mRNA, proteini oluşturmak için translasyona uğramaktadır. Daha sonra Bicoid isimli protein, ön kısımdan posteriyöre doğru difüzyonla geçerek erken dönemdeki embriyonun içinde bir protein gradiyenti oluşturmaktadır; bu durumda Bicoid proteini, öndeki uçta en yüksek konsantrasyonda bulunmaktadır. Bu bulgular, Biocid proteininin sineğin ön ucunu belirlediği hipotezini doğrulamaktadır. Araştırıcılar, hipotezi daha özgün test etmek için, erken embriyonun çeşitli bölgelerine saf *biocid* mRNA'sını enjekte etmişlerdir. Bu mRNA'nın translasyonu sonucunda oluşan protein, enjeksiyon bölgelerinde ön kısma ait yapıların oluşmasına neden olmuştur.

▼ **Şekil 18.22** SORGULAMA

Bicoid, bir sirke sineğinin anteriyör ucunu belirleyen bir morfogen midir?

DENEY Almanya, Heidelberg'teki Avrupa Moleküler Biyoloji Laboratuvarında Christiane Nüsslein-Volhard ve arkadaşları *bicoid* genin ifadesini incelemişlerdir. Araştırıcılar, *bicoid* geninin normalde embriyonun baş kısmını (anteriyör) belirleyen bir morfogeni kodladığını öngörmüşler ve bu hipotezi sınamak için moleküler teknikler kullanmışlardır. Bu teknikleri, bu gen tarafından kodlanan mRNA ve proteinin, yabanıl tip sineklerin döllenmiş yumurtalarındaki ve ilk gelişen embriyolarındaki yerini belirlemek için kullanmışlardır.

BULGULAR *Bicoid* mRNA (koyu mavi) döllenmemiş yumurtanın ön ucunda sınırlanmıştır. Bicoid proteininin (koyu turuncu) gelişimin sonraki evresinde embriyonun ön ucundaki hücrelerde yoğunlaştığı görülmüştür.



SONUÇ *bicoid* mRNA'nın konumu ve daha sonra oluşan Biocid proteinin difüzyon gradiyenti, Bicoid proteinin baş kısma ait yapıların oluşumunu belirleyen bir morfogen olduğu hipotezini desteklemiştir.

KAYNAK: C. Nüsslein-Volhard et al., Determination of anteroposterior polarity in *Drosophila*, *Science* 238:1675–1681 (1987); W. Driever and C. Nüsslein-Volhard, A gradient of *bicoid* protein in *Drosophila* embryos, *Cell* 54:83–93 (1988); T. Berleth et al., The role of localization of *bicoid* RNA in organizing the anterior pattern of the *Drosophila* embryo, *EMBO Journal* 7:1749–1756 (1988).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer bu hipotez doğru ise, *bicoid* geninin işlevini bozan bir mutasyona sahip bir dişiye ait yumurtanın anteriyör ucuna *bicoid* mRNA enjekte etseydiniz, ne olmasını beklerdiniz?

Bu *bicoid* geni üzerinde yapılan araştırma, birkaç nedenden dolayı bir çığır açmıştır. Bunlardan ilki, bu araştırma, örüntü oluşumundaki bazı ilk basamaklar için gerekli özel bir proteinin tanımlanmasını sağlamıştır. Böylece, yumurtanın farklı bölgelerinin, gelişimle ilgili olarak farklı yollara giden hücreler oluşturabildiğini anlamamızı sağlamıştır. İkincisi, embriyo gelişiminin başlangıç evrelerinde annenin kritik rolüne ilişkin bilgilerimizi artırmıştır. Son olarak, bir morfogenin polariteyi ve konumu belirleyebildiği ilkesinin, daha önceki embriyologların düşündükleri gibi, bir dizi türde gelişimle ilgili anahtar kavram olduğu doğrulanmıştır.

Anaya ait mRNA'lar, birçok türün gelişimi sırasında ciddi öneme sahiptir. *Drosophila*'da anaya ait mRNA'nın kodladığı özel protein gradiyentleri, posteriyör ve anteriyör uçları belirlemekte ve dorsal-ventral eksenin oluşmasını sağlamaktadır. Sinek embriyosu büyüyüp belirli bir noktaya eriştiğinde, gen ifadesiyle ilgili embriyonik program, yönetimi devralır ve anaya ait mRNA'ların artık yok edilmesi gerekir. (Bu işlem, *Drosophila* ve diğer türlerde miRNA'ları gerektirir.) Daha sonra, gittikçe daha ince bir ölçekte çalışan, embriyo genleri tarafından kodlanan konuma ilişkin bilgi, belirli sayıda doğru yönlendirilmiş segment oluşturur ve her bir segmentin karakteristik yapılarının oluşumunu tetikler. Bu son basamakta iş gören genler anormal olunca, Şekil 18.20'de görmüş olduğunuz gibi, erginin vücut biçimi anormal olur.

Bu kısımda, dikkatlice yönetilen, ardışık gen düzenleme programının, döllenmiş bir yumurtanın çok hücreli bir organizmaya dönüşümünü nasıl kontrol ettiğini görmüş olduk. Bu program, farklılaşmadan sorumlu genlerin doğru yerde açılırken diğer genlerin kapanmasıyla dikkatli bir şekilde dengelenir. Bir organizma tamamen geliştiğinde, gen ifadesi benzer şekilde ince bir ayarla düzenlenmektedir. Bu bölümün son kısmında, bu ayarlamanın ne denli iyi yapıldığını göreceğiz. Bunun için, bir ya da birkaç genin ifadesindeki özel değişikliklerin kanserin gelişmesine nasıl yol açtığını inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 18.4

1. Bölüm 12'de öğrenmiş olduğunuz gibi, mitoz sonucu ana hücreninki ile kalıtsal olarak aynı olan iki yavru hücre oluşur. Oysa siz, çok sayıda mitoz bölünmenin ürünü olan özdeş hücrelerden oluşmuyorsunuz. Niçin?
2. **BAĞLANTI KUR** Bir embriyonik hücre tarafından serbest bırakılan sinyal molekülleri, hücreye girmeden komşu bir hücrede değişiklikler yaratabilir. (Bakınız Şekil 11.15 ve 11.16, ss. 219 ve 220.)
3. Niçin sirke sineğinin anasal etki genleri, aynı zamanda, yumurta polarite genleri olarak isimlendirilir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 18.17b'deki büyütülmüş resimde, alttaki hücreler sinyal ileten molekülleri sentezlemektedir. Buna karşın üstteki hücreler bu moleküllerin reseptörlerini ifade etmektedir. Gen ifadesinin düzenlenmesi bakımından, bu hücrelerin nasıl farklı moleküller sentezlediğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 18.5

Kanser, hücre döngüsünün kontrolünü etkileyen kalıtsal değişiklikler sonucunda oluşur

Bölüm 12'de kanseri, hücrelerin normal olarak büyümelerini sınırlayan kontrol mekanizmalarından kaçtığı bir hastalık grubu olarak ele almıştık. Şimdiye kadar, gen ifadesinin ve düzenlenmesinin moleküler temelini tartışmış bulunuyoruz. Artık, kanseri daha yakından inceleyebiliriz. Kanser sırasında yanlış giden gen düzenleme sistemleri, embriyonik gelişim, bağışıklık yanıtı ve diğer pek çok biyolojik işlemde önemli roller oynayan aynı sistemler olarak karşımıza çıkmaktadır. Dolayısıyla, kanserin moleküler temeli ile ilgili araştırmalar, biyolojinin diğer pek çok alanından hem yararlanmış ve hem de onlara bilgi sağlamıştır.

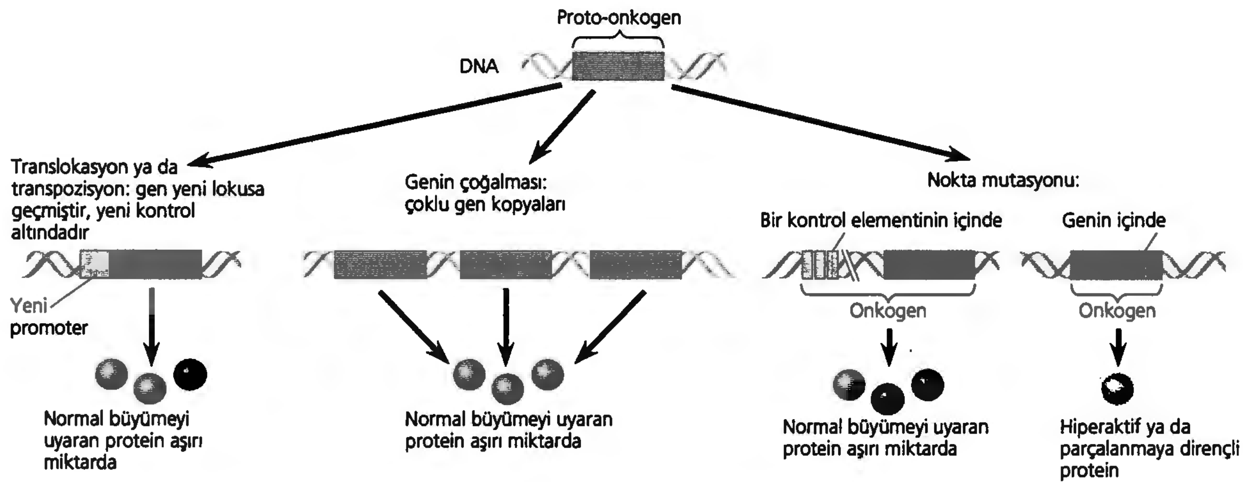
Kanser ile Bağlantılı Genlerin Çeşitleri

Hücre döngüsü boyunca normal olarak hücre büyümesini ve bölünmesini düzenleyen genler, büyüme faktörlerini, onların reseptörlerini ve sinyal iletimi yollarının hücre içi moleküllerini içerir. (Hücre döngüsünü incelemek için, bakınız Bölüm 12.) Somatik hücrelerde bu genlerden herhangi birini değiştiren mutasyonlar, kansere neden olabilir. Bu tür bir değişimin ajanı, kendiliğinden rastgele oluşan mutasyon olabilir. Bununla birlikte, kansere neden olan mutasyonların çoğu, kimyasal karsinojenler, X-ışınları ve diğer yüksek enerjili ışınlar ve bazı virüsler gibi çevresel etkilere bağlı oluşabilir.

Kanser araştırmaları belirli virüs tiplerinde **onkogen** (Yunanca *onco*, tümör anlamındadır) olarak isimlendirilen genlerin keşfini sağlamıştır (bakınız Bölüm 19). Bundan sonra, viral onkogenlerin yakın akrabaları, insan ve hayvan genomlarında bulunmuştur. Hücresel genlerinin normal versiyonları olan ve **proto-onkogenler** olarak isimlendirilen genler, normal hücre büyümesini ve bölünmesini uyaran proteinleri kodlarlar.

Bir proto-onkogen -normal hücrelerde önemli bir işleve sahip olan bir gen- kansere neden olan bir onkogene nasıl dönüşmektedir? Genelde bir onkogen, ya proto-onkogenin protein ürününün miktarındaki bir artışa ya da her bir protein molekülünün içsel aktivitesindeki bir artışa yol açan bir genetik değişiklik sonucu ortaya çıkar. Proto-onkogenleri onkogenlere dönüştüren kalıtsal değişiklikler, şu üç ana sınıf içerisinde yer alır: genom içinde DNA'nın hareketi, bir proto-onkogenin amplifikasyonu ve bir kontrol elementinde ya da proto-onkogenin kendisinde bulunan nokta mutasyonları (bir sonraki sayfada **Şekil 18.23**).

Kanser hücrelerinin, sıklıkla, kopmuş ve yanlış birleşmiş ve bunun sonucunda fragmentleri bir kromozomdan diğerine geçmiş olan kromozomlar içerdikleri bulunmuştur (bakınız Şekil 15.14). Gen ifadesinin nasıl düzenlendiğini görmüş olduğunuza göre, bu tür bir translokasyonun nasıl sonuçlar verebileceğini kestirebilirsiniz. Eğer translokasyona uğramış proto-onkogen, özellikle bir aktif promotörün yakınında (ya da diğer bir kontrol elementinin) sonlanırsa, bu genin transkripsiyonu artabilir ve sonuçta bu gen bir onkogene dönüşebilir. Genetik değişikliğin ikinci ana tipi olan amplifi-



▲ Şekil 18.23 **Proto-onkogenleri, onkogenlere dönüştürebilen genetik değişiklikler.**

kasyon (çoğalma), hücrede, tekrarlanan gen duplikasyonları sonucunda proto-onkogen kopyalarının sayısını artırır (Bölüm 21'de tartışılmıştır). Üçüncü olasılık, nokta mutasyonudur. Bu tür bir mutasyon ya (1) bir proto-onkogeni kontrol eden promotör ya da enhansırda veya (2) kodlayıcı bir bölgede oluşabilir. Bunun sonucunda genin ifade edilmesi artar. Nokta mutasyon, kodlama yapabilen bir bölgede oluşunca, genin ürününü bir proteine dönüştürür. Bu protein, normal proteine göre, daha aktif ya da yıkılmaya karşı daha dirençlidir. Bütün bu mekanizmalar hücre döngüsünün anormal bir şekilde uyarılmasına neden olabilir ve hücreyi kanserleşmeye yöneltebilir.

Tümör Baskılayıcı (Supressör) Genler

Hücreler, ürünleri normal olarak hücre bölünmesini artıran genlerin yanında, normal ürünleri hücre bölünmesini engelleyen genleri de içerirler. Kodladıkları proteinler, kontrolsüz hücre büyümesini önlemeye yardım ettiğinden böyle genler, **tümör supressör genleri** olarak isimlendirilir. Tümör baskılayıcı proteininin normal aktivitesini azaltan herhangi bir mutasyon, kanserin oluşmasına katkıda bulunabilir; bu olay, baskının yokluğunda, büyümenin uyarılmasındaki etkiye bağlı olarak ortaya çıkar.

Tümör baskılayıcı genlerin kodladıkları proteinler, çeşitli işlevlere sahiptirler. Bazı tümör baskılayıcı proteinleri, zarar görmüş DNA'yı onarır. Böylece hücrenin kansere neden olan mutasyonları biriktirmesini önlenir. Diğer tümör baskılayıcı proteinler, hücrelerin birbirlerine ya da hücre dışı matrikse tutunmalarını kontrol eder; hücrelerin birbirlerine uygun bir şekilde tutunması, normal dokularda ciddi önem taşır- bu, genellikle kanserlerde görülmez. Ayrıca, diğer tümör baskılayıcı proteinler, hücre döngüsünü engelleyen hücre haberleşme yollarının elemanları olarak iş görür.

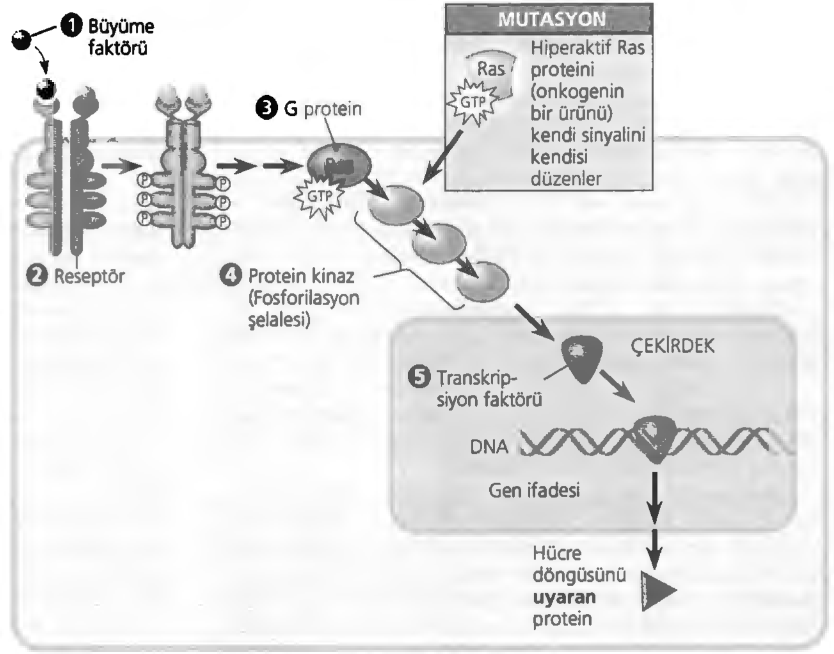
Normal Hücre Haberleşme Yollarına Müdahale Etme

Birçok proto-onkogen ve tümör baskılayıcı gen tarafından kodlanan, proteinler hücre haberleşme yollarının elemanlarıdır. Normal hücrelerde bu tür proteinlerin nasıl iş gördüklerini ve kanser hücrelerinde bu genlerin işlevleri ile ilgili olarak neyin yanlış gittiğini daha yakından inceleyelim. Anahtar özellikteki iki genin ürünleri üzerine odaklanacağız. Bunlar, *ras* isimli proto-onkogen ve *p53* tümör baskılayıcı genidir. *ras*'taki mutasyonlar insan kanserlerinin yaklaşık %30'unda, *p53*'teki mutasyonlar ise %50'sinden daha fazlasında görülmektedir.

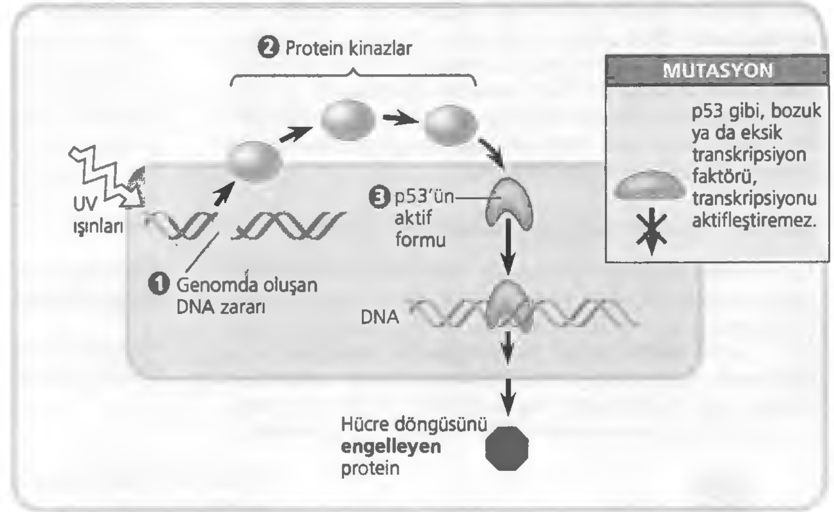
***ras* geni** (adını, bir bağ dokusu kanseri olan, rat sarkomasından alır) tarafından kodlanan Ras proteini bir G proteinidir. Bu protein, plazma zarı üzerindeki bir büyüme faktörü reseptöründen aldığı sinyali bir dizi protein kinaza iletir (bakınız Şekil 11.7). Bu yolun sonunda, hücre yanıt olarak, hücre döngüsünü uyaran bir proteini sentezler (**Şekil 18.24a**). Normal olarak böyle bir yol, uygun bir büyüme faktörü tarafından tetiklenmeksizin çalışamayacaktır. Fakat *ras* genindeki bazı mutasyonlar hiperaktif bir Ras proteinin üretimine yol açabilmektedir. Bu Ras proteini, büyüme faktörü yokluğunda bile yoldaki kinazları tetiklemektedir. Bunun sonucunda hücre bölünmesi artmaktadır. Aslında, bu yoldaki elemanların herhangi birin hiperaktif versiyonları ya da aşırı miktarları, aynı sonucu yaratabilir: aşırı hücre bölünmesi.

Şekil 18.24b'de, bir sinyalin, hücre döngüsünü baskılayan bir proteinin sentezine götürdüğü yol gösterilmiştir. Bu durumda sinyal, olasılıkla, ultraviyole ışığına maruz kalması sonucunda bir hücrenin DNA'sının zarar görmesidir. Bu sinyal iletimi yolunun işlemesi, zararın onarılması kadar hücre döngüsünü de durdurur. Aksi taktirde, mutasyonlara ya da kromozomlarda anomalilere neden olacak şekilde, tümör oluşumuna katkı yapabilir. Dolayısıyla, yolda iş gören elemanların genleri, tümörü baskılayıcı genler gibi iş görür. Kodladığı proteinin 53.000 daltonluk moleküler ağırlığı nedeniyle bu şekilde isimlendirilen **p53 geni**, tümör baskılayıcı bir gendir. Bu genin kodladığı protein, özel bir transkripsiyon faktörüdür. Bu transkripsiyon faktörü hücre döngüsünü engelleyen proteinlerin sentezini artırır. Bu nedenle p53 genini susturan bir mutasyon, örneğin Ras proteininin aşırı aktifleşmesini sağlayan bir mutasyon, aşırı hücre büyümesine ve kansere neden olabilir (**Şekil 18.24c**).

(a) Hücre döngüsünü uyaran yol. Bu yol, bir büyüme faktörü ❶ tarafından tetiklenir. Bu büyüme faktörü plazma zarındaki reseptörüne ❷ bağlanır. Sinyal, Ras olarak isimlendirilen bir G proteinine geçirilir ❸ Ras, aldığı sinyali bir dizi protein kinaza ❹ geçirir. Son kinaz bir transkripsiyon aktifleştiricisini aktifleştirir ❺ Bu aktifleştirici, hücre döngüsünü uyaran bir ya da daha fazla genin açılmasını sağlar. Eğer bir mutasyon Ras'ı ya da yoldaki diğer bir bileşeni anormal derecede aktifleştirirse, aşırı hücre bölünmesi ve kanser oluşabilir.



(b) Hücre döngüsünü inhibe eden yol. Bu yolda ❶ DNA hasarı, ❷ içsel bir sinyal oluşturur. Bu sinyal protein kinazlar aracılığıyla iletilir ve bunu sonucunda p53 aktifleşir ❸ Aktifleşmiş p53 hücre döngüsünü engelleyen bir proteinden sorumlu genin transkripsiyonunu artırır. Hücre bölünmesinin baskı altına alınması, zarar görmüş DNA'nın kendini eşlemesini engeller. Eğer DNA'daki zarar onarılamaz ise, p53'ün sinyali programlanmış hücre ölümüne yol açar (apoptoz). Bu yolun herhangi bir bileşeninde yetersizliklere neden olan mutasyonlar kanser oluşumuna katkı yapabilir.



(c) Mutasyonların etkisi. (a)'da olduğu gibi, hücre döngüsünü aşırı uyarılması halinde ya da (b)'deki gibi, engellenmediğinde hücre bölünmesinin artması, olasılıkla kansere yol açabilir



▲ **Şekil 18.24 Hücre bölünmesini düzenleyen sinyal yolları.** Hem uyarıcı ve hem de engelleyici yollar, yaygın olarak transkripsiyonu etkileyerek hücre döngüsünü düzenleyebilir. Kanser, bu tür yollardaki bozulmalar sonucunda oluşabilir. Buna, ya kendiliğinden oluşan ya da çevresel olarak tetiklenmiş mutasyonlar neden olabilir.

? *(b)'deki yolu inceleyerek, p53 gibi tümör baskılayan bir gende kansere neden olan bir mutasyonun olasılıkla çekinik mi yoksa baskın bir mutasyon mu olduğunu açıklayınız.*

p53 geni "genomun koruyucu meleği" olarak isimlendirilir. Bu gen aktifleşince -örneğin, DNA hasar gördüğünde- p53 proteini diğer bazı genlerin aktivatörü olarak iş görür. Genellikle *p21* olarak isimlendirilen bir geni aktifleştirir. *p21* geninin ürünü, siklin bağımlı kinazlara bağlanarak hücre döngüsünü durdurur. Bu da, hücreye DNA'yı onarması için süre kazandırır. Araştırıcılar, son zamanlarda, *p53*'ün hücre döngüsünü engelleyen bir grup miRNA'nın ifadesini aktifleştirdiğini de saptamıştır. Buna ek olarak, *p53* proteini, DNA'nın onanlmasında yer alan genlerin doğrudan açılmasını sağlar. Son olarak, DNA zararı onanlamadığında, *p53* "intihar" genlerini aktifleştirir. İntihar genleri, programlanmış hücre ölümüne izin verir. (apoptoz; bakınız Şekil 11.21). Dolayısıyla, p53 bir hücrenin DNA zararına bağlı olarak mutasyonlar geçirmesini önleyen birkaç yolda iş görür. Eğer mutasyonlar birikir ve hücre çok sayıda bölünme sonucu varlığını sürdürürse- eğer *p53* tümör baskılayıcı geni bozuk ya da eksik olduğunda bu olasılığın artması gibi- kanser oluşabilir.

p53'ün çok sayıda işlevinin bulunması, düzenlenmenin karmaşık olduğunu düşündürmektedir; bunlardan birini henüz tam olarak anlamamış durumdayız. Şimdilik Şekil 18.24'teki çizim, mutasyonların kansere nasıl katkıda bulunduklarının mevcut durumunu göstermektedir. Fakat halen daha belirli bir hücrenin kanser hücresine nasıl dönüştüğünü bilmiyoruz. Gen ifadesinin daha önce bilinmeyen yönlerini keşfetmemiz, gen düzenlenmesinin kanser oluşumu üzerindeki rolünün incelenmesine bilgi sağlayacaktır. Örneğin, bu tür çalışmalar, DNA metillenmesinin ve histon modifikasyon şekillerinin, normal ve kanserli hücrelerde farklılık gösterdiklerini ve olasılıkla miRNA'nın, kanserin oluşumunda yer aldığını göstermiştir. Hücrede haberleşme yollarını çalışarak kanserle ilgili pek çok şeyi öğrenmiş olsak da, geride öğrenilmesi gereken pek çok şey bulunmaktadır.

Kanser Gelişiminin Çok basamaklı Modeli

Tam teşekküllü kanser hücresinin karakteristik değişikliklerinin tümünü meydana getirmek için, genel olarak, birden fazla somatik mutasyon gereklidir. Bu durum, kanser sıklığının büyük ölçüde neden yaşla bağlantısı olduğunu açıklamaktadır. Eğer mutasyonların birikimi kansere neden oluyorsa ve eğer mutasyonlar yaşam boyunca ortaya çıkıyorsa, uzun yaşadıkça kansere yakalanma olasılığımız artmaktadır.

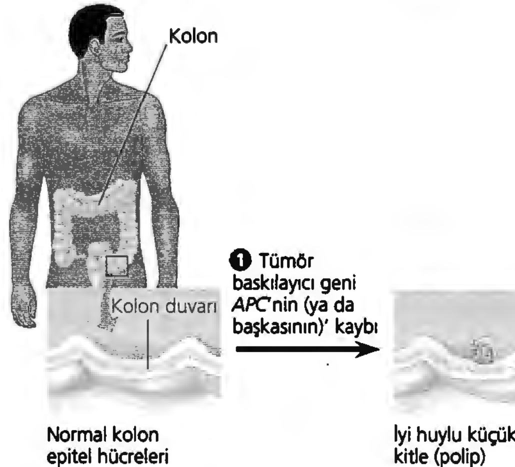
Kansere yol açan çok basamaklı yol modelini, en iyi bilinen insan kanserlerden biri olan kolorektal kanseri üzerinde yapılan çalışmalar da desteklemiştir. Birleşik Devletlerde her yıl yaklaşık 135.000 yeni kolorektal kanser vakası ortaya çıkmakta ve bu hastalıktan yılda 60.000 kişi ölmektedir. Çoğu kanser gibi, kolorektal kanser de kademeli olarak gelişir (**Şekil 18.25**). İlk sinyal bir poliptir. Bu polip, kolonun yüzeyinde iyi huylu küçük bir kitle şeklinde belirir. Her ne kadar olağandışı bir sıklıkta bölünürlerse de, polip hücreleri normal görünümlüdür. Tümör büyür ve sonunda kötü huylu duruma gelir ve diğer dokulara metastaz yapar. Kötü huylu bir tümörün gelişmesi, proto-onkogenleri onkogenlere dönüştüren ve tümör repressör genlerini devre dışı bırakan mutasyonların yavaş yavaş birikmesine paralel olarak gelişir. Bir *ras* onkogeni ve mutasyona uğramış *p53* tümör repressör geni, bu süreçte sıklıkla yer almaktadır.

Bir hücrenin tamamen kanserleşmesi için DNA seviyesinde yaklaşık yarım düzine değişikliğin meydana gelmesi gerekir. Bu değişiklikler genellikle en azından bir adet aktif onkogenin ortaya çıkmasını ya da birkaç tümör baskılayıcı genin kaybını içerir. Ayrıca, mutant tümör baskılayıcı allelleri, ekseriyetle çekinik olduğundan, genellikle mutasyonlar, tümör baskılanmasını durdurmak için hücre genomundaki her iki *alleli* devre dışı bırakır (Diğer taraftan, onkogenlerin çoğu baskın alleller olarak davranır.) Bu değişikliklerin hangi sırada meydana gelmesi gerektiği ve farklı mutasyonların göreceli önemlerinin ne olduğu konusu halen daha araştırılmaktadır.

Son yıllarda DNA ve mRNA'daki nükleotid dizilerini belirleme tekniklerindeki ilerlemeler, tıp alanında çalışan araştırıcılara, farklı bireylerdeki farklı tipteki tümörler ve aynı tip tümörler tarafından ifade edilen genleri karşılaştırma olanağı vermiştir. Bu karşılaştırmalar, kişilere özgü kanser tedavilerinin uygulanmasını sağlamıştır. Bu tedaviler bir bireyin tümörünün moleküler özelliklerine dayandırılmaktadır (bakınız Şekil 12.21).

Kansere Katkı Yapan Kalıtsal Yatkınlık ve Diğer Faktörler

Bir kanser hücresi oluşturmak için birden fazla genetik değişikliğin gerekli olması, kanserlerin ailelerde irsi olarak orta-



▼ **Şekil 18.25 Kolorektal kanserin gelişimi ile ilgili çok basamaklı bir model.** Kolon ve/veya rektumu etkileyen bu tip kanser en iyi bilinen kanser türlerinden biridir. Tümördeki değişiklikler bir dizi genetik değişiklik ile paralel ortaya çıkar. Bu kalıtsal değişiklikler, bazı tümör baskılayıcı genleri (*p53* gibi) ve *ras* isimli proto- onkogeni etkiler. Tümör baskılayıcı genlerindeki mutasyonlar, çoğunlukla genin kaybına (delesyon) yol açar. *APC* "adenomatoz polipozis coli"yi; *DCC* ise "kolorektal kanserdeki kaybı" ifade eder. Diğer mutasyon dizileri de kolorektal kanserine neden olur.

ya çıkabileceği gözlemini açıklamaktadır. Kalıtsal olarak bir onkogenin ya da tümör baskılayıcı genin bir mutant allelini taşıyan bir birey, bu tür mutasyonları taşımayan bireylere göre, kanserin gelişimi için gerekli mutasyonları biriktirmeye bir adım daha yakındır.

Genetikçiler kalıtımla geçen kanser allellerini tanımlamak için büyük çaba sarf etmektedirler. Böylelikle, bazı kanserlerin oluşma riskinin yaşamın erken döneminde tanımlanması mümkün olabilecektir. Örneğin, kolorektal kanserlerinin yaklaşık %15'i kalıtımla geçen mutasyonlara bağlıdır. Bunların çoğu, *adenomatoz polipoz coli* ya da *APC* olarak isimlendirilen tümör baskılayıcı geni etkiler (bakınız Şekil 18.25). Bu gen, hücrenin göçü ve tutunması dahil, birden fazla işleve sahiptir. *APC* geni, ailesinde hastalık öyküsü olmayan hastalarda bile kolorektal kanserlerinin %60'ında mutasyona uğramıştır. Bu bireylerde, ilgili gen işlevini kaybetmeden önce her iki *APC* allelinde yeni mutasyonların oluşması gerekir. Kolorektal kanserlerinin sadece %15'i, bilinen kalıtsal mutasyonlarla bağlantılı olduğundan, araştırıcılar "markörleri" tanımlamak için çabalarını sürdürmektedir. Bu markörler, bu tip kanser tipinin oluşma riskini belirleyebilmektedir.

Meme kanserli hastaların %5-10'unda, bu hastalığın kalıtımla geçtiği yönünde kanıtlar bulunmaktadır. Meme kanseri, Birleşik Devletlerde ikinci en yaygın kanser tipi olup, her yıl 180.000 kadında (bazen erkeklerde) görülmektedir. Bu hastaların her yıl 40.000'i ölmektedir. 1990'da, 16 yıl süren araştırmaların sonunda, genetikçi Mary-Claire King, bir gendeki -*BRCA1*- mutasyonlarının meme kanserine duyarlılığı artırdığını göstermiştir. (*BRCA* meme kanserini ifade etmektedir.) Bu bulgu, o zaman gözden kaçmıştır. Kalıtımla geçen meme kanserlerinin en azından yarısında o gende ya da akraba *BRCA2* genin de mutasyon gözlenmiştir. DNA sekansının belirlenmesini sağlayan testler kullanılarak bu mutasyonları saptamak mümkündür (**Şekil 18.26**). Kalıtsal olarak mutant bir *BRCA1* allelini taşıyan bir kadının, 50 yaşına gelmeden önce meme kanserine yakalanma olasılığı %60'tır. Normal allel bakımından homozigot olan bir kadında bu olasılık sadece %2'dir. Hem *BRCA1* ve hem de *BRCA2*'nin, tümör baskılayıcı genleri olduğu sanılmaktadır. Çünkü bu genlerin yabanıl allelleri, meme kanserine karşı korumaktadır ve bunların mutant allelleri çekiniktir. Açık bir şekilde, BRCA1 ve BRCA2 proteinlerinin her ikisi de hücrenin DNA hasarını onarma yolunda iş görmektedirler. BRCA2 konusunda bildiklerimiz daha fazladır. Bu protein, diğer bir protein ile birlikte, DNA'nın her iki ipliğinde oluşan kopmaların onarılmasına yardım etmektedir; Bir hücrenin çekirdeğinde DNA'nın zarar görmeden korunması yaşamsal önem taşır.



▲ **Şekil 18.26 *BRCA1* ve *BRCA2* genlerindeki mutasyonların test edilmesi.** Meme kanseri riskini artıran mutasyonların kalıtsallık testi, ailesinde meme kanseri olan bireylere uygulanabilmektedir. Burada görüldüğü gibi, yeni "yüksek çıktılı" sekanslama teknikleri bir defada pek çok DNA örneğinin dizi analizini yapabilmektedir.

DNA kırılmaları kansere katkı yaptığından, güneş ışığındaki ultraviyole ışınları ve sigara dumanında bulunan kimyasallar gibi, DNA'ya zarar veren ajanlara maruz kalmayı en aza indirerek kanser riski azaltılabilir. Erken teşhis ve özel kanserlerin tedavisi için yeni yöntemler geliştirilmektedir. Bu teknikler tümörlerdeki gen ifadesinin analiz edilmesi ve onlara müdahale edilmesine dayanmaktadır. Sonuçta, bu tür yaklaşımlar kanserden ölüm oranını azaltabilir.

Kalıtsal olsun yan da olmasın, kanserle bağlantılı genlerin çalışılması normal gen ifadesinin bozulmasının bu hastalığa neden olabildiğine ilişkin bilgilerimizi artırmaktadır. Bu bölümde açıklanan mutasyonlara ve diğer kalıtsal değişikliklerin yanında, bir takım *tümör virüsleri* de insanlar dahil, çeşitli hayvanlarda kansere neden olabilir. Aslında, Kanserin anlaşılmasında en eski buluşlardan biri 1911'de elde edilmiştir. Bu tarihte, Amerikalı bir patolog olan Peyton Rous, tavuklarda kansere neden olan bir virüs keşfetmiştir. Bulaşıcı mononukleozise neden olan Epstein-Barr virüsünün, en belirgini Burkitt lenfoması olmak üzere, insandaki bazı kanser tipleri ile bağlantısı olduğu bulunmuştur. Papillomavirüsler rahim ağzı kanseri ile bağlantılıdır. HTLV-1 olarak isimlendirilen bir virüs ise, erginlerde görülen löseminin bir tipine neden olmaktadır. Virüsler, dünya genelinde, insan kanseri vakalarının yaklaşık %15'inde rol oynamaktadır.

Kanser nedeni olarak virüslerin, ilk bakışta mutasyonlardan çok farklı olduğu görülebilir. Bununla birlikte, şu an, virüslerin kalıtım maddelerini bir hücrenin DNA'sına entegre etmeleri halinde, birkaç yolla gen düzenlenmesini etkileyebildiklerini biliyoruz. Virüsün entegrasyonu, bir onkogeni hücreye geçirebilir, bir tümör baskılayıcı genini bozabilir ya da bir proto-onkogeni onkogene dönüştürebilir. Ayrıca bazı virüsler, *p53* genini ve diğer tümör baskılayıcı proteinlerini inaktif hale getiren proteinler üreterek hücrenin kanserleşme olasılığını artırabilir. Virüsler, güçlü biyolojik ajanlardır. Bölüm 19'da virüslerin işlevleri ile ilgili olarak daha çok şey öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 18.5

1. **BAĞLANTI KUR** *p53* proteini apoptoz ya da programlanmış hücre ölümünde yer alan genleri aktifleştirebilir. Kavram 11.5'i okuyun (ss. 223-225) ve apoptozda iş gören proteinleri kodlayan genlerdeki mutasyonların kansere nasıl katkıda bulunabileceğini tartışınız.
2. Kanserin hangi koşullar altında kalıtsal bir öğeye sahip olduğu düşünülebilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kansere neden olan mutasyon tiplerinin, mutasyonun, genin ürünü olan protein üzerindeki etkisi açısından, bir proto-onkogen ve bir tümör baskılayıcı gen için ne tür farklılık gösterdiğini açıklayınız.

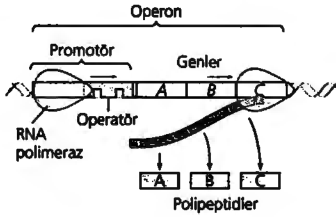
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

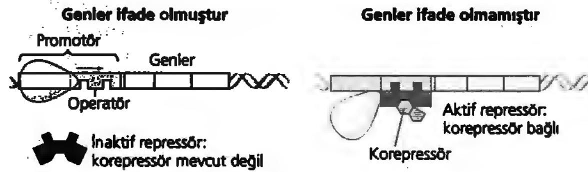
KAVRAM 18.1

Bakteriler çevresel değişikliklere genellikle transkripsiyonu düzenleyerek yanıt verir (ss.351-356)

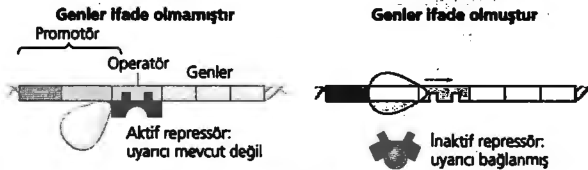
- Hücreler metabolizmalarını enzimlerin aktivitelerini ve enzimleri kodlayan genlerin ifadesini düzenleyerek yanıt verirler. Bakterilerde genler, genellikle birbirine komşu birkaç gen için iş gören bir promotöre sahip **operonlar** şeklinde kümelenmiştir. DNA üzerindeki bir **operatör bölgesi** operonu açar ya da kapatır. Bunun sonucunda genleri koordineli bir şekilde düzenlenirler.



- Hem baskılanabilir ve hem de uyarılabilir operonlar negatif gen düzenleyicilerine örnek oluşturur. Her iki tip operon da, özel bir **repressör** proteinin operatöre bağlanması sonucu transkripsiyon durur. (Repressör, başka bir **düzenleyici gen** tarafından kodlanır.) Baskılanabilir bir operonda, repressör genellikle bir anabolik yolun son ürünü olan bir **korepressöre** bağlandığında aktifleşir.



Uyarılabilir (indüklenebilir) bir operonda, bir **uyarıcının** doğal olarak aktif repressöre bağlanması repressörü inaktif hale getirir ve transkripsiyonu açar. Uyarılabilir enzimler genellikle katabolik yollarda iş görürler.

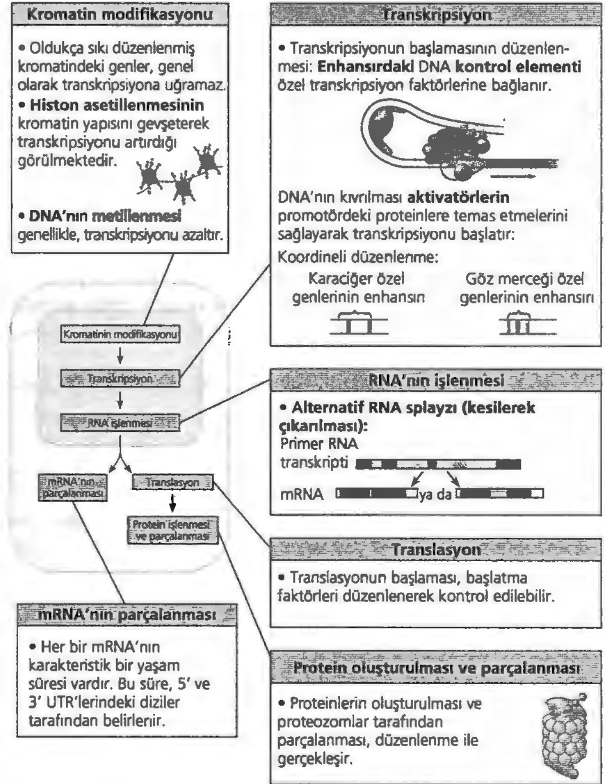


- Bazı operonlar aynı zamanda, katabolit aktifleştirici protein (CAP) gibi uyarıcı bir **aktivatör** protein aracılığıyla pozitif gen düzenlenmesine uğrarlar. CAP, **sikliklAMP** ile aktifleşince promotörün içerisindeki bir bölgeye bağlanarak transkripsiyonu uyarır.

? *Bir operonun negatif düzenlenmesinde korepressör ve uyarıcının rollerini karşılaştırın ve zıtlıkları açıklayınız.*

KAVRAM 18.2

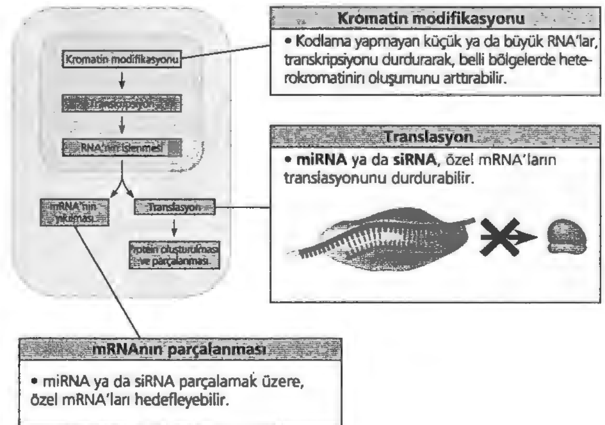
Ökaryotik gen ifadesi pek çok evrede düzenlenir (ss.356-364)



? *Bir hücreye özgü genin o tip bir hücrede transkripsiyona uğraması için ne olmalıdır.*

KAVRAM 18.3

Kodlama yapmayan RNA'lar gen ifadesinin kontrolünde birden fazla rol oynar (ss. 364-366)



? *miRNA'lar neden kodlama yapmayan RNA'lar olarak isimlendirilmektedir? Gen düzenlenmesindeki rollerini açıklayınız.*

KAVRAM 18.4

Genlerin farklı ifade olmasını sağlayan program çok hücreli bir organizmada değişik tipte hücrelerin oluşmasını sağlar (ss.366-373)

- Embriyonik hücreler **farklılaşarak**, yapı ve işlevleri açısından özelleşirler. **Morfogenez** organizmaya ve çeşitli kısımlarına şeklini veren işlemleri içerir. Hücreler, sadece farklı genler içerdiklerinden değil, ortak bir genomun farklı kısımlarını ifade ettiklerinden farklıdırlar.
- Döllenememiş yumurtada **sitoplazmik belirleyiciler (determinantlar)** embriyonik hücrelerin daha sonra ne şekilde gelişeceklerini etkileyen, zigottaki genlerin ifadesini düzenler. **İndüksiyon** olarak ifade edilen bir işlemde, embriyonik hücrelerden gelen sinyal komşu hedef hücrelerdeki transkripsiyonda değişikliklere neden olur.
- Farklılaşma doku-özgü proteinlerin ortaya çıkması ile bilgilendirilir. Doku özgü proteinler farklılaşmış hücrelerin özel rollerini gerçekleştirmelerini sağlar.
- Hayvanlarda, doku ve organlarının nerede yerleşecekleri ni ortaya çıkması olarak isimlendirilen **örüntü oluşumu** erken embriyo döneminde başlar. Örüntü oluşumunu kontrol eden moleküler uyarıları oluşturan **konumsal bilgi**, bir hücreye, vücut ekseni ve diğer hücrelere göre yerini belirler. *Drosophila*'da, **anasal etki genleri** tarafından kodlanan **morfogenler** vücut eksenini belirler. Örneğin, **Bicoid** isimli proteinin gradiyenti anteriyör-posteriyör ekseni belirler.

? *Embriyonik hücreleri, farklı yollarla son hallerini almalarına götüren sağlayan iki süreci açıklayınız.*

KAVRAM 18.5

Kanser, hücre döngüsünün kontrolünü etkileyen kalıtsal değişiklikler sonucunda oluşur (ss.373-377)

- **Proto-onkogenlerin** ve **tümör baskılayıcı genlerinin** ürünleri hücre bölünmesini kontrol eder. Bir proto-onkogeni aşırı bir şekilde aktifleştiren DNA'daki bir değişiklik, o geni bir **onkogene** dönüştürür. Onkogen, aşırı hücre bölünmesini ve kanseri teşvik edebilir. Bir tümör baskılayıcı geni, hücrenin anormal bölünmesini engelleyen bir protein kodlar. Kodladığı proteininin aktivitesini azaltan bu tür bir gendeki bir mutasyon da hücrelerin aşırı bölünmesine ve olasılıkla kansere yol açabilir.
- Pek çok proto-onkogen ve tümör baskılayıcı gen, büyümeyi uyaran ve büyümeyi engelleyen sinyal yollarındaki elemanları kodlar. Bu genlerdeki mutasyonlar hücrenin normal sinyal iletimini bozar. **Ras** (bir G proteini) gibi, uyarıcı yoldaki bir proteinin hiperaktif bir versiyonu, bir onkogen proteini olarak iş görür. ***p53*** (bir transkripsiyon aktivatörü) gibi engelleyici yoldaki bir proteinin kusurlu versiyonu, tümörü baskılamada başarısız olur.
- Kanser oluşumu ile ilgili birden fazla basamaklı modelde, normal hücreler mutasyonların birikmesi sonucu kanser hücrelerine dönüşür. Bu mutasyonlar proto-onkogenleri ve tümör baskılayıcı genlerini etkilerler. DNA ve mRNA'ların sekanslarının belirlenmesiyle ilgili teknik ilerlemeler, kişiye özel kanser tedavilerini olası kılmıştır.
- Mutant bir onkogene ya da tümör baskılayıcı alleline sahip bireyler, belirli bir kanserin oluşma riskini taşırlar. Belirli virüsler, virüs DNA'sını hücrenin genomuna entegre ederek kanser oluşturabilir.

? *Proto-onkogenler tarafından şifrelenen proteinler ile tümör baskılayıcı genleri tarafından kodlanan proteinlerin olağan işlevlerini karşılaştırınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Eğer belirli bir operon gerekli bir amino asidi yapımından sorumlu enzimleri kodlarsa ve trp operonu gibi düzenlenirse, bu amino asitle ilgili olarak,
   a. amino asit, repressörü etkisiz hale getirir.
   b. üretilen enzimler uyarılabilir enzimler olarak isimlendirilirler.
   c. repressör, amino asitin yokluğunda aktiftir.
   d. amino asit, korepressör olarak iş görür.
   e. amino asit, operonun transkripsiyonunu açar.
2. Kas hücrelerini sinir hücrelerinden farklı olmasının ana nedeni, kas hücrelerinin,
   a. farklı genleri ifade etmeleridir.
   b. farklı genleri içermeleridir.
   c. farklı genetik kodlar kullanmalarıdır.
   d. onlara özgü ribozomlara sahip olmalarıdır.
   e. farklı kromozomlara sahip olmalarıdır.
3. Aşağıdakilerden hangisi enhansırların iş görmelerine örnek oluşturur?
   a. gen ifadesinin transkripsiyonla kontrolü
   b. mRNA'nın düzenlenmesi için post-transkirpsiyonel bir mekanizma
   c. başlatma faktörleri ile translasyonun uyarılması
   d. belirli proteinleri aktifleştiren post-transkripsiyonel kontrol
   e. Işık ya da ısı gibi çevresel uyarılara hücrenin duyarlılığı.
4. Hücre farklılaşması, aşağıdakilerden hangisini daima gerektirir?
   a. Kaslardaki aktin gibi, doku-doku özgül proteinlerin üretimini
   b. Hücrelerin hareketini
   c. *myoD* geninin transkripsiyonunu
   d. Genomdan belirli genlerin seçimli kaybını
   e. Hücrelerin ışık ya da ısı gibi çevresel ipuçlarına duyarlıklarını
5. Aşağıdakilerden hangisi, gen ifadesinin post-transkiripsiyonel kontrolüne bir örnek oluşturur?
   a. DNA'nın sitozin bazlarına metil grubunun eklenmesi
   b. Transkripsiyon faktörlerinin bir promotöre bağlanması
   c. İntronların ve alternatif splayzı (kesip çıkarma) yapan ekzonların uzaklaştırılması,
   d. Kansere katkı yapan genlerin artışı
   e. DNA'nın heterokromatin oluşturmak üzere katlanması

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

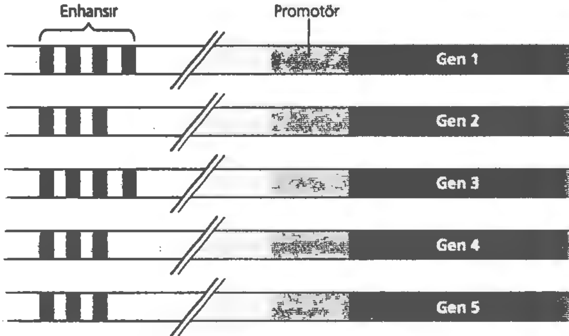
6. Uyarılabilir bir operonun repressörü, operatöre bağlanamayacak şekilde mutasyona uğratılırsa ne oluşacaktır?
   a. Repressör ptomotöre geriye dönüşümsüz bağlanacaktır.
   b. Operon genlerinin transkripsiyonu azalacaktır.
   c. Operon tarafından kontrol edilen yolun bir substratı oluşacaktır.
   d. Operon genleri sürekli olarak transkripsiyona uğrayacaktır
   e. Katabolit aktivatör protein (CAP) aşırı miktarda üretilecektir.
7. Bir *Drosophila* yumurtasından bicoid mRNA'sının bulunmaması halinde larvanın ön vücut bölgeleri oluşmaz ve posteriyörde, aynı yapılardan iki adet oluşturur.- Bu, *biocid* geninin ürününün,
   a. embriyonun ilk gelişim dönemlerinde transkripsiyona uğradığının
   b. normal olarak kuyruk yapılarının oluşumuna yol açtığının
   c. normal olarak baş kısmıyla ilgili yapıların oluşumuna yol açtığının
   d. bütün baş yapılarında bulunan bir protein olduğunun
   e. programlanmış hücre ölümüne yol açtığının kanıtıdır.
8. Beyin hücrelerinizden bir tanesindeki DNA ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   a. DNA'nın büyük bir kısmı protein kodlar.
   b. Genlerin büyük çoğunluğu olasılıkla transkripsiyona uğrar.
   c. Her bir gen bir enhansırın hemen yakınında yer alır.
   d. Pek çok gen operon benzeri kümeler halinde gruplanır.
   e. Kalbinizdeki hücrelerinizin DNA'sı ile aynıdır.

9. Bir hücrenin içinde, belli bir mRNA molekülü kullanılarak yapılmış protein kısmen aşağıdakilerden hangisine bağlıdır?
   a. DNA'nın metillenme derecesine
   b. mRNA'nın parçalanma hızına
   c. Belirli transkripsiyon faktörlerinin varlığına
   d. mRNA'da bulunan intronların sayısına
   e. Sitoplazmadaki ribozom tiplerine

10. Proto-onkogenler kansere neden olan onkogenlere dönüşebilir. Ökaryotik hücrelerde, bu potansiyel saatli bombanın varlığını aşağıdakilerden en iyi hangisi açıklar?
   a. Proto-onkogenler ilk olarak virüs enfeksiyonları sonucunda oluşur.
   b. Proto-onkogenler normalde hücre bölünmesinin düzenlenmesine yardım ederler.
   c. Proto-onkogenler kalıtsal olarak değersizlerdir.
   d. Proto-onkogenler normal genlerin mutant versiyonlarıdır.
   e. Hücreler yaşlandıkça proto-onkogenleri üretir.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

11. **ÇİZİNİZ** Aşağıdaki şekil, belirli bir türün genomundan, enhansırları dahil, beş geni göstermektedir. Turuncu, mavi, yeşil, siyah, kırmızı ve mor renkli aktivatör proteinlerin mevcut olduğunu ve bunların bu genlerin enhansırlarındaki uygun renklerle kodlanmış kontrol elementlerine bağlanabildiklerini düşünün.



   a. Yukarıdaki enhansır elementlerininin üstüne x koyunuz (bütün genler için). Bu elementler, sadece 5. genin transkripsiyona uğradığı bir hücrede bağlanmış aktivatörlere sahip olsun. Hangi renkteki aktivatör mevcut olacaktır?
   b. İçersinde, yeşil, mavi, ve turuncu aktivatörlerin bulunduğu bir hücrede bağlı aktivatörlere sahip, yukarıdaki enhansır elementlerine bir nokta koyunuz. Hangi gen(ler) transkripsiyona uğrayacaktır?
   c. 1, 2 ve 4 olarak numaralandırılmış genlerin sinire özgü proteinleri; 3 ve 5. no'lu genlerin ise cilde özgü proteinleri kodladıklarını varsayın. Uygun genlerin transkripsiyonunu sağlamak için, her bir hücre tipinde hangi aktivatörlerin bulunması gerekir?

12. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
DNA dizileri "evrimin şerit metreleri" olarak iş görür (bakınız Bölüm 5). İnsan genom dizilerini analiz eden bilim insanları, insan genomunda oldukça fazla korunmuş olan (diğer türlerde karşılaştırılabilir bölgelere benzeyen) bazı bölgelerin protein kodlamadıklarını bulduklarında şaşırmışlardır. Bu gözlemlere olası bir açıklama getiriniz.

13. **BİLİMSEL SORGULAMA**
Prostat hücreleri, yaşamlarını sürdürmek için genellikle testosteron ve diğer erkeklik hormonlarına (androjenler) gereksinim duyar. Fakat bazı prostat kanseri hücreleri androjenlerin yok edilmesine dayalı tedaviye rağmen yaşamlarını sürdürürler. Bir hipoteze göre, genellikle bir dişi hormonu olduğu düşünülen östrojenin, bu kanser hücrelerinde androjen tarafından kontrol edilen genleri aktifleştirebileceği varsayılmaktadır. Bu hipotezi test etmek için bir ya da daha fazla deney açıklayınız. (Bu steroid hormonlarının etkisini incelemek için bakınız Şekil 11.9, s.214.)

14. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
Vietnam Savaşı sırasında bitki örtüsüne yaprak dökücü olarak püskürtülen ve Agent Orange adı verilen maddenin içerisinde iz miktarda dioksin bulunuyordu. Hayvanlar üzerinde yapılan testler, dioksinin doğum kusurları, kanser, karaciğer ve timüs harabiyetleri, bağışıklık sisteminin baskı altına alınması ve bazen ölüme neden olduğunu göstermektedir. Fakat hayvan testleri çelişkili sonuçlar vermektedir. Bir hamster, bir kobayı öldüren dozdan etkilenmemektedir. Dioksin bir ölçüde bir steroid hormonu gibi iş görmektedir. Bir hücreye girdikten sonra hücrenin DNA'sına bağlanan bir reseptör proteine bağlanmaktadır. Bu mekanizma, farklı vücut sistemleri ve farklı hayvanlarda dioksinin farklı etkiler yaratmasının açıklanmasına nasıl yardım eder? Bir tip hastalığın dioksine bağlı olup olmadığını nasıl belirlersiniz? Belirli bir bireyin dioksine maruz kalma sonucu hastalanıp hastalanmadığını nasıl belirlersiniz? Hangisini göstermek daha zordur? Niçin?

14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
Geri Besleme Düzenlemesi Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) Şekil 18.24a'da gösterilen işlemin ,biyolojik sistemleri düzenleyen geri besleme mekanizmalarına nasıl örnek oluşturduğunu tartışınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Bakterilerde gen İfadesinin Düzenlenmesi • Ökaryotlarda Gen İfadesinin Düzenlenmesi • Örüntü Oluşumu
Aktiviteler *lac* Operonu • *E. coli*'de *lac* Operonu • Ökaryotlarda transkripsiyonun başlaması • Genel bakış: Gen İfadesinin Kontrolü • Transkripsiyonun kontrolü • Derleme: Gen İfadesinin Kontrolü • *Drosophila*'da Erken Örüntü Oluşumu • *Drosophila*'nın Gelişiminde *bicoid* Geninin Rolü
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

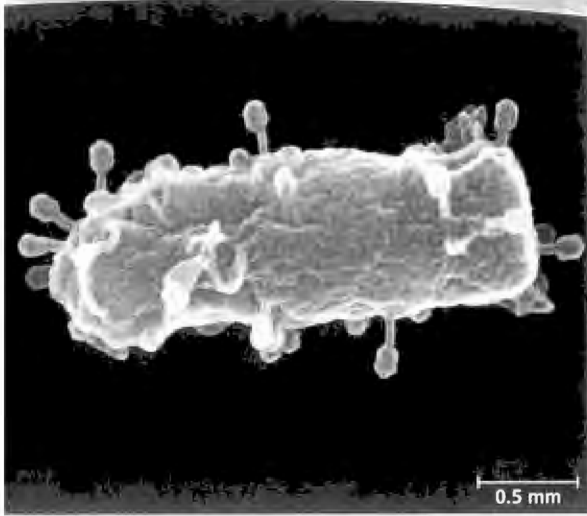
2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Virüsler



▲ Şekil 19.1 **Bu *E. coli* hücresini enfekte eden küçük virüsler canlı mı?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

19.1 Bir virüs protein bir kılıfla sarılmış nükleik asitten oluşur
19.2 Virüsler sadece konakçı hücrelerin içinde çoğalırlar
19.3 Virüsler, viroidler ve prionlar hayvan ve insanlar için başa çıkılması zor patojenlerdir

GENEL BAKIŞ

Ödünç Alınmış Bir Yaşam

Şekil 19.1 deki fotoğraf, ilginç bir olayı göstermektedir: bir bakteri hücresine küçük saplı şekerlere benzeyen çok sayıda yapılarca gerçekleştirilen saldırı. Bu yapılar, renklendirilmiş SEM (Tarayıcılı Elektron Mikroskobu) görüntüsündeki *Escherichia coli* bakterisini enfekte eden ve T4 bakteriyofajı olarak adlandırılan bir tip virüstür. DNA sını hücre içine yollayan virüs, bakterinin hücresel işlevlerini yeni virüsler oluşturmak amacıyla ele geçirerek genetik bir değişimi başlatır.

Anımsayacağınız gibi, bakteri ve diğer prokaryotik hücreler, bitki ve hayvan hücreleri gibi ökaryotik hücrelere oranla daha küçük ve daha basit oluşumludurlar. Virüsler ise çok daha küçük ve basittirler. Hücrede bulunan yapıları ve metabolik işlevleri içermeyen **virüs**, protein bir kılıf içine paketlenmiş genleriyle enfeksiyon oluşturabilen bir parçacıktır.

Virüsler canlı mıdır? Cansız mı? Önceleri, biyolojik kimyasallar olarak tanımlanmışlardı; aslında, *virus* kelimesinin Latincesi "zehir" anlamına geliyordu. Virüslerin çok sayıda hastalığa yol açması ve organizmalar arasında yayılabilmesi nedeniyle, 1800 lerin sonlarında araştırıcılar bakterilerle aralarında bir benzerlik görerek onları en basit yaşam formu olarak kabul ettiler. Ancak, virüsler konakçı dışında çoğalamamakta ve metabolik işlev gösterememekteydiler. Günümüzde virüs çalışan biyologların da herhalde kabul edeceği gibi, onlar canlı olmayan fakat kimyasal madde ile canlılık arasındaki gölgelik alanda yer alan yapılardır. Yakın zamanda iki araştırıcı tarafından kullanılan basit bir ifade onları iyi tanımlamaktadır: Virüsler bir çeşit "ödünç alınmış" yaşam sürdürmektedirler.

Moleküler biyoloji önemli ölçüde, bakterileri enfekte eden virüsleri çalışan biyologların laboratuvarlarında doğmuştur. Virüsler üzerinde yapılan araştırmalar, genlerin nükleik asitlerden oluştuğunun ve DNA eşleşmesinin, transkripsiyonunun ve tercümesinin moleküler mekanizmasının anlaşılmasında önemli rol oynamıştır.

Değerli deneysel sistemler olmalarının yanı sıra, virüslerin ender rastlanır nitelikteki genetik mekanizmaları hastalıkların oluşumu konusunda aydınlatıcı bilgiler sunmuştur. Buna ek olarak, virüslerle çalışmak, bilim insanlarının genlerin bir organizmadan diğerine aktarım tekniklerini geliştirmelerine yardımcı olmuştur. Bu teknikler, temel araştırmalarda, biyoteknolojide ve tıp alanında önemli roller üstlenmektedir. Örneğin, gen tedavisinde virüsler genetik aktarımda kullanılmaktadırlar (Bkz. Bölüm 20).

Bu bölümde, virüslerin biyolojisini inceleyeceğiz. Genetik sistemlerin bu en basitinin yapısıyla başlayacak ve onların çoğalma döngüleriyle devam edeceğiz. Sonra, hastalık yapıcı yani patojenler olarak rollerini tartışacak, en sonunda da daha küçük hastalık oluşturucular olan viroid ve prionlardan söz edeceğiz.

KAVRAM **19.1**

Bir virüs protein bir kılıfla sarılmış nükleik asitten oluşur

Bilim insanları, virüsleri görmeden çok önceleri onları dolaylı da olsa saptayabilmişlerdi. Virüslerin keşiflerinin öyküsü 19. yüzyılın sonlarına doğru başlar.

Virüslerin Keşfi: *Bilimsel Sorgulama*

Tütün mozaik hastalığı, tütün yapraklarının gelişmesini engelleyerek, onlara benekli, mozaik benzeri bir renklenme ve-

rir. 1883 yılında, Alman bir bilim adamı olan Adolf Mayer, hastalıklı yaprakların özsuyunu sağlıklı bitkilere sürdüğünde hastalığı aktarabildiğini keşfetti. Özsuda, hastalık oluşturan bir mikrobu başarısızca aradıktan sonra, Mayer, hastalığın mikroskopla bile görülemeyecek kadar küçük bir bakteri tarafından oluşturulduğunu öne sürdü. On yıl sonra bu hipotezi, bir Rus biyolog olan Dimitri Ivanowsky, hastalıklı yaprak özsuyunu bakterileri tutmak için hazırlanmış bir filtreden geçirerek denedi. Filtrasyondan sonra, özsu hala hastalık oluşturuyordu.

Fakat Ivanowsky tütün mozaik hastalığını bakterilerin oluşturduğu hipotezinde ısrar ediyordu. Belki de, bakterilerin filtreden geçecek kadar küçük veya hastalığa neden olan bir toksin salgıladıklarını düşünüyordu. Bu ikinci olasılık, Hollandalı bir botanikçi olan Martinus Beijerinck özsudaki enfeksiyon etkeninin kendini eşleyebildiğini gösteren bir dizi deney yapınca çürütüldü (**Şekil 19.2**).

Aslında, patojen sadece konakçısı içinde kendini eşlemişti. İlerleyen deneylerde Beijerinck, bu gizemli etkenin o dönem bakterilerin üretildikleri, deney tüpü veya petri plaklarındaki besi yerlerinde de üremediklerini gözlemledi. Beijerinck, kendini eşleyen, bir bakteriden daha küçük bir parçacık hayal ediyordu ve bu nedenle kendisi genelde virüs kavramını ilk dillendiren kişi olarak anılır. Bu şüpheleri 1935 yılında, Amerikalı bir bilim adamı olan Wendell Stanley, şimdi tütün mozaik virüsü (TMV) olarak bilinen hastalık yapıcı parçacığı kristalize edince kesinleşti. Giderek, TMV ve diğer birçok virüs elektron mikroskobu ile gözlemlendi.

Virüslerin Yapısı

En küçük virüsler sadece 20nm çaptadır-bir ribozomdan daha küçük. Bir toplu iğne başına milyonlarcası rahatlıkla sığabilir. Birkaç yüz nanometre çapındaki en büyük virüs bile ışık mikroskobu ile ancak seçilebilir.

Stanley'in virüslerin kristalize edilebilmesi ile ilgili buluşu ilginç ve merak uyandırıcıdır. En basit hücreler bile düzgün kristaller haline getirilemezler. Ama eğer virüsler hücre değillerse, nedirler? Bir virüsün yapısı yakından incelendiğinde, bazılarında üzerinde zar yapısında bir de zarf bulunan protein bir kılıf ve onun içinde nükleik asitten oluşan bir parçacık olduğu gözlenir.

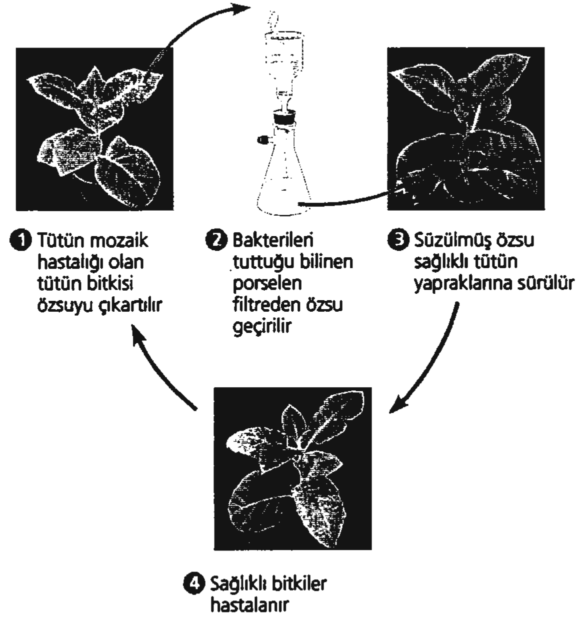
Viral Genomlar

Biz çoğunlukla genleri çift iplikli DNA dan oluşmuş olarak düşünürüz-bilinen çift sarmal-fakat çoğu virüs bu genel kanıya ters düşer. Genomları virüse göre çift iplikli DNA, tek iplikli DNA, çift iplikli RNA veya tek iplikli RNA dan oluşabilir. Bir virüs, genomunu oluşturan nükleik asite göre DNA virüsü veya RNA virüsü olarak adlandırılır. Her durumda, genom genellikle tek doğrusal veya halkasal nükleik asit molekülü olarak organize olmakla birlikte, bazı virüslerin genomu çok sayıda nükleik asit molekülünden de oluşabilir. Bilinen en küçük virüslerin genomunda sadece dört gen bulunurken, en büyükleri birkaç yüzle bine kadar ulaşabilir. Karşılaştırılacak olursa, bakteriyel genomlar yaklaşık 200 ile birkaç bin gen içerirler.

▼ **Şekil 19.2** **SORGULAMA**

Tütün mozaik hastalığını oluşturan nedir?

DENEY 1800lerin sonlarında, Hollanda'nın Delft kentindeki Teknik Okul'da Martinus Beijerinck, tütün mozaik hastalığını (daha sonra leke hastalığı olarak anıldı) oluşturan etkeni araştırdı.



SONUÇLAR Süzülmüş özsu sağlıklı bitkilere sürüldüğünde, onlar da hastalandılar. Onların süzülmüş özsuyu da, başka bir grup bitki için hastalık kaynağı görevi yapabilir. İzleyen her bitki grubu, daha öncekiler gibi hastalığı bir dereceye kadar oluşturmuştur.

VARGI Enfeksiyon etkeni, bakteri tutabilen filtreden geçebildiğine göre bir bakteri değildir. Patojenin, bitkiden bitkiye birkaç kez geçmesine karşın hastalık yapma yeteneğinin seyrelmemesi, çoğalmakta olduğunu kanıtlamaktadır.

KAYNAK M. J. Beijerinck, Concerning a contagium vivum *fluidum* as cause of the spot disease of tobacco leaves, *Verhandelingen der Koninkyke akademie Wettenschappen te Amsterdam* 65:3–21 (1898). Translation published in English as Phytopathological Classics Number 7 (1942), American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN.

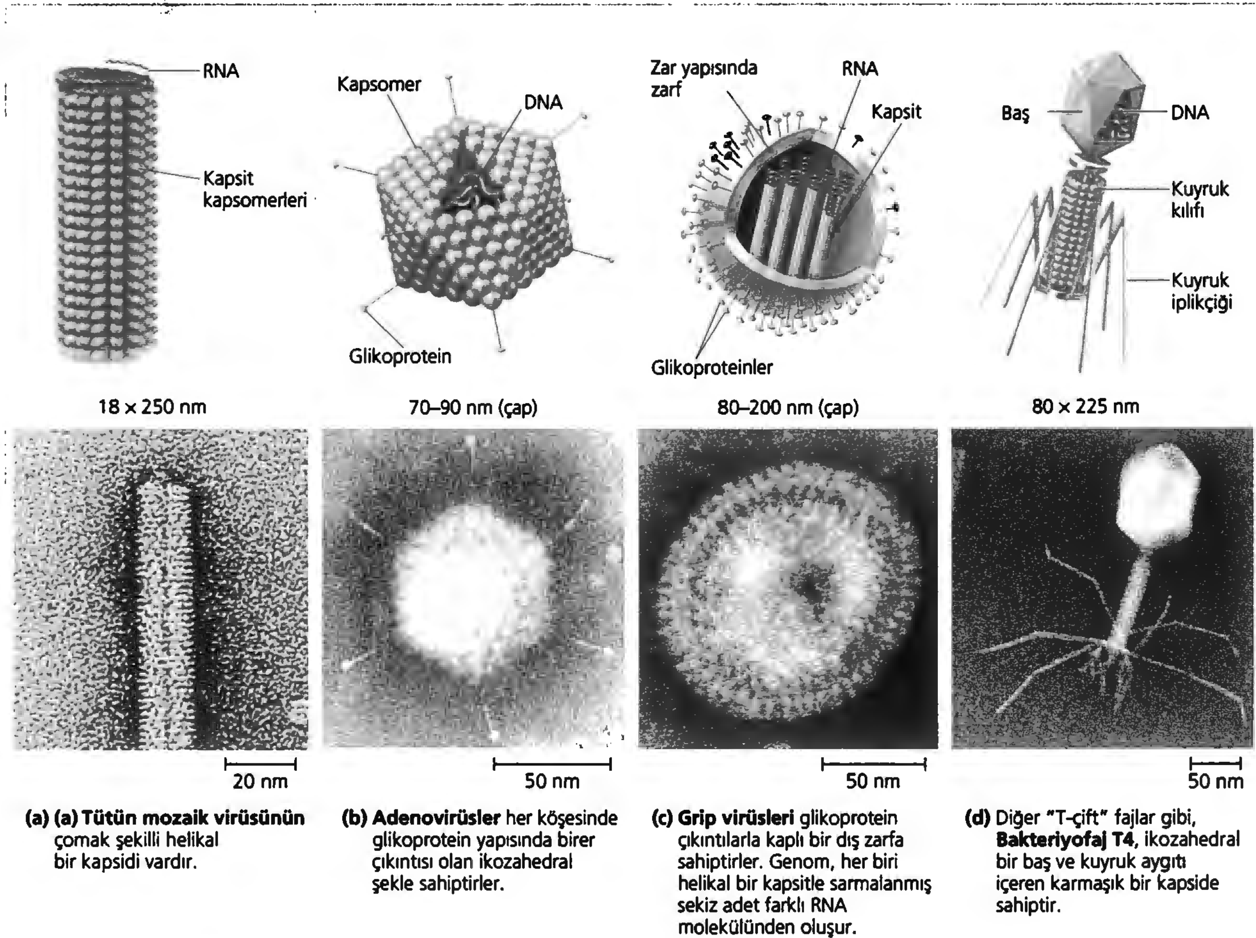
EĞER ÖYLE İSE? Eğer Beijerinck her gruptaki hastalığın bir öncekinden daha zayıf olduğunu ve sonuçta özsuyun artık hastalık oluşturmadığını gözlemleseydi, hangi sonuca varırdı?

Kapsitler ve Zarflar

Viral genomu sarmalayan protein kılıf **kapsit** olarak adlandırılır. Virüsün tipine bağlı olarak, kapsit çomak şeklinde, polihedral veya çok daha karmaşık şekilli (T4 gibi) olabilir. Kapsitler, *kapsomer* olarak adlandırılan çok sayıdaki protein alt birimlerinden oluşur ancak kapsitteki protein *tipleri* genelde az sayıdadır. Tütün mozaik virüsünün katı ve çomak şekilli kapsidi, tek tip binlerce protein molekülünün heliks şeklinde dizilmesiyle oluşmuştur; bu nedenle çomak şekilli virüsler *helikal virüsler* olarak adlandırılırlar (**Şekil 19.3a**). Hayvanların solunum sistemlerinde hastalık oluşturan adenovirüslerin kapsitleri, 20 üçgen yüzeye sahip tek tip 252 protein molekülünün polihedral dizilimiyle oluşmuşlardır-bir *ikozahedron*; nitekim, bunlar ve benzer yapıdakiler *ikozahedral virüsler* olarak tanımlanırlar (**Şekil 19.3b**).

Bazı virüsler, konakçılarını enfekte etmeyi kolaylaştıran yardımcı yapılar içerirler. Örneğin, grip virüsünün ve hayvanlardaki diğer birçok virüsün kapsitini zar yapısında bir zarf sarmalar (**Şekil 19.3c**). Konakçı hücrelerin zarlarından oluşan bu *viral zarflar*, konakçı hücrenin fosfolipidlerini ve zar proteinlerini, ayrıca, viral kaynaklı proteinleri ve glikoproteinleri de içerirler (Glikoproteinler, kovalent bağlı karbonhidratlar içeren proteinlerdir). Bazı virüsler, kapsitleri içinde birkaç viral enzim molekülü taşırlar.

Bakterileri enfekte eden ve kısaca **faj** denilen **bakteriyofajlar**, virüsler arasında en karmaşık kapside sahip olanlardır. İlk çalışılan fajların yedisi E. coli'yi enfekte edenlerdir. Bunlar, tip 1 (T1), tip 2 (T2); şeklinde bulunma sırasına göre adlandırılmışlardır. Üç T-çift fajı (T2, T4 ve T6) yapısal açıdan birbirleriyle aynı sayılır. DNA larını sarmalayan kapsitleri, uzamış ikozahedral başlar içerir. Başa bağlı olarak, fa-



(a) **(a) Tütün mozaik virüsünün** çomak şekilli helikal bir kapsidi vardır.

(b) Adenovirüsler her köşesinde glikoprotein yapısında birer çıkıntısı olan ikozahedral şekle sahiptirler.

(c) Grip virüsleri glikoprotein çıkıntılarla kaplı bir dış zarfa sahiptirler. Genom, her biri helikal bir kapsitle sarmalanmış sekiz adet farklı RNA molekülünden oluşur.

(d) Diğer "T-çift" fajlar gibi, **Bakteriyofaj T4**, ikozahedral bir baş ve kuyruk aygıtı içeren karmaşık bir kapside sahiptir.

▲ **Şekil 19.3 Viral yapı.** Virüsler, protein bir kılıf (kapsit) içinde yer alan nükleik asit (DNA veya RNA), bazen de tümünün üzerini sarmalayan zar yapısında bir zarftan oluşurlar. Kapsidi oluşturan protein birimlerine kapsomer adı verilir. Şekil ve büyüklük bakımından çeşitlilik gösterirlerse de virüsler, yapısal özellikleri açısından hemen hemen aynıdırlar. (Tüm resimler renklendirilmiş TEM lerdir.)

şın bakteriye tutunmasını sağlayan iplikleri taşıyan protein bir kuyruk parçası bulunur (**Şekil 19.3d**). Bir sonraki kısımda, bu birkaç viral parçacığın hücresel bileşenlerle bir arada çok sayıda yeni viral nesiller oluşturmak üzere işlev gördüklerini inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 19.1

1. Tütün mozaik virüsü (TMV) ve grip virüsünün yapılarını karşılaştırınız (Bkz. Şekil 19.3).
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 16.4 de (s. 307), DNA nın genetik bilgi taşıdığına dair kanıt eldesinde bakteriyofajların nasıl kullanıldığını öğrendiniz. Hershey ve Chase tarafından yapılan deneyi kısaca açıklayarak, bu araştırıcıların neden fajları kullanmayı seçtiğini belirtiniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM **19.2**

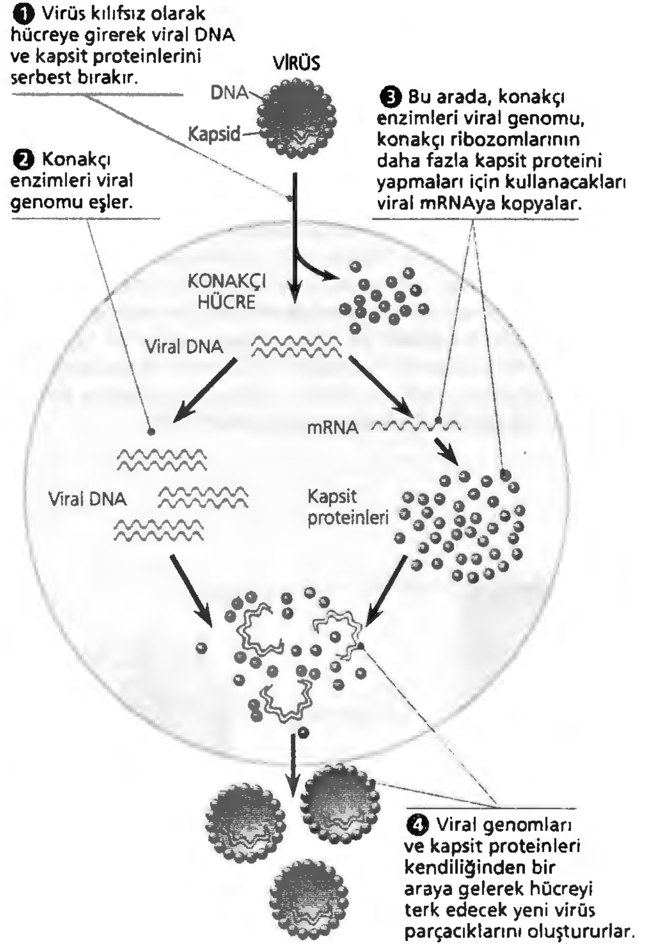
Virüsler sadece konakçı hücrelerin içinde çoğalırlar

Virüsler, ribozomlar gibi bazı proteinleri oluşturmak için gerekli donanımı ve metabolik enzimleri içermezler. Zorunlu hücre içi parazitidirler; diğer bir deyişle, sadece konakçı bir hücrenin içinde çoğalabilirler. Dışarıdaki virüsler için, bir hücreden diğerine gitmekte olan paketlenmiş genlerdir demek çok da yanlış sayılmaz.

Her virüsün enfekte edeceği belli sayıda konakçı türü vardır ki, buna virüsün **konakçı sınırı** denir. Bu konakçı özgüllüğü, virüsün tanıma sistemlerinin evriminden kaynaklanmaktadır. Virüsler konakçılarını çoğunlukla "anahtar-kilit" sistemine göre, viral yüzey proteinleriyle hücre yüzeyindeki özgül algılayıcı proteinler arasındaki uyuma göre tanırlar. (Bir modele göre, bu algılayıcı moleküller önceleri sadece hücrenin yararına çalışırken, daha sonra virüsler tarafından giriş kapıları olarak kullanılmaya başlanmışlardır.) Bazı virüslerin konakçı sınırları geniştir. Örneğin, Batı Nil virüsü ve at ensefalit virüsü tamamen farklı olmalarına karşın, her biri sivrisinekleri, kuşları, atları ve insanları enfekte edebilmektedir. Diğer virüslerin konakçı sınırları o denli dardır ki, sadece bir türü enfekte edebilmektedir. Örneğin, kızamık virüsü sadece insanlarda hastalık oluşturmaktadır. Bunlara ek olarak, çok hücreli ökaryotların viral hastalıkları belirli dokularla sınırlı kalmaktadır. İnsan soğuk algınlığı virüsü, sadece üst solunum yolunu döşeyen hücrelere, AIDS virüsü ise sadece belirli tip akyuvarlardaki algılayıcılara tutunarak hastalığa yol açmaktadırlar.

Viral Çoğalma Döngülerinin Genel Özellikleri

Bir virüs enfeksiyonu, virüsün konakçıya tutunması ve genomunu hücre içine göndermesi ile başlar (**Şekil 19.4**). Genomun hücre içine giriş şekli virüsün ve konakçı hücrenin tiplerine bağlıdır. Örneğin, T-çift fajları DNA larını



▲ **Şekil 19.4 Basitleştirilmiş bir viral çoğalma döngüsü.** Bir virüs, çoğalmak için konakçısının hücresel sistem ve moleküllerini kullanan zorunlu bir hücre içi parazitidir. Buradaki en basit viral döngüde, kapsidi tek tip proteinden oluşan bir DNA paraziti gösterilmiştir.

BAĞLANTI KUR *Siyah düz oklar yer almakta olan süreci belirtecek şekilde birer kelimeyle işaretleyiniz. Sayfa 348 deki Şekil 17.26 yı gözden geçiriniz.*

bakteri hücresine yerleştirmek için belirgin kuyruk yapılarını kullanırlar (Bkz. Şekil 19.3d). Diğer virüsler ya endositozla veya zarflı virüslerde olduğu gibi, zarfın hücre zarıyla kaynaşması sonucu alınırlar. Viral genom hücre içine girince, şifrelediği proteinlerle kontrolü ele alarak hücreyi viral nükleik asitleri ve proteinleri sentezlemesi için yeniden programlar. Konakçı, viral nükleik asitler için gerekli nükleotidleri ve viral proteinler için gereken enzimleri, ribozomları, tRNA ları, amino asitleri, ATP ve diğer unsurları sağlar. Birçok DNA virüsü, konakçının viral DNA yı kalıp olarak kullanan DNA polimeraz larından yararlanarak yeni genomlar sentezletir. Bunun aksine, RNA virüsleri genomlarını çoğaltmak için RNA yı kalıp olarak kullanan virüsün şifrelediği RNA polimerazları kullanırlar. (Enfekte olmamış hücreler normalde bu amaçla enzimler sentezlemezler.)

Viral nükleik asit molekülleri ve kapsomerler sentezlendikten sonra, kendiliklerinden bir araya gelerek yeni virüs parçacıklarını oluştururlar. Aslında, araştırıcılar TMV nün RNA ve kapsomerlerini ayırdıktan sonra bunları uygun koşullarda basitçe karıştırdıklarında, tam bir virüsün oluştuğunu görmüşlerdir. En basit virüs çoğalma döngüsü, konakçı hücreden yüz binlerce virüsün dışarı çıkmasıyla sona erer ki bu süreç hücreyi çoğunlukla ya yaralar ya da tümüyle parçalar. Böyle bir hücresel hasar ve ölüme karşı vücudun buna tepkisi, virüs hastalıklarında görülen belirtilerin çoğunu oluşturur. Hücreden çıkan bu yeni virüs kuşağının, diğer hücrelere de enfekte etme ve hastalığı yayma potansiyeli vardır.

Biraz önce basitçe açıkladığımız viral çoğalma döngüsünün birçok farklı şekli vardır. Şimdi de bu farklılıklara bakteri virüslerinde (fajlar) ve hayvan virüslerinde bir göz atalım; bölümde ilerledikçe bitki virüslerini de inceleyeceğiz.

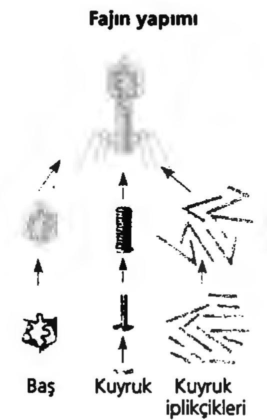
Fajların Çoğalma Döngüleri

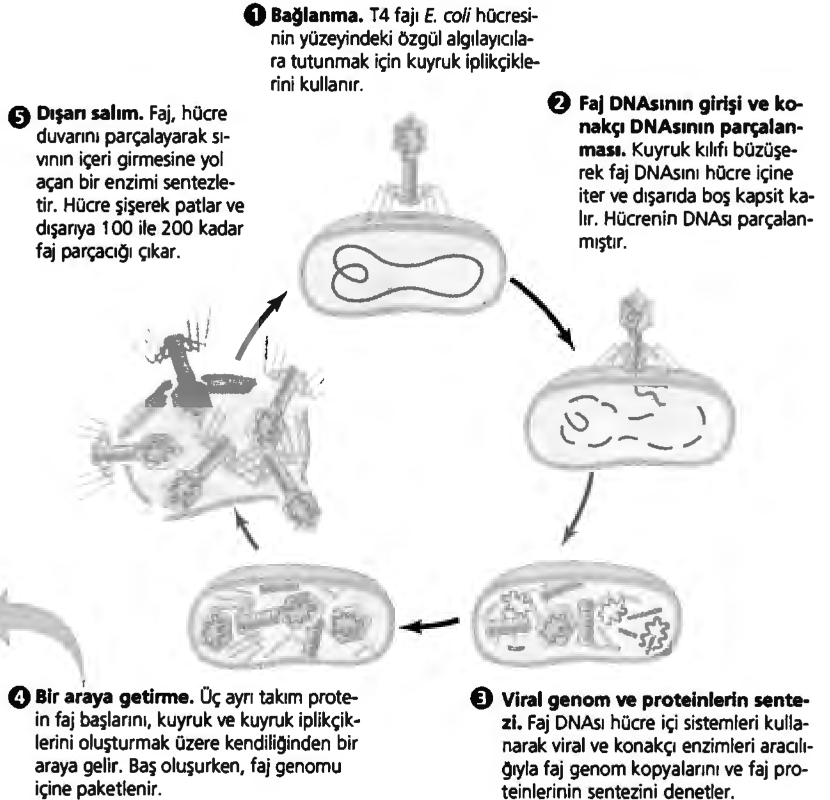
Bazılarının çok karmaşık olmalarına karşın, fajlar tüm virüsler içinde en iyi anlaşılmış olanlardır. Fajlar üzerindeki araştırmalar, bazı çift zincirli DNA virüslerinin iki ayrı mekanizmayla çoğaldıklarını ortaya koymuştur: litik döngü ve lizogenik döngü.

Litik Döngü

Konakçı hücrenin ölümüyle sonuçlanan faj çoğalma döngüsü **litik döngü** olarak adlandırılır. Bu deyim, enfeksiyonun son aşaması olan bakterinin lizise uğraması (parçalanması) ve hücre içinde oluşmuş fajların serbest kalmasına yönelik olarak kullanılmıştır. Her bir faj, sağlıklı hücreye girerek birkaç litik döngü sonucu tüm bir bakteriyel populasyonu bir iki saat içinde yok edebilir. Sadece litik döngüyle çoğalan bir faj, **virulan faj** olarak adlandırılır. **Şekil 19.5**'de tipik bir virulan faj olan T4 ün litik döngüsünün ana aşamaları görülmektedir. İlerlemeden önce bu şekli inceleyiniz.

Litik döngüyü okuduktan sonra, fajların neden tüm bakterileri yok etmemiş olduklarını merak etmiş olabilirsiniz. Aslında, bazı ülkelerde, insanlardaki bakteriyel hastalıkların tedavisinde fajlar tıbbi olarak kullanılmaktadır. Buna karşılık, bakteriler de tümüyle çaresiz değillerdir. Bir kere, doğal seçilim sonucu belli fajların tanıyamayacağı algılayıcılara sahip mutant bakteriler oluşmaktadır. İkinci olarak, faj DNA sı bir bakteriye girmeyi başardığında, çoğunlukla yabancı olarak görülür ve fajın bakteriye zarar vermesini *kısıtladığından* **restriksiyon enzimleri** olarak (kısıtlayıcı) adlandırılan hücresel enzimler tarafından parçalanır. Bakteri hücresinin DNA sı, kendi restriksiyon enzimlerince parçalanmamak için metillenmiştir. Doğal seçilim, bakterileri mutant algıla-





▶ **Şekil 19.5 Virulan bir faj olan T4ün Litik Döngüsü.** T4 fajının konakçının hücre mekanizmalarını kullanarak kopyalanıp tercüme edilen 300e yakın geni vardır. Viral DNA konakçıya girdikten sonra ilk tercüme edilen faj genleri konakçı DNAsını parçalayan (2. aşama) bir enzimi şifreler; faj DNAsı enzimce tanınmayan değişik bir sitozin tipi içerdiğinden, enzimce parçalanmaktan korunur. Hücreye temastan, hücrenin parçalanmasına kadar tüm litik döngü, 37°C da sadece 20-30 dakika sürer.

yıcılar veya etkili restriksiyon enzimleri ile ödüllendirirken, diğer yandan, bu değişmiş algılayıcılara bağlanabilen veya özgül restriksiyon enzimlerine dirençli mutant fajlar da oluşturmaktadır. Böylece, parazit-konakçı ilişkisi sürekli bir evrimsel akış içinde gitmektedir.

Bakterilerin faj etkinliği sonucu tamamen yok olmamaları konusunda üçüncü bir önemli neden daha bulunmaktadır. Birçok faj,birazdan tartışacağımız üzere, konakçılarını parçalamak yerine onlarla lizogeni olarak adlandırılan bir yöntemle iç içe yaşamaktadırlar.

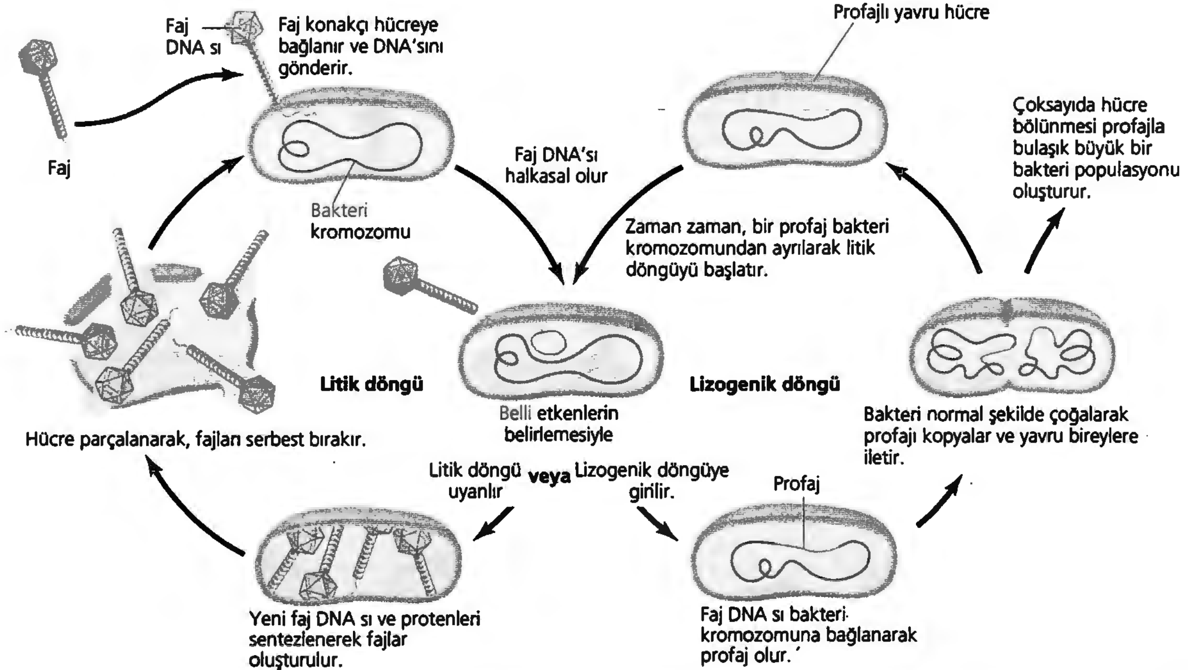
Lizogenik Döngü

Konakçının ölümüyle sonuçlanan litik döngünün aksine, **lizojenik döngü,** konakçının zarar görmeden faj genomunun çoğalmasına olanak tanır. Bir bakteride her iki döngü tipini de kullanabilen fajlara **ılımlı** (temperate) **fajlar** denir. Lambda olarak adlandırılan ve Yunan alfabesindeki λ harfiyle gösterilen ılımlı bir faj, biyolojik araştırmalarda sıklıkla kullanılır. λ fajı T4 ü andırmaktadır fakat kuyruk ipliklerinden biri daha kısadır.

λ fajının *E. coli* bakterisini enfekte etmesi, virüsün hücre yüzeyine tutunması ve düz DNA genomunu içeriye göndermesiyle başlar (**Şekil 19.6**). λ DNA genomu konakçı içine girince, halkasal hale geçer. Bundan sonra olacaklar hangi döngünün kullanılacağına bağlıdır: litik veya lizogenik döngü. Litik bir döngüde, viral genler konakçı hücresini kısa sürede λ üreten bir fabrikaya dönüştürerek, hücrenin parçalanması ve yeni virüsleri ortama salmasına yol açar. Ancak lizogenik bir döngüde λ DNA molekülü, *E. coli* kromozomunda viral proteinlerin ikiye ayırıp daha sonra birleştirdiği özgül bir bölgeye yerleşir. Bu şekilde bakteri kromozomuna yerleşen viral DNA **profaj** olarak adlandırılır. Profajın bir geni, diğer profaj genlerinin okunmasını engelleyen bir protein şifreleyerek, faj genomunun bakteri içinde çoğunlukla sessiz kalmasını sağlar. *E. coli* hücresinin her bölünmesinde, faj DNA sı da eşlenmiş olarak yavru hücrelere iletilir. Enfekte olmuş tek bir hücre, profaj durumundaki virüsü taşıyan büyük bir topluluğa kısa sürede dönüşür. Bu mekanizma, virüslerin bağımlı oldukları konakçılarını öldürmeden çoğalmalarını sağlar.

Lizogenik terimi, profajların konakçılarını parçalayan etkin fajlar oluşturma yeteneğine sahip olduklarını belirtir.

Bu, λ genomu bakteri kromozomundan ayrılıp litik bir döngüyü başlatma uyarısını aldığında oluşur. Belli bir kimyasal veya yüksek enerjili radyasyon gibi çevresel bir etmen, genellikle lizogenikten litik döngüye dönüşümü tetikler.



▲ **Şekil 19.6 Ilımlı bir faj olan λ fajının litik ve lizogenik döngüleri.** Bakteri hücresine girdikten ve halkasal yapı kazandıktan sonra λ DNAsı, yeni nesil fajların üretimine başlayabilir (litik döngü) veya bakteriyel kromozoma bağlanabilir (lizogenik döngü). Çoğunlukla λ fajı, Şekil 19.5de gösterildiği gibi litik yolu izler. Ancak, lizogenik döngü bir kez başlayınca, profaj konakçı kromozomunda nesiller boyu kalabilir. λ fajının tek ve kısa bir kuyruk ipliçiği bulunur.

Tablo 19.1 Hayvan Virüs Sınıfları

Sınıf/Familya	Zarf	İnsan Hastalıkları Oluşturanlara Örnekler
I. Çift İplikli DNA (dsDNA)		
Adenovirüs (Bkz. Şekil 19.3b)	Yok	Solunumla ilgili virüsler; tümör oluşturan virüsler
Papovavirüs	Yok	Papillomavirüs (siğiller, rahim ağzı kanseri); poliyomavirüs (tümörler)
Herpesvirüs	Var	Herpes simplex I ve II (uçuk, genital siğiller); varicella zoster (zona, suçiçeği); Epstein-Barr virüs (mononükleosis, Burkitt lenfoması)
Poxvirüs (Çiçek)	Var	Çiçek virüsü; sığır çiçek hastalığı
II. Tek İplikli DNA (ssDNA)		
Parvovirüs	Yok	B 19 Parvovirüs (Hafif döküntü)
III. Çift Zincirli RNA (dsRNA)		
Reovirüs	Yok	Rotavirüs (ishal); Colorado kene ateşi virüsü
IV. Tek Zincirli RNA (ss RNA); mRNA olarak görev yapar		
Picornavirüs	Yok	Rhinovirüs (nezle); poliovirüs (çocuk felci); hepatit A virüsü (sarılık); diğer enterik (bağırsak) virüsler
Coronavirüs	Var	Ağır akut solunum yolu yetersizliği sendromu (SARS)
Flavivirüs	Var	Sarı humma virüsü; Batı Nil virüsü; Hepatit C virüsü
Togavirüs	Var	Kızamıkçık virüsü; at ensefalit (beyin iltihabı) virüsü
V. ssRNA; mRNA Sentezi için Kalıp		
Filovirüs	Var	Ebola virüsü (kanamalı ateş)
Orthomyxovirüs (Bkz. Şekiller 19.3c ve 19.9a)	Var	Grip virüsü
Paramyxovirüs	Var	Kızamık virüsü; kabakulak virüsü
Rhabdovirüs	Var	Kuduz virüsü
VI. ssRNA; DNA Sentezi için Kalıp		
Retrovirüs (bakınız Şekil 19.8)	Var	Human Immunodeficiency virus (HIV/AIDS); RNA tümör (Bkz. Şekil 19.8) virüsleri (lösemi)

Transkripsiyonu engelleyen protein genine ek olarak, lizogeni süresince birkaç başka profaj geni de ifade edilebilir. Bu gen ifadeleri, konakçının fenotipinde tıbbi açıdan önem taşıyan değişiklikler oluşturabilir. Örneğin, difteri, botulizm ve kızıl gibi insan hastalıklarının etkeni olan üç bakteri türü, toksin üretmelerine neden olan profaj genleri içermeselerdi insanlar için bu denli zararlı olmayacaklardı. Bağırsaklarımızda yaşayan *E. coli* suşu ile bazen ölümlü besin zehirlenmelerine neden olan 0157:H7 suşu arasındaki fark, 0157:H7 nin içerdiği profajlardır.

Hayvan Virüslerinin Çoğalma Döngüleri

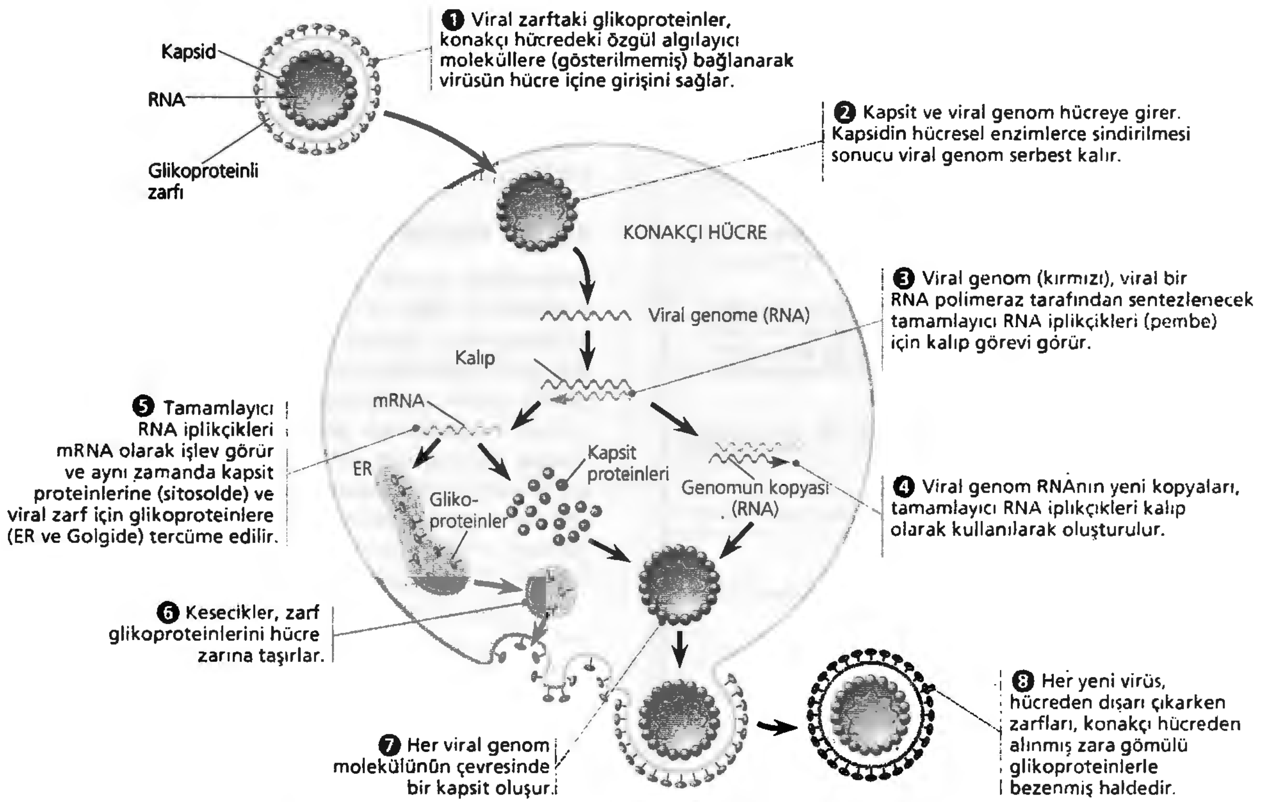
Herkes soğuk algınlığı, grip veya nezle gibi viral hastalıkları geçirmiştir. Diğer tüm virüsler gibi, insanlarda veya diğer hayvanlarda hastalık yapanlar da sadece konakçı hücreler içinde çoğalabilmektedirler. Hayvan virüsleri arasında, hastalık yapma ve çoğalma tipleri birçok farklılık gösterir. Anahtar değişken, virüs genomunun cinsidir: DNAdan mı, RNAdan mı oluşmaktadır? Çift zincirli mi, tek zincirli midir? Genomun cinsi, **Tablo 19.1**'de gösterilen genel virüs sınıflandırmasının temelini oluşturmaktadır. Tek zincirli RNA virüsleri, genomun konakçı içindeki işlevine göre üç ayrı sınıfa daha (IV-VI) ayrılmaktadır.

Az sayıda bakteriyofajın zarf veya RNA genomu içermesine karşın, çok sayıda hayvan virüsü her ikisine de sahiptir. Aslında, RNA içeren hayvan virüslerinin hemen hepsi ve DNA içerenlerin bazıları, zarfa sahiptir (Bkz. Tablo 19.1). Viral enfeksiyon ve çoğalmanın tüm mekanizmalarını incelemekten çok, viral zarfların rolleri ve hayvan virüslerinin RNAlarının işlevleri üzerinde duracağız.

Viral Zarflar

Zarflı bir hayvan virüsü-yani, dış kılıflı- bunu konakçı hücreye girmek için kullanır. Bu zarfın dışından taşan viral glikoproteinler, konakçı hücrenin yüzeyindeki özgül algılayıcı moleküllere bağlanırlar. Diğer sayfadaki **Şekil 19.7**'de, RNA genomuna sahip zarflı bir virüsün çoğalma aşamaları özetlenmektedir.Konakçının endoplazmik retikulumuna (ER) bağlı ribozomlar, zarf glikoproteinlerinin protein kısımlarını yapmakta; daha sonra ER daki hücresel enzimler ve Golgi aygıtı da şekerleri eklemektedir. Konakçı hücreden köken alan zarda gömülü viral glikoproteinler, sonra hücre yüzeyine gönderilirler. Ekzositozise çok benzeyen bir süreçle, yeni viral kapsitler hücreden çıkarken zarla sarmalanırlar. Diğer bir deyişle, bu zarın bazı moleküllerinin virüs genlerince belirlenmiş olmasına karşın, virüs zarfı konakçı hücrenin zarından oluşmuştur. Zarflı virüsler artık yeni hücreleri enfekte etmede özgürdürler. Bu çoğalma döngüsünün, litik döngü gibi konakçıyı mutlaka öldürmesi söz konusu değildir.

Bazı virüslerin zarfları plazma zarından oluşmaz. Örneğin herpes (uçuk) virüsleri, konakçının çekirdek zarından oluşan bir zarfla geçici olarak sarmalanmışlardır; daha sonra sitoplazmada bu zarftan sıyrılarak, Golgi aygıtının zarından oluşan yeni bir zarfa bürünürler. Bu virüsler çift zincirli DNA genomuna sahiptirler ve çoğalmak için viral ve hücresel enzimleri beraber kullanırlar. Herpes virüsleri söz konusu oldu-



▲ **Şekil 19.7 Zarflı bir RNA Virüsünün Çoğalma Döngüsü.** Burada gösterilen, tek zincirli RNA genomu mRNA sentezi için kalıp işlevi gören bir virüstür. Bazı zarflı virüsler, konakçılarına zarfın hücre zarıyla kaynaşması sonucu girerler; diğerleri de endositozu kullanırlar. Tüm zarflı RNA virüsleri için, yeni nesil virüslerin zarflarının oluşumu bu şekilde gösterilen yolla olur.

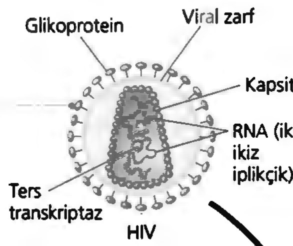
? *Size bulaşan ve buradaki çoğalma döngüsüyle çoğalan bir virüs adı veriniz. (İpucu: Bkz. Tablo 19.1)*

ğunda, bazı sinir hücrelerinin çekirdeklerinde virüs DNAsı, mini-kromozomlar halinde kopyalar bırakır. Bunlar, fiziksel veya ruhsal bir stresin etkin bir çoğalma döngüsünü tetiklemesine değin, burada beklerler. Bu yeni virüslerin diğer hücreleri enfekte etmesiyle, dudaklar veya genital bölgede tipik uçuk yaraları oluşur. Uçuk virüsü ile enfekte olmuş bir kişide, yaşamı boyunca zaman zaman alevlenme dönemleri gözlenebilir.

Viral Genetik Madde Olarak RNA

Bazı fajların ve çoğu bitki virüsünün RNA virüsü olmalarına karşın, RNA genomunun en fazla bulunduğu grup hayvanları enfekte edenlerdir. Hayvan virüslerinden tek zincirli RNA genomuna sahip üç tipten IV. sınıfa ait virüslerin genomları doğrudan mRNA gibi davranarak, enfeksiyondan hemen sonra viral proteinlere tercüme edilebilmektedir. Şekil 19.7 de RNA genomu, mRNA sentezi için *kalıp* görevi gören sınıf V bir virüs görülmektedir. RNA genomu, birbirini tamamlayan RNA zincirlerine, onlar da hem mRNA olarak görev yapmakta hem de genomun ek kopyalarını oluşturan kalıplara dönüşmektedirler. mRNA oluşturmak için RNA→RNA sentezine gereksinim duyan tüm virüsler, bu işlemi yapabilecek viral bir enzimi kullanırlar; hücrelerin çoğunda bu tip bir enzim bulunmaz. Bu viral enzim, kapsidin içinde genomla birlikte paketlenmiştir.

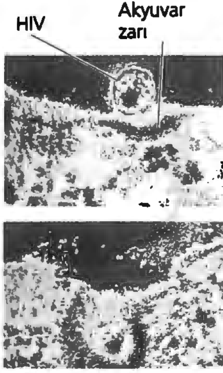
Hayvan RNA virüsleri içinde en karmaşık çoğalma döngüsüne sahip olanlar **retrovirüsler**dir (sınıf VI). Bu virüsler, RNA kalıbı üzerinden DNA sentezleyerek(RNA→DNA), yani bir anlamda ters yönde bilgi akışını sağlayan **ters transkriptaz** (reverse transcriptase) adı verilen bir enzim içerirler. Bu alışılmadık olgu, retrovirüs (*retro* "geri" anlamındadır) adının kaynağını oluşturmaktadır. Retrovirüslerden tıbbi önemi olan bir diğeri de, **AIDS** (acquired immunodeficiency syndrome) hastalığını oluşturan **HIV** (human immunodeficiency virus) virüsüdür. HIV ve diğer retrovirüsler, birbirinin kopyası çift zincirli RNA ve iki molekül ters transkriptaz içeren zarflı virüslerdir.



❶ Zarf glikoproteinleri virüsün belirli akyuvarlardaki özgül algılayıcılara bağlanmasını sağlar.

▼ Şekil 19.8 AIDS oluşturan HIV retrovirüsünün çoğalma döngüsü. Aşama 5 de dikkat edileceği gibi, sadece retrovirüslere özgü olarak, viral RNA genomundan sentezlenen DNA, bir provirüs olarak konakçı hücre kromozomunun DNAsına bağlanmıştır. Basitçe anlatabilmek amacıyla, HIV için algılayıcı görevi yapan hücre yüzey proteinleri gösterilmemiştir. Sol taraftaki fotoğraflar(yapay olarak renklendirilmiş TEM) insan akyuvarına giren ve çıkan HIV yi göstermektedir.

BAĞLANTI KUR *Şekil 7.11de (s. 130) HIVnin hücrelere nasıl bağlandığını öğrendiniz. Bu bağlanma ile ilgili neler bilindiğini ve nasıl keşfedildiğini açıklayınız.*



HIV nin hücreye girişi

❷ Virüs, hücre zarıyla kaynaşır. Kapsit proteinleri parçalanarak viral proteinler ve RNA serbest kalır.

❸ Ters transkriptaz, viral RNA yı tamamlayan bir DNA iplikçiğinin sentezini katalizler.

❹ Ters transkriptaz, birinciyi tamamlayan ikinci bir DNA iplikçiğinin sentezini katalizler

❺ Çift zincirli DNA, hücre DNAsına bir provirüs olarak bağlanır.

❻ Proviral genler okunarak, yeni nesil virüsler için genom görevi yapacak RNA moleküllerini, mRNA lar olarak da tercüme edilerek viral proteinleri oluştururlar.

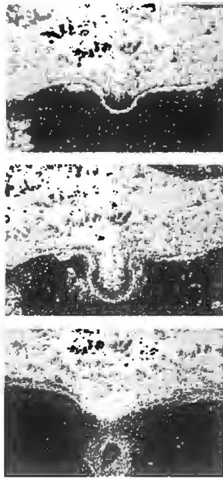
❼ Viral proteinlerin içinde kapsit proteinleri, ters transkriptaz (sitosolde yapılmış) ve zarf glikoproteinleri (ER da yapılmış) bulunur.

❽ Kesecikler, glikoproteinleri hücre zarına taşırlar.

❾ Viral genomlar ve ters transkriptazlar kapsitle çevrelenir.

❿ Yeni virüsler konak hücreden çıkarlar.

KONAK HÜCRE
Ters transkriptaz
Viral RNA
RNA-DNA hibriti
DNA
ÇEKİRDEK
Krozomal DNA
Provirüs
Sonraki nesil için RNA genomu
mRNA



Yeni HIV nin hücreyi terkedişi

Şekil 19.8 de, bir retrovirüs için tipik olan HIV çoğalma döngüsü görülmektedir. HIV konakçı hücreye girdikten sonra, ters transkriptaz molekülleri sitoplazmaya salınarak viral DNA nın sentezini katalizlerler. Yeni yapılan viral DNA, daha sonra hücrenin çekirdeğine girerek kromozom DNA sına bağlanır. **Provirüs** olarak adlandırılan bu bağlanmış DNA, konakçı DNA sından hiçbir zaman ayrılmaz ve hücrede sürekli olarak kalır. (Anımsayacağınız gibi, bunun

aksi olarak bir profaj, litik döngünün başlangıcında konakçı genomunu terk eder.) Konakçının RNA polimerazı, proviral DNA yı RNA moleküllerine çevirerek, bunların hücreyi terk edecek yeni virüs proteinlerinin sentezinde mRNA olarak ve yeni virüslerin genomları olarak işlev görmelerini sağlar. Bölüm 43 de, AIDS hastalığında bağışıklık sisteminin HIV tarafından nasıl çökertildiğini açıklayacağız.

Virüslerin Evrimi

EVRİM Bu bölüme virüslerin canlı olup olmadıklarını sorarak başladık. Virüsler, canlı organizmaların tanımına pek uymamaktadırlar. Yalnız bir virüs, biyolojik olarak hareketsiz, genlerini eşleyemeyen veya kendi ATP birikimini sağlayamayan durumdadır. Ama, yaşamın evrensel dilinde yazılmış olan bir genetik programa sahiptir. Virüsleri doğanın en karmaşık molekül birlikteliği olarak mı, yoksa en basit yaşam şekli olarak mı düşünmeliyiz? Her iki durumda da, alışagelinen tanımlarımızı değiştirmeliyiz. Virüslerin bağımsız olarak çoğalamamalarına ve metabolik işlevlere sahip olmamalarına karşın, canlı dünya ile evrimsel bağlarını korumak için genetik şifrelerini kullanmaları da yadsınamaz.

Virüsler nereden köken almaktadır? Virüslerin sadece bakteri, hayvan ve bitkilere değil, Archaea, fungus, alg ve diğer protistler gibi her yaşam formunu enfekte edebildikleri görülmüştür. Gelişebilmek için başka hücrelere gereksinim duymaları, onların hücre öncesi yaşamdan gelmediklerini fakat muhtemelen ilk hücrelerin oluşumundan *sonra* evrimleştiklerini düşündürmektedir. Çoğu moleküler biyolog, virüslerin bir hücreden diğerine, onların berelenmiş yüzeylerinden yararlanarak geçen çıplak hücresel nükleik asitlerden köken aldıkları hipotezine inanmaktadır. Kapsit proteinlerini şifreleyen genlerin evrimi, berelenmemiş hücrelere de enfeksiyonu kolaylaştırmış olabilir. Viral genomların kökeni için adaylar arasında plazmidler ve transpozonlar bulunmaktadır. *Plazmidler*, küçük, halkasal DNA molekülleri olup, bakterilerde ve maya olarak adlandırılan tek hücreli ökaryotlarda bulunmaktadır. Plazmidler hücre genomundan ayrı olup, ondan bağımsız olarak çoğalabilmekte ve sıklıkla hücreler arasında geçiş yapabilmektedir. *Transpozonlar*, bir hücre genomunda bir bölgeden diğerine hareket edebilen DNA parçacıklarıdır. Böylelikle, plazmidler, transpozonlar ve virüsler aynı önemli özelliği paylaşmaktadırlar: Hareketli genetik elemanlardır. Plazmidleri 20 ve 27. Bölümlerde, transpozonları ise Bölüm 21 de daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Bu DNA parçacıklarının hücreden hücreye geçişi olgusu, viral genomun, konakçısının genomu ile, diğer virüs genomlarıyla olan ortak noktalarına oranla daha fazla benzerlikler içerdiği görüşünü desteklemektedir. Nitekim, bazı viral genler, konakçı genleriyle aynıdır. Diğer yandan, viral genom sıralanışları üzerinde yakın zamanda yapılan çalışmalar, bazı virüslerin kendilerine uzak akraba olanlarla çok benzer genetik yapıya sahip olduklarını göstermiştir; örneğin, bazı hayvan virüsleri bitki virüsleriyle aynı sıralanmaya sahiptir. Bu genetik benzerlik, bazı özel viral gen gruplarının ve onların konakçıları olan ökaryotik hücrelerin ilk evrimsel süreç sırasında, doğal seçilim tarafından desteklendiğini yansıtıyor olarak düşünülebilir.

Virüslerin kökeni ile ilgili tartışma, bilinen en büyük virüs olan mimivirüs hakkındaki raporlarla daha da alevlenmiştir. Mimivirüs, çift zincirli Bir DNA virüsü olup, 400 nm çapında ikozahedral bir kapsite sahiptir. (Adının başındaki mi, mikrobu taklit eden anlamındaki "*mi*micking microbe" kelimesinden gelmektedir, zira virüs küçük bir bakteri boyutlarındadır.) Genomu, 1.2 milyon baz (grip virüs genomunun 100 katı) ve tahmini 1000 gen içermektedir. Mimivirüsün belki de en ilginç özelliği, bazı genlerinin, sadece hücresel genomlarca kodlandığı düşünülen ürünleri şifrelemesidir. Bu ürünler içinde, translasyonda rol oynayan proteinler, DNA tamiri, protein katlanması ve polisakkarit sentezinde görevli proteinler yer almaktadır. Mimivirüsü tanımlayan araştırıcılar, onun muhtemelen ilk hücrelerden *önce* evrimleşmiş olması gerektiğini, daha sonra da hücrelerden yaralanacağı bir ilişkiyi geliştirdiğini önermektedirler. Diğer bazı bilim insanları buna katılmamakta, virüsün hücrelerden daha sonra evrimleştiğini ve konakçılarının genlerinden beslenmede başarılı olduğunu ileri sürmektedirler. Virüslerin yaşam ağacında erken oluşmuş dallarda yer almayı hak edip etmedikleri sorusu bir süre daha yanıtsız kalacak gibidir.

Virüslerle konakçılarının genomları arasındaki süregelen evrimsel ilişki, virüsleri moleküler biyoloji açısından çok yararlı deneysel sistemler haline getirmektedir. Virüsler hakkındaki bilgiler, tüm organizmalarda hastalık oluşturabilmeleri nedeniyle, pratik uygulamalarda da kullanılmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 19.2

1. Litik (virulan) ve lizogenik (ılımlı) bir fajın konakçı hücre üzerindeki etkilerini karşılaştırınız.
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 19.7 deki RNA virüsünün RNA polimerazı, virüsün çoğalma döngüsünün üçüncü basamağında işlev görmektedir. Bu DNA polimerazı, Şekil 17.9 (s. 333) dakiyle kalıp ve genel işlev açılarından karşılaştırınız.
3. HIV neden retrovirüs olarak tanımlanır?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** HIV enfeksiyonu ile savaşan bir bilim insanı olsanız, hangi moleküler süreçleri durdurmaya çalışırdınız? (Bkz. Şekil 19.8)

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız

KAVRAM 19.3

Virüsler, viroidler ve prionlar hayvan ve insanlar için başa çıkılması zor patojenlerdir

Virüslerin oluşturduğu hastalıklar tüm dünyada insanlar, zirai ürünler ve çiftlik hayvanları için sorun yaratmaktadır. Viroidler ve prionlar olarak bilinen daha az karmaşık ve daha küçük oluşumlar da aynı sırayla bitkiler ve hayvanlarda hastalık oluşturmaktadırlar.

Hayvanlardaki Virüs Hastalıkları

Bir virüs hastalığı, belirtilerini farklı yollardan oluşturabilir. Virüsler hücrelere, lizozomlarından hidrolitik enzimlerin açığa çıkmasını sağlayarak zarar verebilir veya onları öldürebilir. Bazı virüsler, enfekte ettikleri hücrelerin hastalık belirtilerini oluşturan toksinler salgılamalarına yol açabilir, bazıları ise, zarf proteinleri gibi toksik özellikte moleküler yapılar taşıyabilir. Bir virüsün ne kadar zarar vereceği kısmen, enfekte ettiği dokunun hücre çoğalmasıyla kendini yenileme yeteneğine bağlıdır. İnsanlar genelde soğuk algınlığından, virüslerin etkilediği solunum yolu epitelinin kendini etkin bir şekilde yenilemesi sonucu tamamen kurtulurlar. Bunun aksine, olgun sinir hücrelerine yerleşen polio (çocuk felci) virüsünün verdiği zarar kalıcıdır zira, bu hücreler bölünmez ve kendilerini yenilemezler. Virüs hastalıklarında görülen ateş ve ağrılar gibi geçici belirtiler, virüsün neden olduğu hücre ölümünden olmayıp, vücudun hastalığa karşı korunma çabaları tarafından oluşturulur.

Bağışıklık sistemi, vücudun doğal savunmasının karmaşık ve önemli bir bölümünü oluşturur (Bkz. Bölüm 43). Aynı zamanda, virüs hastalıklarının önlenmesinde de ana tıbbi araç olan aşıların da etkinliğini belirler. **Aşı**, vücudun bağışıklık sistemini hastalık yapıcılara karşı koyabilmek için uyaran, patojenin zararsız bir türevi veya değişkenidir. Bir zamanlar dünyanın birçok yerinde büyük felaketlere neden olmuş olan çiçek, bir virüs hastalığıydı ve Dünya Sağlık Örgütü (WHO) tarafından yürütülen bir aşılama programı sonucu, kökü kazındı. Çiçek virüsünün çok dar olan konakçı sınırı-sadece insanlarda hastalık yapmaktadır- bu programın başarılı olmasında çok önemli rol oynamıştır. Çocuk felci (polio) ve kızamık hastalıklarını da yok etmek için benzer kampanyalar dünya çapında halen sürdürülmektedir. Kızamıkçık, kabakulak, hepatit B ve diğer bazı viral hastalıklara karşı etkili aşılar da bulunmaktadır.

Aşılar bazı viral hastalıkları önlese de, günümüzde tıbbi teknoloji, çoğu viral hastalığa karşı bir kere başladıktan sonra pek bir şey yapamamaktadır. Bakteriyel hastalıklardan kurtulmamıza yardımcı olan antibiyotikler, virüslere karşı etkisizdirler. Antibiyotikler bakterileri, onlar için özgül olan enzimlerin çalışmalarını engelleyerek öldürürlerken, ökaryotik veya virüslerce kodlanmış enzimlere etki yapamamaktadırlar. Ancak, virüslerce kodlanmış az sayıda enzime karşı diğer bazı ilaçlar bulunmaktadır. Çoğu antiviral ilaç, nükleositlere benzemekte ve bu nedenle viral nükleik asit sentezini bozabilmektedir. Bu tip bir ilaç acylovir olup, viral DNA sentezi yapan polimerazı engelleyerek herpes virüsünün çoğalmasını durdurur. Benzer şekilde, azidothymidine (AZT), ters transkriptaz tarafından DNA sentezini engelleyerek HIV çoğalmasını durdurur. Geçen yirmi yılda, HIV ye karşı ilaç geliştirmek amacıyla çok çaba harcanmıştır. Halen, bazen "kokteyl" olarak adlandırılan çoklu ilaç karışımlarının çok etkili olduğu bilinmektedir. Bu tip tedaviler, genelde iki nukleosit taklidi ve bir proteaz engelleyiciden oluşmakta ve virüslerin paketlenmesinde görevli bir enzimin işlevini bozmaktadır.

Beliren Virüsler

Aniden beliren virüsler için *beliren* (emerging) *virüsler* terimi kullanılmaktadır. AIDS virüsü olan HIV tipik bir örnektir: Bu virüs, 1980 lerin başlarında San Francisco' da aniden ortaya çıkmıştır. Ancak, sonraki çalışmalar 1959 da Belçika Kongo'sunda bir vakaya rastlanmış olduğunu ortaya koymuştur. 1976 da orta Afrika'da, ateş, kusma, yoğun kanama ve dolaşım sistemi iflası çoklu belirtileriyle, ölümcül *kanamalı ateş* etkeni Ebola virüsü tanımlanmıştır. Diğer bazı beliren ölümcül virüsler beyin iltihabı (ensefalit) yapmaktadır. Bir diğer örnek, ilk kez 1999 da Kuzey Amerika'da ortaya çıkan Batı Nil virüsü olup, birbirine komşu 48 eyalete yayılmıştır.

2009 Nisan'ında grip benzeri bir salgın veya **epidemi**, Meksika ve Birleşik Devletler'de ortaya çıktı. Etken kısa sürede, mevsimsel grip oluşturanlarla akraba bir virüs olarak tanımlandı (**Şekil 19.9a**). Bu özel virüs, ilerde açıklanacak nedenle H1N1 olarak adlandırıldı. Haziran 2009 da, hastalık



(a) H1N1 grip A virüsünün 2009 pandemisi. Bu renklendirilmiş SEM de virüslerin (mavi) enfekte ettiği bir hücre (yeşil) görülmektedir.



(b) 2009 pandemisinde tarama. Bir Güney Kore havalimanında, H1N1 gribi nedeniyle ateşi olabilen yolcular, ısıya duyarlı kameralarla taranmaktalar.



(c) 1918 grip pandemisi. Son 100 yılın en kötü grip salgınındaki hastalar, buradaki gibi derme çatma hastanelerde tedavi görmüşlerdi.

▲ Şekil 19.9 **İnsanlarda grip.**

hızla yayıldı ve WHO bunun dünya çapında bir salgın (**pandemi**) olduğunu duyurmak durumunda kaldı. Kasım ayında salgın, 207 ülkeye sıçramış, 600,000 kişiyi enfekte etmiş ve yaklaşık 8000 kişiyi öldürmüştü. Genel sağlık kurumları, okulları ve halka açık yerleri kapatarak ve aşı üretme ve tarama çalışmalarına hız vererek önlemler aldılar (**Şekil 19.9b**).

Bu tip virüsler insanlarda daha önce çok seyrek görülen veya hiç olmayan bu tehlikeli hastalıkları nasıl aniden oluşturmaktaydılar? Viral hastalıkların ortaya çıkmasında üç süreç söz konusudur. Birincisi, ve belki de en önemlisi var olan virüslerin mutasyona uğramasıdır. RNA virüslerindeki mutasyon sıklığı, genomlarının çoğalmasında oluşacak hataların ikinci bir kontrol aşamasından geçmemesi nedeniyle olağanüstü düzeydedir. Bazı mutasyonlar, varolan virüsleri yeni bir genetik yapıya sahip (suş) hale getirerek, eski haline bağışık insanlarda bile hastalık yapmalarına yol açmaktadırlar. Örneğin, mevsimsel grip salgınları, insanların zaten zayıf bir bağışıklığa sahip oldukları suşların genetik olarak değişim geçirmesiyle yeniden ortaya çıkmaktadır.

Viral hastalıkların ortaya çıkmasında ikinci bir süreç, hastalığın küçük ve izole bir insan topluluğundan çıkarak yayılmasıdır. Örneğin, AIDS dünyaya yayılmadan önce, on yıllarca isimsiz ve farkına varılmayan bir hastalık olarak varolmuştu. Ancak, uluslar arası seyahatin kolaylaşması, kan nakilleri, çok eşli cinsellik ve damar içi ilaç kullanımın yaygınlaşması gibi teknolojik ve sosyal etkenler, seyrek görülen bir insan hastalığını dünya çapında bir bela haline getirmiştir.

İnsanlardaki viral hastalıkların üçüncü kaynağı, varolan virüslerin hayvanlardan insanlara bulaşmasıdır. Bilim insanlarının tahminlerine göre, yeni insan hastalıklarının yaklaşık dörtte üçü bu şekilde ortaya çıkmaktadır. Belli bir virüsü taşıyıp bulaştıran, ancak kendisi etkilenmeyen hayvanlar, bu virüsler için doğal kaynaklardır. Örneğin, daha önce sözü edilen 2009 grip salgını, insanlara büyük olasılıkla domuzlardan geçmişti; bu nedenle de adına "domuz gribi" denmiştir.

Genelde, grip salgınları, türler arasında hareket eden virüslerin etkileri hakkında öğretici örnekler oluşturmaktadırlar. Üç tip grip virüsü vardır: sadece insanları enfekte eden tip B ve tip C, ki hiç salgın oluşturmamıştır, tip A ise kuşlar, domuzlar, atlar ve insanların da içinde olduğu geniş bir hayvan topluluğunu enfekte edebilmektedir. A tipi, son 100 yılda insanlar arasında dört önemli grip salgınına neden olmuştur. Bunlardan en kötüsü ilki olup, 1918-1919 yıllarında "İspanyol gribi" adıyla pandemi oluşturarak, içinde çok sayıda 1. Dünya Savaşı askerleri de olmak üzere yaklaşık 40 milyon insanın ölümüne neden olmuştur (**Şekil 19.9c**).

A tipi gribin farklı suşlarına standart isimler verilmiştir; örneğin, 1918 ve 2009 salgınlarını oluşturan, H1N1 olarak adlandırılmıştır. Bu isim, hangi virüs yüzey proteinlerinin bulunduğunu belirler: hemaglutinin (H) ve nörominidaz (N). Grip virüsünün konakçı hücreye tutunmasını sağlayan hemaglutinin proteinlerinin 16 farklı tipi ve yeni virüs parçacıklarının konakçıdan dışarı çıkmalarını sağlayan nörominidaz enziminin 9 tipi vardır. Su kuşlarının H ve N nin her tür karışımını içerdiği bulunmuştur.

1918 pandemisi ve diğerleri için en yakın olasılık, virüsün bir konakçı türden diğerine geçerken mutasyona uğramış olduğuydu. Domuz veya kuş gibi bir hayvanı, grip virüsünün birden fazla suşu enfekte ettiğinde, virüslerin paketlendiği sırada genomlarını oluşturan RNA molekülleri karışıp, eşleşerek genetik bir rekombinasyona uğrayabilir. Kuş, domuz ve insan grip virüslerinden dizilimler içeren 2009 grip virüsünün üreme ortamının domuzlar olduğu düşünülmektedir. Mutasyonların da eklendiği bu tip karışımlar, insanları enfekte edebilen bir virüs suşunun ortaya çıkmasına yol açabilir. Daha önce bu suşla hiç karşılaşmamış olan insanlar bağışık olmayacağından, bu rekombinant virüs yüksek derecede hastalık yapıcı olacaktır. Bu tip bir grip virüsü insanlar arasında geniş yayılımı olan virüslerle rekombinasyona girerse, insandan insana yayılma yeteneğini kazanarak önemli salgınlara yol açabilir.

2009 H1N1 gribi bir pandemi olarak nitelendirilmiş olsa da, neden olduğu ölümler 1918 dekinin çok altındadır. Ancak, 2009 daki kesinleşmiş H1N1 vakalarının % 79 u 30 yaş altındaki insanlarda, en yüksek ölüm oranı da 64 yaş altındakilerde görülerek, mevsimsel gripte görülen tabloya ters düşmekteydi. Bazı bilim insanları, 1918 grip virüsünün, 2009 da dahil olmak üzere birbirini izleyen H1N1 salgınlarını oluşturanların atası olduğu hipotezini ileri sürdüler. Yaşlı insanların, daha önceki H1N1 virüsleriyle karşılaşmış olma olasılıkları nedeniyle onlara bağışıklık kazanmış olmaları yakın olasılıktı. Bu da, 2009 H1N1 salgınının neden daha çok, henüz bu tipe bağışıklık kazanmamış olan gençlerde ölümlere yol açtığını açıklamaktadır.

Daha uzun süreli ve büyük bir tehdit de, yabani ve evcil kuşlarca taşınan H5N1 virüsünün oluşturduğu kuş gribidir. İlk kaydedilmiş insana bulaşma tarihi 1997 olup, Hong Kong'da 18 kişinin hastalanması ve altısının ölmesi olayıdır. 2009 H1N1 virüsü insandan insana kolayca bulaşırken, H5N1 kuş gribinin insanlar arasında yayıldığı pek gözlenmiyordu. Ancak, asıl tehlikeli olan, H5N1 virüsünün % 50 olan ölüm oranıdır. Buna ek olarak, H5N1 in konakçı sınırları genişlemekte olup, bunun virüsün genetik yapısını değiştirerek farklı suşlar oluşturmasına olanak sağlayacak fırsatlar yaratması tehlikesi de vardır. Eğer H5N1 kuş virüsü insandan insana bulaşacak şekilde evrimleşirse, 1918 pandemisine eşdeğer ölçüde bir sağlık tehdidi oluşturabilir.

Görüldüğü gibi, beliren virüsler genelde yeni olmayan, daha çok varolan virüslerin mutasyona uğrayarak mevcut konakçılarda yayılması veya yeni konakçılara geçmesi ile oluşanlardır. Konakçı davranışlarındaki veya çevresel değişimler, yeni hastalıkların çıkmasından sorumlu virüs trafiğini artırabilir. Örneğin, ıssız bölgelerden geçen yeni yolların yapımı, daha önce saklı kalmış insan topluluklarına virüsle-

rın yayılmasına yol açabilir. Ayrıca, tarla açmak için ormanların yok edilmesi, insanlarla, insanları enfekte etme yeteneği olan virüsleri taşıyan hayvanları bir araya getirebilir.

Bitkilerdeki Virüs Hastalıkları

Bitkilerin bilinen 2000 den fazla viral hastalığı bulunmaktadır ve dünya çapında gerek tarımsal gerekse bahçecilik açılarından oluşturdukları yıllık zarar 15 milyar dolar olarak tahmin edilmektedir. Viral hastalığın en çok görülen belirtileri, yaprak ve meyvelerde beyaz veya kahverengi noktalar, kısıtlanmış büyüme, hasar görmüş kök ve yapraklar olup, bunların hepsi verim ve kaliteyi olumsuz etkilemektedir (Şekil 19.10).

Bitki virüslerinin de çoğalma şekli ve temel yapıları hayvan virüslerindeki gibidir. Tütün mozaik virüsünün de (TMV) içinde olduğu şimdiye değin keşfedilmiş çoğu bitki virüsü, RNA genomu içerir. Çoğu TMV gibi helikal bir kapsit içerirken, diğerlerinin ikozahedral kapsidi vardır (Bkz. Şekil 19.3).

Viral bitki hastalıkları iki ana yolla yayılırlar. *Yatay yayılım* adı verilen ilk yolda, bir bitkiye dış kaynaklı bir virüsün bulaşması söz konusudur. İstilacı virüsün, bitkinin dışındaki koruyucu tabakayı (epidermis) oluşturan hücreleri aşması gerektiğinden, rüzgar, berelenme ve otoburlarca oluşan hasarlar, virüs enfeksiyonunu kolaylaştırır. Otoburlar ve özellikle de böcekler, aynı zamanda virüs de taşıyabildiklerinden, bitkiden bitkiye hastalık yayarak iki misli tehdit oluştururlar. Buna ek olarak, çiftçiler ve bahçıvanlar budama makasları ve diğer aletleri ile istemeden de olsa bitki virüslerini yayabilirler. Viral enfeksiyonun diğer bir yolu da, *dikey yayılım* olup, virüs bitkiye, eşeysiz üreme (aşı kalemi) veya virüslü tohumlarla eşeyli olarak bulaşabilir.

Bitki hücresine girerek çoğalmaya başlayan virüs, genomlarını ve ilgili proteinleri birbirine komşu hücreler arasında sitoplazmik bağlantılar oluşturan plazmodesmatalar yoluyla tüm bitkiye yayar (Bkz. Şekil 36.20). Viral moleküllerin hücreden hücreye geçişi, plazmodesmataları genişleten viral proteinlerce kolaylaştırılır. Bilim insanları, çoğu bitki hastalığının tedavisini bulamamışlardır. Bu nedenle, araştırma çabaları ağırlıklı olarak bu tip hastalıkların yayılımını önlemek ve dirençli bireyler yaratmak üzerine yoğunlaştırılmaktadır.

Viroidler ve Prionlar: En Basit Enfeksiyon Etkenleri

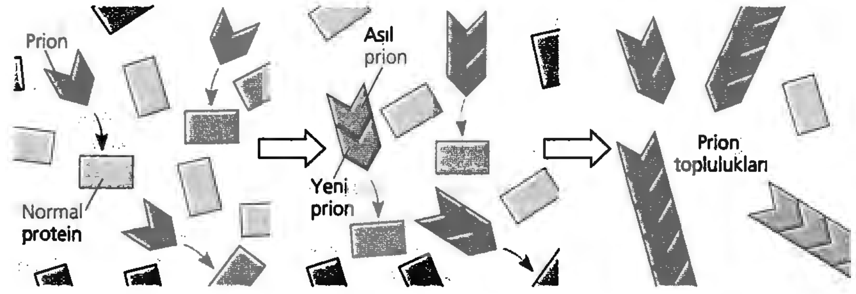
Virüslerler ne kadar küçük ve basitlerse, onlardan daha küçük başka bir grup patojen: **viroid**lerdir. Bunlar sadece birkaç yüz nükleotid uzunluğunda halkasal RNA molekülleri olup, bitkileri enfekte edebilirler. Viroidler protein şifrelemez ancak, konakçı hücre enzimlerini kullanarak hücre içinde çoğalırlar. Bu küçük RNA molekülleri, bitki büyümesini denetleyen sistemleri bozarak, viroid hastalıklarının tipik belirtileri olan anormal gelişmeler veya cücelikler oluştururlar. Cadang-cadang olarak adlandırılan bir viroid hastalık, Filipinlerde 10 milyondan fazla hindistan cevizi ağacının ölümüne neden olmuştur.

Viroidlerle ilgili önemli bir ders, tek bir molekülün hastalığı yayabileceğidir. Ancak, viroidler nükleik asitler olup, çoğalma yetileri iyi bilinmektedir. Daha da ilginç olan, hastalık oluşturan *proteinler*, yani **prion**lar olup, çeşitli hayvan türlerinde bazı beyin dejenerasyonlarına neden olmaktadırlar. Bu hastalıklar, koyunlarda scrapie; son yıllarda Avrupa et endüstrisine önemli zararlar veren deli dana; ve son on yılda Britanya'da 150 kadar insanın ölümüne yol açan Creutzfeldt-Jakob dur. Prionlar büyük olasılıkla, insanlar deli dana hastalığı olan prion yüklü dana etlerini yediklerinde besin yoluyla bulaşmaktadır. Prionlarca oluşturulan diğer bir hastalık olan kuru, 1900 lerin başında Yeni Gine Güney Fore yerlilerinde bulunmuştur. Aynı bölgede 1960 larda, zirveye ulaşan bir kuru salgını, başlarda hastalığın genetik kökenli olduğunu düşünen araştırıcıları şaşırtmıştır. Ancak zamanla, antropolojik araştırmalar hastalığın nasıl yayıldığını ortaya koymuştur: O tarihlerde Güney Fore yerlilerinde yaygın olarak uygulanan törensel yamyamlık.



► Şekil 19.10 **Bitkilerde viral enfeksiyon.** Belli virüslerin enfeksiyonu ile pigment moleküllerinin farklı dağılımı sonucu domateslerde şekilsiz kahverengi lekeler (solda), kabakta (ortada) siyah bölgeler, ve lalelerde çizgilenme gözlenir.

▶ **Şekil 19.11 Prionların çoğalma modeli.** Prionlar, normal beyin proteinlerinin yanlış katlanmış olanlarıdır. Bir prion, aynı gruptan normal katlanmış bir proteinle karşılaştığında, onun anormal yapı kazanmasına yol açabilir. Zincirleme sürecek tepkime, hücresel işlev bozukluklarına ve sonuçta beyin hasarına neden olabilecek düzeyde prion birikimine yol açabilir.



Prionların iki özelliği dikkat çekicidir. Birincisi, prionlar ilk belirtiler ortaya çıkıncaya kadar en az on yıl süren bir kuluçka dönemi geçirirler. Bu uzun kuluçka dönemi, başka enfeksiyonların da olmasına yol açarak, erken tanı olasılığını ortadan kaldırır. İkinci olarak, prionların yok edilmeleri hemen hemen olanaksızdır; normal pişirme sıcaklıklarıyla parçalanamaz veya etkisiz kılınamazlar. Halen, prion hastalıklarının tedavisi bulunamamıştır ve etkili tedavi yöntemlerinin bulunabilmesi ancak enfeksiyon sürecinin anlaşılmasıyla başarılabilecektir.

Kendisini çoğaltamayan bir protein nasıl bulaşıcı bir patojen olmaktadır? Halen kabul edilen modele göre, bir prion, normalde beyin hücrelerinde bulunan bir proteinin yanlış katlanmış şeklidir. Proteinin normal şeklini içeren bir hücreye prion girdiğinde, o normal proteinlerin de yapılarının bozulmasına neden olmaktadır. Daha sonra birkaç prion bir araya toplanarak, diğer normal proteinleri de bozmakta ve zincire eklemektedir (**Şekil 19.11**). Prionların bir araya toplanması, normal hücre etkinliklerini bozmakta ve hastalık belirtilerinin ortaya çıkmasına yol açmaktadır. Bu model, Stanley Prusiner tarafından 1980 lerin başlarında ortaya atıldığında şüpheyle karşılanmış fakat şimdilerde geniş çapta kabul görmüştür. Prusiner, prionlar üzerindeki çalışmalarıyla 1997 yılında Nobel ile ödüllendirilmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 19.3

1. Daha önce var olan bir virüsün beliren virüse dönüşmesi için iki yolu açıklayınız.
2. Virüslerin bitkilerdeki yatay ve dikey geçişlerini karşılaştırınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Ticari her tütün ürününden TMV ayrıştırılmıştır. O zaman neden sigara içinler için TMV ek bir tehlike oluşturmamaktadır?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

19 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 19.1

Bir virüs protein bir kılıfla sarılmış nükleik asitten oluşur (s. 381-384)

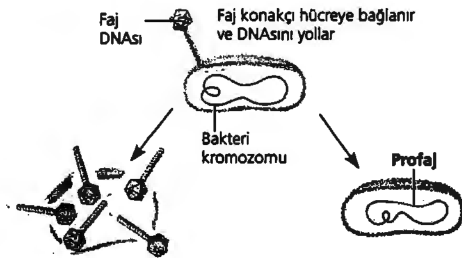
- Araştırıcılar virüsleri 1800 lerin sonlarında, bir bitki hastalığı olan tütün mozaik virüsü üzerinde çalışırken buldular.
- Bir **virüs**, protein **kapsit**, bazen de viral proteinler içeren ve hücrelere girmeye yardımcı zar yapısındaki **viral zarfla** sarmalanmış küçük bir nükleik asit genomudur. Genom, tek- veya çift-zincirli DNA veya RNAdır.

? *Virüsler canlı mı kabul edilir, cansız mı? Açıklayınız.*

KAVRAM 19.2

Virüsler sadece konakçı hücrelerin içinde çoğalırlar (s. 384-390)

- Virüsler çoğalmaları sırasında, yeni fertler oluşturmak amacıyla, konakçı hücrelerin enzimlerini, ribozomlarını ve küçük moleküllerini kullanırlar. Her virüs tipinin kendine özgü bir **konakçı sınırı** vardır.
- **Fajlar** (Bakterileri enfekte eden virüsler) iki değişik yolla çoğalırlar: **Litik döngü** ve **lizojenik döngü**.



- Çoğu hayvan virüsünün zarfı vardır. **Retrovirüsler** (**HIV** gibi), RNA larını DNAya dönüştüren **ters transkriptaz** enzimini kullanarak **provirüs** olarak konakçı genomuna bağlanırlar.

- Virüsler sadece hücre içinde çoğalabildiklerinden, ilk hücreler oluştuktan sonra evrimleşmiş, paketlenmiş haldeki hücresel nükleik asitler olmalıdırlar. Virüslerin kökeni konusu hala tartışmalıdır.

? *Çoğu hücrede bulunmayan ancak bazı tip virüslerin çoğalması için gerekli olan enzimleri tanımlayınız.*

KAVRAM 19.3

Virüsler, viroidler ve prionlar hayvan ve insanlar için başa çıkılması zor patojenlerdir (s. 390-394)

- Viral hastalıkların belirtileri, doğrudan hücrelere olan zararın veya bağışıklık sisteminin tepkisi sonucu oluşur. **Aşılar,** bağışıklık sistemini uyararak, konakçının özgül virüslerle savaşmasını sağlar.
- İnsanlardaki "yeni" viral hastalıkların salgın oluşturması, genellikle konakçı sınırlarını genişleten var olan virüslerce yapılır. 2009daki H1N1 virüsü, domuz, insan ve kuş viral genlerinin yeni bir bileşimi olarak salgın oluşturmuştu. H5N1 kuş virüs, çok sayıda ölüme neden olabilecek salgın yapma potansiyelindedir.
- **Viroidler,** Bitkilerde hastalık oluşturarak büyümelerini bozan çıplak RNA virüsleridir. **Prionlar,** yavaş etkileyen, çok zor parçalanan bulaşıcı proteinler olup, memelilerde beyin hastalıklarına yol açarlar.

? *Bir RNA virüsünün hangi özelliği onu bir DNA virüsüne oranla daha çok beliren virüs yapar?*

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAMA

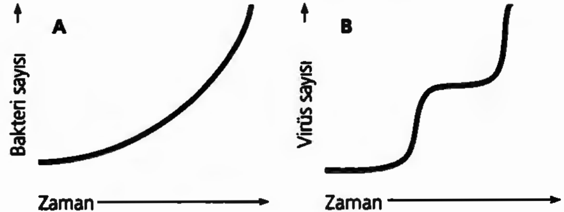
1. Aşağıdaki özellikler, yapılar veya süreçlerden hangisi hem bakteriler hem de virüsler için ortaktır?
   a. metabolizma
   b. ribozomlar
   c. nükleik asitten oluşan genetik madde
   d. hücre bölünmesi
   e. bağımsız var oluş
2. Beliren virüsler hangi yolla ortaya çıkarlar?
   a. var olan virüslerin mutasyonu sonucu
   b. var olan virüslerin yeni konakçı türlerine yayılmasıyla
   c. var olan virüslerin kendi konakçıları arasında daha geniş yayılımıyla
   d. yukarıdakilerin hepsi
   e. yukarıdakilerin hiçbiri
3. İnsan toplumunda bir pandemi oluşturmak için H5N1 kuş virüsünün hangisini yapması gerekir?
   a. şempanzeler gibi primatlara yayılması
   b. değişik konakçı sınırı olan bir virüse dönüşme
   c. insandan-insana bulaşma yeteneğine sahip olma
   d. Kuzey ve Güney Amerika'daki tavuklar arasında bağımsız yayılma
   e. daha çok patojenik olma

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

4. Bir bakteri, deneysel olarak T2 fajının protein kılıfı ve T4 fajının DNAsı ile donanmış bir fajla enfekte olmuştur. Yeni oluşacak fajlar hangisine sahip olur?
   a. T2 proteini ve T4 DNAsı
   b. T2 proteini ve T2 DNAsı
   c. Her iki fajın DNA ve proteinlerinin karışımı
   d. T4 proteini ve T4 DNAsı
   e. T4 proteini ve T2 DNAsı
5. RNA virüslerinin bazı enzimleri kendilerinin içermeleri gerekmesinin nedeni,
   a.konakçı hücreleri virüsleri hızla parçalarlar
   b. konakçı hücreleri viral genomu eşleyecek enzimleri içermez
   c.bu enzimler viral mRNAyı proteinlere tercüme ederler
   d. bu enzimler konakçı hücre zarını geçebilirler
   e.bu enzimler konakçı hücrelerde sentezlenemezler
6. **ÇİZİNİZ** Tek zincirli genomu mRNA olarak işlev görebilecek (tip IV virüs) bir virüsün çoğalma döngüsünü göstermek üzere Şekil 19.7yi yeniden çiziniz.

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Bazı virüslerin başarısı, onların konakçı içinde hızla evrimleşmelerine bağlıdır. Bu tip virüsler, vücudun karşı koymasına zaman vermeden, mutasyona uğrayıp çok sayıda farklı yeni bireyler oluşturarak savunmayı savuştururlar. Nitekim, enfeksiyonun sonlarındaki virüsler, başındakilere göre farklıdırlar. Bu durumu, mikrokozmos açısından tartışınız. Hangi virüs grupları daha baskındır?
8. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Bakteriler bir hayvanı enfekte ettiğinde , vücuttaki bakteri sayısı üstsel olarak artar (A eğrisi). Litik çoğalma döngüsüne sahip bir virulan hayvan virüsünün enfeksiyonundan sonra, bir süre her hangi bir belirti görülmez. Sonra, virüs sayısı hızla basamaklar halinde artar (B eğrisi). Eğriler arasındaki farkı açıklayınız.



9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Yapı ve İşlev Virüsler çoğu bilim insanı tarafından cansız olarak kabul edilirlerken, yapı ve işlev ilişkisi gibi yaşam özellikleri göstermektedirler. Kısa bir (100-150 kelime) kompozisyon yazarak, virüslerin yapıları ile işlevleri arasındaki ilişkiyi belirtiniz.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Virüs Çoğalması
Aktiviteler Basitleştirilmiş Viral Çoğalma Döngüsü • Faj Litik Döngüsü • Faj Lizogenik ve Litik Döngüleri • Retrovirüs (HIV) Çoğalma Döngüsü • Discovery Channel Video: Beliren Hastalıklar
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

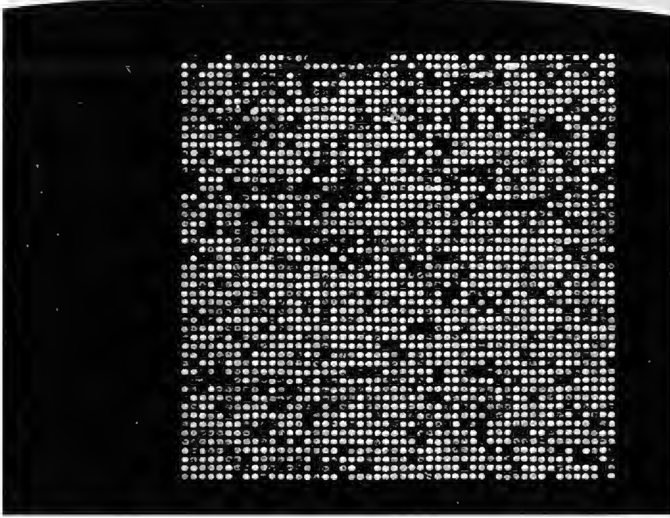
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik testler • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

20

Biyoteknoloji



▲ **Şekil 20.1 Bu noktalar normal ve kanserli dokuların ayırt edilmesinde nasıl kullanılabilir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

20.1 DNA'nın klonlanması bir genin ya da diğer DNA parçalarının çok sayıda kopyasının üretilmesini sağlar

20.2 DNA teknolojisi, bir genin sekansını, ifadesini ve işlevini çalışabilmemizi sağlar

20.3 Klonlanan organizmalar, araştırma ve diğer uygulamalar için kök hücrelerin üretilmesine yol açabilir

20.4 DNA teknolojisinin pratik uygulamaları çeşitli yönlerden hayatımızı etkilemektedir

GENEL BAKIŞ

DNA Araç kutusu

2001'de, çok önemli bir bilimsel olay duyurulmuştur: Araştırıcılar insan genomunun -sekanslanmış dördüncü ökaryotik genomu- 3 milyar baz çiftlik dizisinin tamamının "ilk taslağını" tamamlamışlardır. Bu haberler bilim camiasını elektriklendirmiştir. Bunlar arasından birkaçı, sadece dokuz yıl sonra, 7.000'den daha fazla türün genomunun sekanslanmakta olacağının hayalini kurma cesaretini göstermiştir. Araştırıcılar, 2010'a kadar, 1.000'den fazla bakteri, 80 arkae ve 100'den fazla ökaryotik genomun gen sekansını belirlemişlerdir. Diğer pek çoğu şu an devam etmektedir.

Sonuç olarak, bu başarılar, kökleri 1970'lere giden DNA teknolojisindeki -DNA ile çalışma ve değiştirme yöntemleri- gelişmelere bağlanmaktadır. **Rekombinant DNA**'nın yapımı ile ilgili tekniklerin keşfi, anahtar bir başarı olmuştur. Rekombinant DNA, iki farklı kaynaktan -çoğunlukla iki farklı türden- DNA parçalarının *in vitro* (bir deney tüpünde) olarak birleştirilmesiyle oluşan DNA molekülleridir. Bu gelişme, genler ve ifadelerinin analiz edilmesi için güçlü tekniklerin geliştirilmesini sağlamıştır. Bilim insanlarının temel biyoloji sorularını yanıtlamak için rekombinant DNA'yı nasıl hazırladıkları ve DNA teknolojisini nasıl kullandıkları, bu bölümün ağırlıklı konularından biridir. Bundan sonraki bölümde (Bölüm 21), bu tekniklerin bütün genomların seknaslanmasını nasıl sağladığını gördükten sonra türlerin ve genomun kendisinin evrimi hakkında bu dizilerden ne öğrendiğimizi düşüneceğiz.

Bu bölümde odaklanacağımız diğer bir konu, **biyoteknolojinin** yaşamımızı nasıl etkilediğidir. Yararlı ürünlerin yapımı için organizmaların ve bileşenlerinin değiştirilmesi anlamına gelen biyoteknoloji, çiftlik hayvanlarının seçimle ıslahı, şarap ve peynir üretimi için mikroorganizmaların kullanımı gibi ilk uygulamaları kapsar. Günümüzde, biyoteknoloji aynı zamanda **genetik mühendisliğini** de içermektedir. Bu yöntem, uygulama amaçlı olarak genlerin doğrudan değişime uğratılmasıdır. Gen mühendisliği biyoteknolojide bir devrim yaratmıştır. Biyoteknolojinin potansiyel uygulamalarını büyük ölçüde genişletmiştir. DNA araç kutusundaki araçlar şu an, çeşitli şekillerde uygulanmaktadır. Bunlar, tarımdan kriminal suç yasalarına ve tıp araştırmalarına kadar her şeyi etkilemektedir. Örneğin, **Şekil 20.1**'deki DNA mikroarray üzerindeki renkli noktalar normal ve kanserli dokuda 2.400 insan geninin ifade olma düzeyini göstermektedir. Araştırıcılar burada test edilenler gibi, mikrorray analizleri kullanarak, farklı örneklerde gen ifadelerini hızlı bir şekilde karşılaştırabilmektedir. Bu tür gen ifadesi çalışmalarından kazanılan bilgiler ise kanser ve diğer hastalıklarla ilgili çalışmalara önemli katkılar yapmaktadır.

Bu bölümde, ilk olarak DNA'yı değiştirme, gen ifadesi ve işlevini analiz etme tekniklerini tanımlayacağız. Daha sonra, organizmaların klonlanması ve kök hücrelerin üretilmesi ile ilgili gelişmeleri inceleyeceğiz. Bu her iki teknik, biyoloji ile ilgili temel bilgilerimizi ve bu bilgileri küresel sorunlara uygulama yeteneğimizi artırmıştır. Son olarak, biyoteknolojinin pratikteki uygulamalarında bir gezinti yapacak ve biyoteknoloji yaşantımıza daha fazla girdikçe ortaya çıkan, etikle ilgili konuları inceleyeceğiz.

KAVRAM **20.1**

DNA'nın klonlanması bir genin ya da diğer DNA parçalarının çok sayıda kopyasının üretilmesini sağlar

Belirli bir geni çalışan moleküler biyolog, bir zorlukla karşılaşır. Doğal olarak oluşan DNA molekülleri çok uzun olup, tek bir molekül genellikle çok sayıda gen taşır. Dahası, pek

çok ökaryotik genomda, genler kromozomlardaki DNA'nın küçük bir bölümünü işgal eder; geri kalanı, kodlama yapmayan nükleotid dizilerini içerir. Örneğin, bir insan geni, bir kromozomal DNA molekülünün sadece 1/100.000'ini oluşturabilir. Bir gen ve onu kuşatan DNA arasındaki farklılığın ayırt edilemeyecek kadar küçük olması işi daha da karmaşıklaştırır. Bu ayrım sadece nükleotid dizisindeki farklılıktan ibarettir. Bilim insanları, özgün genler üzerinde doğrudan çalışmalar yapabilmek için, yöntemler geliştirmişlerdir. Bu yöntemler iyi tanımlanmış gen boyutundaki DNA parçalarının çok sayıda benzer kopyasının hazırlanması için geliştirilmiştir. Bu süreç, DNA *klonlanması* olarak isimlendirilir.

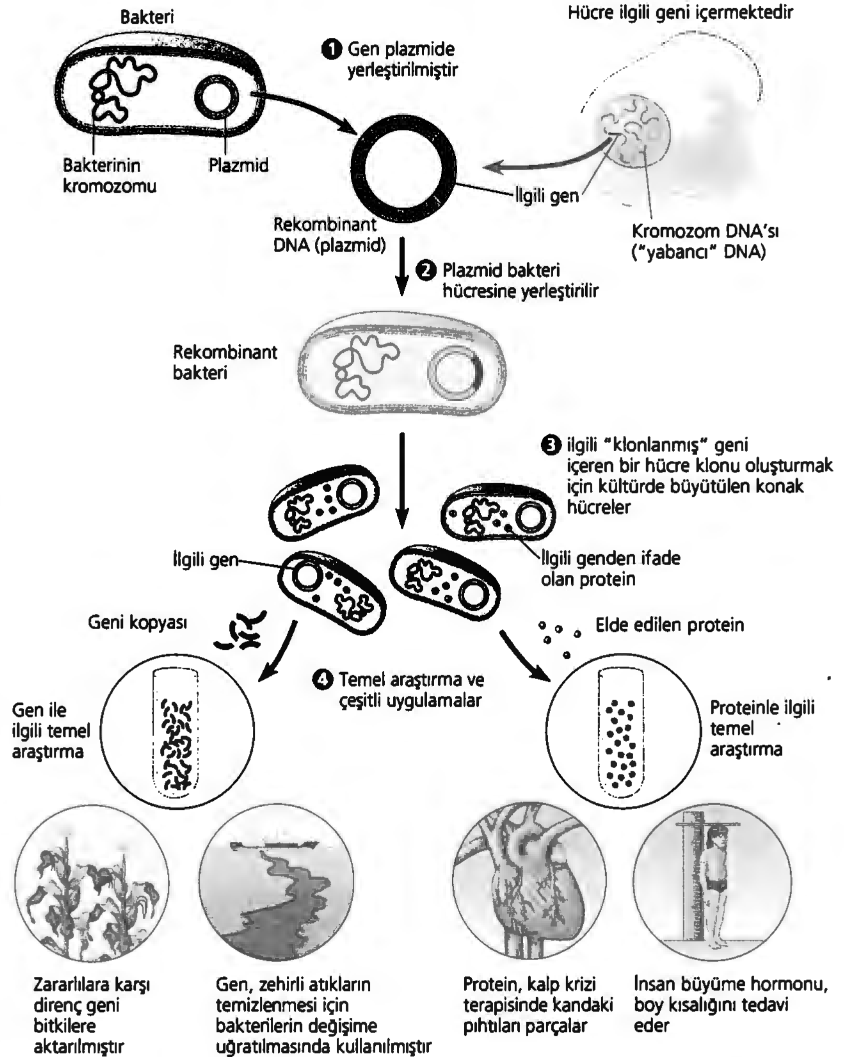
DNA'nın Klonlanması ve Uygulamaları: *Genel bir bakış*

Laboratuarda DNA parçalarının klonlanması ile ilgili yöntemlerin çoğunda bazı genel özellikler aynıdır. Çoğunlukla *Escherichia coli* olmak üzere, bakterilerin kullanılması yaygın kullanılan yaklaşımlardan biridir. Şekil 16.12'den, *E. coli*'nin kromozomunun halka şeklindeki büyük bir DNA molekülü olduğunu hatırlayınız. Ayrıca, *E. coli* ve diğer çok sayıda bakteri, plazmidlere sahiptir. Plazmidler, kendilerini bakteri kromozomundan ayrı eşleyen halka şeklindeki DNA molekülleridir. Bir plazmid, az sayıda gene sahiptir. Bu genler, bakteri belirli bir ortamdayken faydalı olabilir; fakat, çoğu koşullar altında yaşamın sürdürülmesi ve üremek için gerekli olmayabilir.

Araştırıcılar, laboratuvar ortamında DNA parçalarını klonlamak için ilk olarak bir plazmid (orijinal olarak bir bakteri hücresinden izole edilmiş ve verimli bir klonlama yapmak için genetik mühendisliği uygulanmış) elde ederler ve ona diğer bir kaynaktan DNA'yı ("yabancı" DNA) eklerler (**Şekil 20.2**). Oluşan plazmid, artık bir rekombinant DNA molekülüdür. Ondan sonra plazmid, bir bakteri hücresine geri verilir. Böylece *rekombinant bir bakteri* oluşur. Bu tek hücre, bir hücre klonu oluşturmak için, tekrarlanan hücre bölünmeleriyle kendini çoğaltır. Bu hücre klonu, kalıtsal olarak birbirinin aynı olan hücrelerden oluşmuş bir populasyondur. Bölünen bakteri, rekombinant plazmidini eşlemiş ve kendinden sonraki nesillere aktarmış olduğundan, yabancı DNA ve taşıdığı herhangi bir gen aynı anda klonlanır. Tek bir genin çok sayıda kopyasının üretilmesi **gen klonlanması** olarak isimlendirilir.

Gen klonlanması iki temel amaç nedeniyle kullanışlıdır: belirli bir genin çok sayıda kopyasını yapmak ya da *çoğaltmak* ve biri protein üretmek. Araştırıcılar, temel araştırmada kullanmak ya da zararlılara dirençlilik gibi bir organizmaya yeni bir metabolik kapasite kazandırmak için bakterilerden klonlanmış bir genin kopyalarını izole edebilirler. Örneğin, bir kültür bitkisindeki mevcut bir direnç geni klonlanabilir ve diğer bir bitki türüne aktarılabilir. Ya da, insan büyüme hormonu gibi tıpta kullanılan bir protein, bu proteini kodlayan klonlanmış geni taşıyan bakteri kültürlerinden büyük miktarlarda elde edilebilir.

Genellikle tek bir gen, bir hücredeki toplam DNA'nın çok küçük bir kısmını oluşturur. Örneğin, tipik bir gen, bir insan hücresindeki DNA'nın yaklaşık sadece milyonda birini oluş-



▲ **Şekil 20.2 Gen klonlanması ve klonlanmış genlerin bazı kullanımlarına genel bakış.** Gen klonlanması ile ilgili basitleştirilmiş bu şekilde, bir plazmid (orijinal olarak bir bakteri hücresinden klonlanmıştır) ve diğer organizmadan ilgili bir gen ile başlarız. Sadece bir plazmid ve ilgili genin bir kopyası şeklin üst tarafında gösterilmektedir. Fakat başlama materyalleri her birinden çok miktarda içerebilir.

turur. Bu nedenle, bu denli nadir, küçük DNA parçalarının çoğaltılması tek bir geni içeren herhangi bir uygulama için yaşamsal önem taşır.

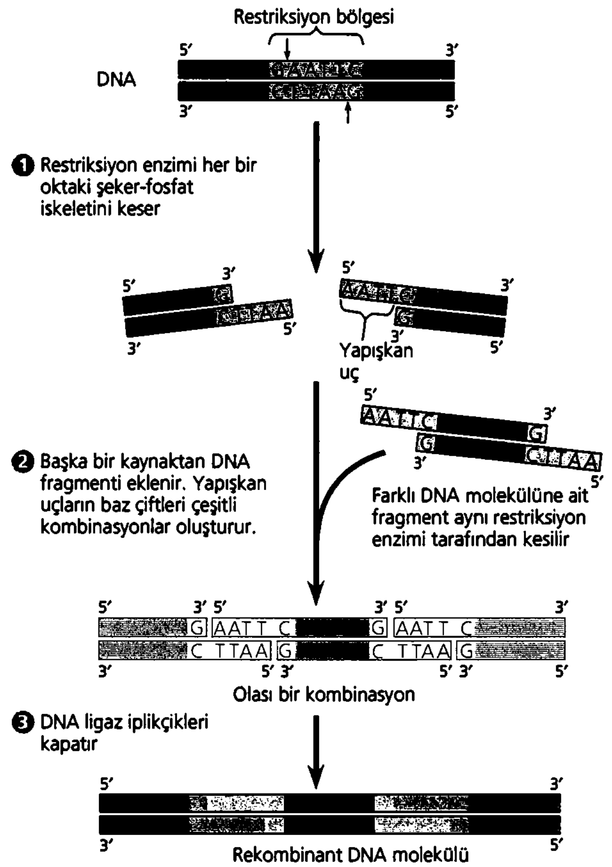
Rekombinant DNA Yapımında Restriksiyon Enzimlerinin Kullanılması

Gen klonlanması ve genetik mühendisliği, DNA molekülleri özel bölgelerde, sınırlı sayıda kesen enzimlerin kullanımına dayanır. Restriksiyon endonükleazları ya da **restriksiyon enzimleri** olarak isimlendirilen bu enzimler, bakteriler üzerinde temel araştırmalar yapan biyologlar tarafından 1960'lı yılların sonlarında bulunmuştur. Restriksiyon enzimleri bakteri hücrelerini korur. Bunu, diğer organizmalar ya da fajların yabancı DNA'sını keserek yapar (bakınız Bölüm 19).

Yüzlerce farklı restriksiyon enzimi tanımlanmış ve izole edilmiştir. Her bir restriksiyon enzimi özgün olup, belirli bir kısa DNA dizisi ya da **restriksiyonu bölgesini** tanır ve bu restriksiyon bölgesi içerisinde, belirli noktalarda her iki DNA iplikçiğini keser. Bir bakteri hücresinin DNA'sı, hücrenin kendine ait restriksiyon enzimlerinden, enzimin tanıma bölgesindeki adenin ya da sitozinlere metil gruplarını (—CH_3) ekleyerek korur.

Şekil 20.3'ün üst bölümünde, *E. coli*'ye ait belirli bir restriksiyon enzimi tarafından tanınan bir restriksiyon bölgesi gösterilmiştir. Bu örnekte görüldüğü gibi, pek çok restriksiyon bölgesi simetriktir: Yani, nükleotidlerin dizisi, 5′→3′ yönünde okunduğunda, her iki zincirde de aynıdır. En yaygın kullanılan restriksiyon enzimleri dört ile sekiz nükleotid içeren dizileri tanır. Bu kısalıkta herhangi bir dizi, uzun bir DNA molekülünde genellikle pek çok kez (şans eseri) ortaya çıktığından, bir restriksiyon enzimi bir DNA molekülünde çok sayıda kesim yapabilir. Bunun sonucunda, bir dizi **restriksiyon fragmenti** oluşur. Belirli bir DNA molekülünün bütün kopyaları aynı restriksiyon enzimine maruz kaldığı zaman, hep aynı restriksiyon setini oluşturur. Başka bir deyişle, bir restriksiyon enzimi bir DNA molekülünü çoğaltılabilir bir biçimde keser. (Daha sonra, farklı fragmentlerin birbirlerinden nasıl ayrılabildiklerini ve fark edildiklerini öğreneceksiniz).

Şekil 20.3'te gösterildiği gibi, en kullanışlı restriksiyon enzimleri, iki DNA zincirindeki şeker-fosfat bağlarını aşamalı bir biçimde keser. Oluşan çift sarmallı restriksiyon fragmentleri en az bir adet tek zincirli uca sahiptir. Bu uç, **yapışkan uç olarak isimlendirilir.** Bu kısa uzantılar, aynı enzim tarafından kesilmiş herhangi başka bir DNA molekülü üzerindeki tamamlayıcı yapışkan uç ile hidrojen bağlı baz çiftleri oluşturabilir. Bu şekilde oluşan birliktelik geçici olmakla birlikte, DNA ligaz enzimi tarafından kalıcı hale getirilebilir. Bu enzim, Şekil 16.16'da görmüş olduğunuz gibi, kovalent bağların oluşumunu katalizler. Bu kovalent bağlar DNA iplikleriinin şeker -fosfat bağlarını kapatır. Örneğin, DNA'nın kendini eşlemesi sırasında Okazaki fragmentlerini birbirine bağlar. Şekil 20.3'ün alt kısmında, iki farklı kaynaktan gelen DNA'nın, ligazın katalitik etkisiyle birleşmesi sonucu kararlı hale gelen bir rekombinant DNA molekülünün oluştuğunu görebilirsiniz.



▲ **Şekil 20.3 Rekombinant DNA yapımında bir restriksiyon enzimi ve DNA ligazın kullanılması.** Bu örnekte restriksiyon enzimi (*Eco*RI olarak isimlendirilmektedir) altı baz çiftinden oluşan restriksiyon dizisini tanımlar ve bu dizinin içinde şeker-fosfat iskeletinde çapraz kesiler oluşturur. Bunun sonucunda yapışkan uçlara sahip fragmentler oluşur. Tamamlayıcı yapışkan uçlara sahip herhangi bir fragment, iki orijinal fragment dahil, bazı eşleyebilir. Eğer fragmentler farklı DNA moleküllerinden gelmişse, ligand oluşturan ürün rekombinant DNA'dır.

ÇİZİNİZ *Restriksiyon enzimi HindIII, iki "A" arasını keserek 5′-AAGCTT-3′ dizisini tanır. Enzim kesmeden önce ve kestikten sonra çift iplikli diziyi çiziniz.*

Bir Ökaryotik Genin Bir Bakteri Plazmidinde Klonlanması

Artık, restriksiyon enzimleri ve DNA ligazı öğrendiğinize göre, genlerin plazmidlerde nasıl klonlandığını görebiliriz. Orijinal plazmid **klonlama vektörü** olarak adlandırılır; klonlama vektörü, konak hücre içerisine yabancı DNA'yı taşıyabilen ve orada kendini eşleyen DNA olarak tanımlanır. Bakteri plazmidleri birkaç nedenden dolayı yaygın bir şekilde klonlama vektörleri olarak kullanılmışlardır. Bu plazmidler ticari kuruluşlardan kolaylıkla elde edilebilirler, *in vitro* olarak yabancı DNA'nın eklenmesiyle değişime uğratılabilirler ve daha sonra bakteri hücrelerine aktarılabilirler. Ayrıca, rekombinant bakteri plazmidleri (ve taşıdıkları yabancı DNA) konak hücrelerinin yüksek üreme hızlarına uygun olarak hızla çoğalırlar.

Rekombinant Plazmidleri taşıyan Klonların Oluşturulması

Belirli bir sinekkuşu türünde β-globin geninin araştırılması ile ilgilenen araştırıcılar olduğumuzu varsayalım. İşe, bütün sinekkuşu genlerini klonlama ile başlarız; daha sonra diğerlerinin arasından β-globin genini izole ederiz. Bu iş, samanlıkta iğne aramaya benzer. **Şekil 20.4**'te, klonlama vektörü olarak bir bakteri plazmidi kullanılarak sinekkuşu genlerinin klonlanmasını sağlayan bir yöntem verilmiştir.

❶ İlk olarak, sinekkuşu hücrelerinden sinekkuşunun genomik DNA'sını izole ederiz. Aynı zamanda, *E. coli* hücrelerinden ise, belirli bir bakteri plazmidinden oluşan, seçtiğimiz bir vektörü elde ederiz. Plazmide, daha sonra kullanışlı oldukları kanıtlanacak olan iki gen aktarılmıştır: bunlardan biri, *E. coli*'nin ampisilin isimli antibiyotiğe karşı direnç kazanmasını sağlayan amp^R geni, diğeri ise, laktozu hidrolize edici β-galaktozidaz enzimini kodlayan *lacZ*'dir (bakınız s. 354). Bu enzim aynı zamanda, mavi bir ürün oluşturmak için, X-gal olarak isimlendirilen benzer bir sentetik molekülü de hidrolize eder. Plazmid, bir sonraki basamakta kullanılan restriksiyon enzimince tanımlanan restriksiyon bölgesinin sadece bir kopyasını taşır. Bu bölge *lacZ* geninin içindedir.

❷ Hem plazmid ve hem de sinekkuşu DNA'sı aynı restriksiyon enzimi tarafından kesilir ve daha sonra ❸ fragmentler karıştırılır. Böylece birbirlerini tamamlayıcı yapışkan uçlar arasındaki bazların eşleşmesi sağlanır. Daha sonra DNA ligaz ekleriz. DNA ligaz, yapışkan uçlarındaki bazları eşleşmiş olan fragmentleri şeker-fosfat iskeletine kovalent olarak bağlar. Oluşan çok sayıda rekombinant plazmid, tek bir sinekkuşunun DNA fragmentlerini içerir (Şekil 20.4'te gösterilenler) ve bunlardan en az birinin β-globin geninin tamamını ya da bir kısmını taşıması beklenmektedir. Bu basamak aynı zamanda, diğer ürünleri de oluşturacaktır. Bu ürünler, birden fazla sinekkuşu DNA fragmenti içeren plazmidleri, iki plazmidin kombinasyonunu ya da orijinal plazmidin tekrardan birbirine bağlanmış, rekombinant olmayan versiyonunu içerir.

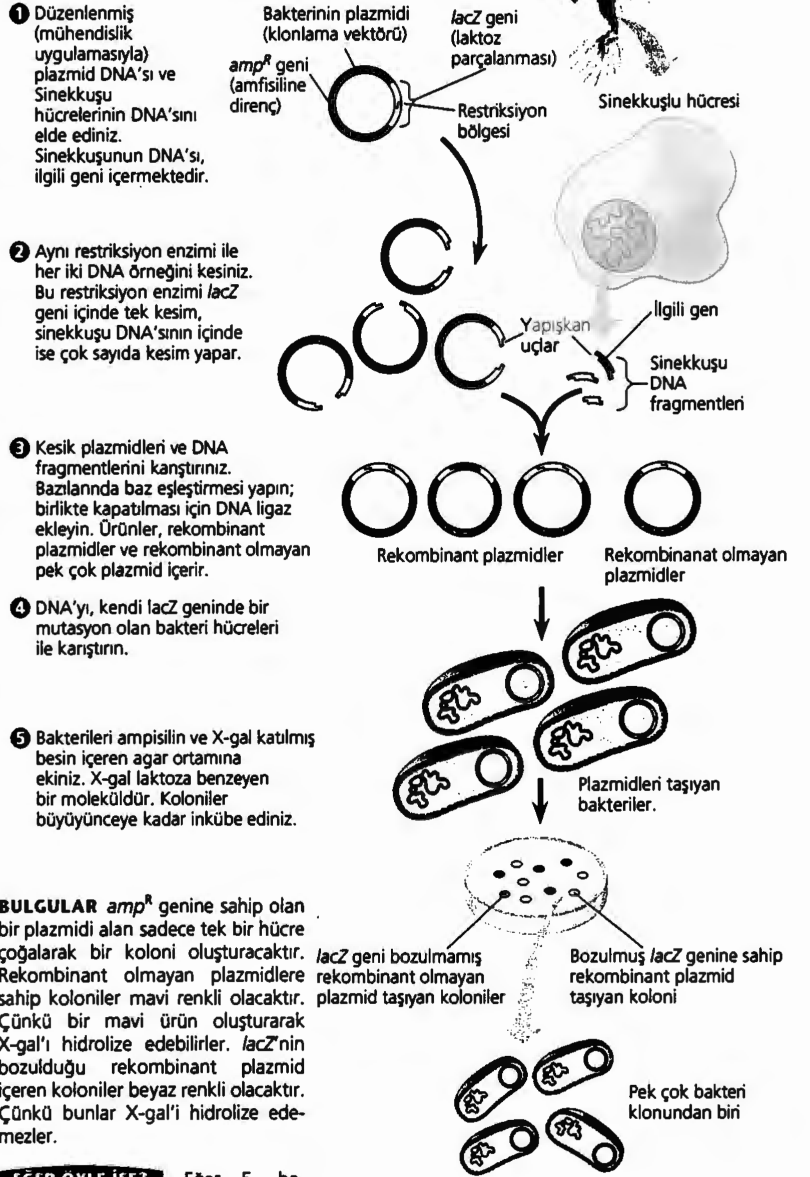
❹ Daha sonra DNA karışımı, kendi kromozomu üzerinde *lacZ* geninde bir

▼ **Şekil 20.4** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

Bakteri Plazmidlerinde Genlerin Klonlanması

UYGULAMALAR Gen klonlanması, ilgili bir genin çok sayıda kopyasının üretilmesini sağlayan bir işlemdir. Bu kopyalar gen sekansının belirlenmesinde, kodladığı proteinin üretiminde, temel araştırmalarda ya da diğer uygulamalarda kullanılabilir.

TEKNİK Bu örnekte, sinekkuşu genleri *E. coli*'nin plazmidlerine yerleştirilmiştir. Sadece üç plazmid ve sinekkuşuna ait üç DNA fragmenti gösterilmektedir. Fakat örneklerin içinde, plazmidin ve milyonlarca farklı sinekkuşu DNA fragmentinden oluşan karışımının milyonlarca kopyası bulunacaktır.



BULGULAR amp^R genine sahip olan bir plazmidi alan sadece tek bir hücre çoğalarak bir koloni oluşturacaktır. Rekombinant olmayan plazmidlere sahip koloniler mavi renkli olacaktır. Çünkü bir mavi ürün oluşturarak X-gal'ı hidrolize edebilirler. *lacZ*'nin bozulduğu rekombinant plazmid içeren koloniler beyaz renkli olacaktır. Çünkü bunlar X-gal'i hidrolize edemezler.

EĞER ÖYLE İSE? Eğer 5. basamakta kullanılan ortam ampisilin içermeseydi, diğer koloniler nasıl büyürlerdi? Renkleri ne olurdu?

mutasyon olan bakteriye eklenir. Bunun sonucunda bakteriler laktozu ya da X-gal'i hidrolize edemezler. Uygun deneysel koşullar altında, hücreler transformasyonla yabancı DNA'yı alırlar (bakınız s. 306). Bazı hücreler bir gen taşıyan bir rekombinant plazmid kazanırlarken, diğerleri rekombinant olmayan bir plazmidi ve sinekkuşunun kodlama yapmayan DNA'sının bir fragmentini alabilir ya da hiçbir şey alamaz. Plazmidin üstündeki *amp*^{R} ve *lacZ* genleri bu olasılıkların ortadan kaldırılmasına yardım edebilir.

❺ İlki, bütün bakterilerin ampisilin içeren katı besi ortamına ekilmesi, rekombinant olsun ya da olmasın, plazmidleri almış olan hücrelerin diğer hücrelerden ayırt edilmesini sağlar. Bu koşullar altında, sadece plazmidli hücreler üretilecektir. Çünkü ortamdaki ampsiline direnç gösteren *amp*^{R} genine yalnız onlar sahiptirler. Üreyen bakterilerin her biri bir hücre klonu oluşturur. Klon 10^5 ile 10^8 hücre içerdiğinde, agar üzerinde bir kitle ya da koloni halinde gözükmeye başlar. Hücreler çoğaldıkça, rekombinant plazmidier tarafından taşınan herhangi bir yabancı gen de kopyalanır (klonlanmış olur).

İkincisi, ortamda X-gal'in bulunması, rekombinant plazmidleri içeren kolonileri rekombinant olmayan plazmidleri içerenlerden ayırt etmemizi sağlar. Rekombinant olmayan plazmid içeren koloniler sağlam bir *lacZ* genine sahip olup, işlevsel β-galaktozidaz üreteceklerdir. Bu koloniler mavi renkli olacaktır. Çünkü enzim mavi renkli bir ürün oluşturarak, ortamdaki X-gal'i hidrolize edecektir. Bunun aksine, *lacZ* genine yerleşmiş olan yabancı DNA'ya sahip rekombinant plazmidleri içeren kolonilerde ise işlevsel olmayan β-galaktozidaz üretilir; bu nedenle bu koloniler beyaz renkli olacaklardır.

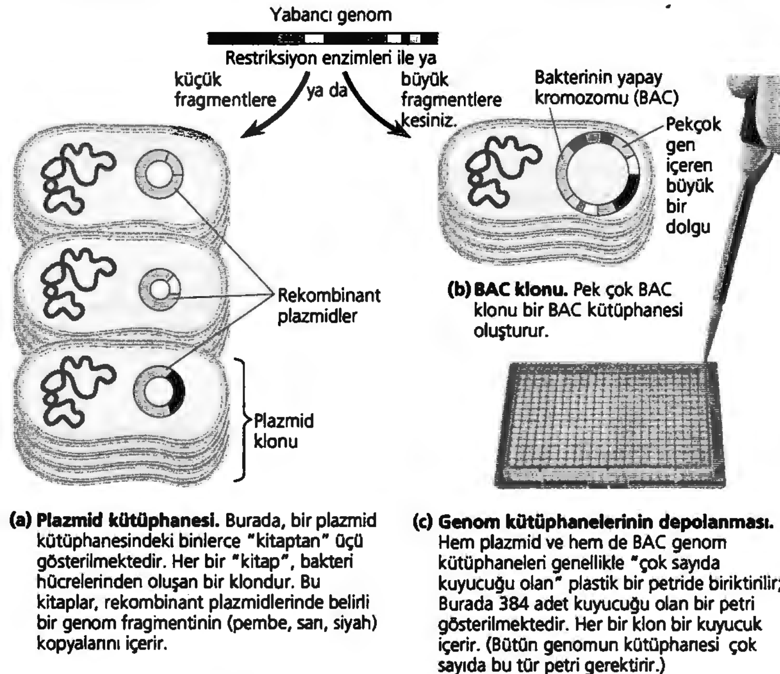
Bu noktaya kadar olan işlemle sadece ilgilendiğimiz β-globin geni değil, çok sayıda farklı farklı sinekkuşu DNA fragmenti klonlanmış olacaktır. Aslında, birlikte ele alındığında, beyaz koloniler sinekkuşu genomundan bütün DNA sekanslarını temsil etmelidir. Bu sekanslar, genler yanında, kodlama yapamayan bölgeleri de içermelidir. Ve restriksiyon enzimleri genlerin sınırlarını tanıyamadığından bazı genler kesilecek ve iki ya da daha fazla klona ayrılacaktır. Sinekkuşu DNA'sının diğer parçalarını taşıyan çok sayıda klon arasından β-globin gen dizilerini taşıyan koloni ya da kolonileri kısaca tartışacağız. O işlemi anlamak için, ilk önce bu kolonilerin nasıl biriktirildiğini dikkate almalıyız.

Klonlanmış Genlerin DNA Kütüphanelerinde Depolanması

Bir organizmanın bütün genomuna ait fragmentlerin bir karışımı ile başlayan Şekil 20.4'teki klonlama işlemi, "rastgele" yaklaşımı olarak isimlendirilir; burada klonlama için tek bir gen hedef alınmamaktadır. 3. basamakta çok sayıda farklı rekombinant plazmid üretilir ve her bir tip plazmidi taşıyan bir hücre klonu, 5. basamakta beyaz bir koloni ile son bulur. Her biri başlangıç genomunun belirli bir parçasının kopyalarını taşıyan ve plazmid içeren hücre klonlarından oluşan tam set **genomik kütüphane** olarak isimlendirilir (**Şekil 20.5a**). Kütüphanedeki her bir "plazmidin klonu" özel bilgi içeren bir kitap gibidir. Günümüzde, bilim insanları bu tür kütüphaneleri (ya da hatta özel, klonlanmış bir geni) sıklıkla diğer bir araştırıcıdan, ticari bir kaynaktan ya da bir dizi analizi yapan merkezden elde edebilmektedir.

Tarihsel olarak, bazı bakteriyofajlar da genomik kütüphaneler yapmak için klonlama vektörleri olarak kullanılmıştır. Yabancı DNA'nın fragmentleri bir plazmide olduğu gibi, bir fajın genomunun aşağı doğru düzenlenmiş bir versiyonuna eklenebilir. Bu işlemde bir restriksiyon enzimi ve DNA ligaz kullanılır. Normal enfeksiyon işlemi çok sayıda yeni faj parçacığının üretilmesini sağlar. Bu parçacıkların her biri yerleştirilmiş, yabancı DNA taşır. Günümüzde, fajlar genel olarak sadece özel durumlarda genomik kütüphane yapımında kullanılmaktadır.

Kütüphane yapımında yaygın olarak kullanılan diğer bir vektör tipi, bir **bakterinin yapay kromozomudur (BAC)**. İsmine rağmen, bunlar basitçe büyük plastidlerdir. Yalnızca eşleşmeyi sağlamak için gerekli genleri içerecek şekilde düzenlenmişlerdir. Vektör olarak BAC'lerin kullanmanın bir avantajı, standart bir plazmid 10.000 baz çiftinden (10 kb) daha uzun olmayan yerleştirilmiş bir DNA taşırken, bir BAC 100-300 kb'lık yerleştirilmiş DNA taşıyabilir (**Şekil**



(a) Plazmid kütüphanesi. Burada, bir plazmid kütüphanesindeki binlerce "kitaptan" üçü gösterilmektedir. Her bir "kitap", bakteri hücrelerinden oluşan bir klondur. Bu kitaplar, rekombinant plazmidlerinde belirli bir genom fragmentinin (pembe, sarı, siyah) kopyalarını içerir.

(b) BAC klonu. Pek çok BAC klonu bir BAC kütüphanesi oluşturur.

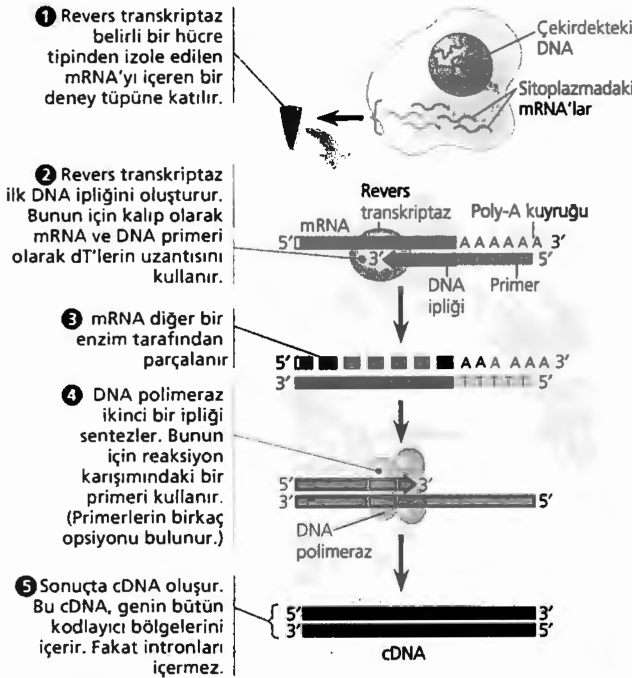
(c) Genom kütüphanelerinin depolanması. Hem plazmid ve hem de BAC genom kütüphaneleri genellikle "çok sayıda kuyucuğu olan" plastik bir petride biriktirilir; Burada 384 adet kuyucuğu olan bir petri gösterilmektedir. Her bir klon bir kuyucuk içerir. (Bütün genomun kütüphanesi çok sayıda bu tür petri gerektirir.)

▲ **Şekil 20.5 Genomik kütüphaneler.** Genomik bir kütüphane pek çok klondan oluşan bir koleksiyondur. Her bir klon yabancı bir genoma ait belirli bir segmentin kopyasını taşır. Bu yabancı genom, bir plazmid ya da bir yapay bakteri kromozomu (BAC) gibi, uygun bir DNA vektörü ile bütünleştirilmiştir. Bakteri kromozomlarının ölçekli çizilmediğini not ediniz; aslında onlar vektörlerden yaklaşık 1.000 kata daha büyüktürler.

20.5b). Yerleştirilen eklentinin çok büyük oluşu, genomik kütüphane yapımı için gerekli klon sayısını en aza indirir. Fakat, bu durum, laboratuvarda çalışmayı zorlaştırır. Bu nedenle, eklenti, daha küçük parçalara kesilebilir. Bu parçalar plazmid vektörleri şeklinde "daha küçük klonlanmış" parçalardır.

Klonlar genellikle, her bir klon bir adet kuyuya olmak üzere, çok sayıda kuyu içeren plastik kaplarda depolanır (**Şekil 20.5c**). Klonların bu Şekilde düzenli sıralanması, göreceğiniz gibi, ilgi duyulan genin çok etkili bir Şekilde seçilebilmesini sağlar.

Bir genomik kütüphanede, klonlanmış β-globin geni sadece kodlayıcı bölgeleri içeren ekzonları değil, promotörü, translasyona uğramayan bölgeleri ve herhangi bir intronu içerebilir. Bazı biyologlar β-globin proteininin kendisine ilgi duyabilir -örneğin, oksijen taşıyan, bu proteinin metabolik olarak daha az aktif türlerdeki karşılık gelenlerden farklı olup olmadığını merak edebilirler. Böyle araştırıcılar diğer bir tip DNA kütüphanesi yapabilirler. Bunun için genin ifade olduğu hücrelerden elde edilmiş ve tamamen işlenmiş mRNA ile işe başlarlar (**Şekil 20.6**). Her bir mRNA molekülünün tek zincirli DNA *revers transkriptini* yapmak için *revers transkriptaz* (retrovirüslerden elde edilmiş) kullanılır. mRNA'nın 3' ucunun, poly-A kuyruğu olarak isimlendirilen, adenin(A) ribonükleotidlerinden oluşan bir uzantıya sahip olduğunu hatırlayınız. Bu özellik, revers transkriptaz için bir primer



▲ **Şekil 20.6 Ökaryotik genlerden komplementer (tamamlayıcı) DNA'nın yapımı** Komplementer DNA, ilk ipliğin tamamlayıcısı olarak mRNA'nın kullanılarak *in vitro*da üretilmiş DNA'dır. mRNA sadece ekzonları içerdiğinden, oluşan çift iplikli cDNA genin bütün kodlayıcı bölgelerini içerir, fakat intronları içermez. Burada yalnız mRNA gösterilmiş ise de, cDNA'nın son koleksiyonu hücrede bulunan bütün mRNA'ları yansıtır.

olarak timin deoksiribonükleotidlerinin kısa bir ipliğinin kullanılmasını sağlar. mRNA'nın enzimlerle olarak parçalanmasından sonra, DNA polimeraz tarafından birincinin tamamlayıcısı olan ikinci bir DNA ipliği sentezlenir. Oluşan çift sarmallı DNA **komplementer DNA (cDNA)** olarak isimlendirilir. Bu aşamadan sonra, araştırıcıların bir kütüphane oluşturmak için cDNA'yı değiştirmeleri gerekir. Bunu, her bir uçta restriksiyon enzimi tanıma dizileri ekleyerek yapabilirler. Daha sonra cDNA, genomik DNA fragmentlerinin eklenmesine benzer şekilde, vektör DNA'ya eklenir. Elde edilen mRNA orijinal hücrelerdeki bütün mRNA moleküllerinin bir karışımıdır. Bu mRNA'lar pek çok farklı genin transkripsiyonu sonucu oluşmuştur. Bu nedenle, klonlanan cDNA, genlerin koleksiyonunu içeren bir **cDNA kütüphanesi** oluşturur. Bununla birlikte, cDNA genomun sadece bir kısmını temsil eder- bunlar bir gen altkümesi olup, mRNA'nın izole edildiği hücrelerde transkripsiyona uğramıştır.

Genomik ve cDNA kütüphanelerinin her birinin, çalışılan konuya bağlı olarak, avantajı vardır. Bir geni klonlamak istiyor, fakat hangi tip hücrenin o geni ifade ettiğini bilmiyor ya da yeterli miktarda uygun tipte hücre elde edemiyorsanız, bir genomik kütüphanede o geni neredeyse tamamen elde edebilirsiniz. Ayrıca, eğer bir gene bağlı düzenleyici sekanslar ya da intronlar ile ilgileniyorsanız, genomik kütüphane gereklidir. Çünkü, bu diziler bir cDNA kütüphanesi yapımında kullanılan mRNA'da bulunmazlar. Diğer taraftan, özel bir proteini çalışmak için, (β-globin), geni ifade eden hücrelerden (kırmızı kan hücresi) yapılmış bir cDNA kütüphanesi uygundur. Bir cDNA kütüphanesi aynı zamanda beyin ya da karaciğer hücreleri gibi, belirli hücre tiplerinde ifade olan gen setlerini çalışmak için de uygundur. Son olarak, araştırıcılar, bir organizmanın yaşamında farklı zamanlarda aynı tip hücrelerden cDNA yaparak gelişim sırasında gen ifadesi özelliklerindeki değişimleri izleyebilirler.

İlgili Bir Geni Taşıyan Klonların Kütüphanesinin Seçimi

Şimdi, Şekil 20.4'teki sonuçlara dönerek, sinekkuşu β-globin geni içeren bir hücre klonu için rekombinant plazmidleri (beyaz koloniler) içeren bütün kolonileri taramaya hazırız. Bu genin DNA'sını, diğer bir nükleik asit molekülü üzerindeki tamamlayıcı bir dizi ile baz çifti oluşturabilmesi nedeniyle saptayabiliriz. Bunun için **nükleik asit hibridleştirilmesi** kullanılır. Kısa ve tek iplikten oluşan nükleik asit bir **nükleik asit probu (sondası)** olarak isimlendirilir. Bu prob, RNA ya da DNA olabilir. Eğer biz ilgi duyduğumuz genin nükleotid dizisinin en az bir bölümünü bilirsek (olasılıkla kodladığı proteinin amino asit dizisinden ya da, bizim örneğimizdeki gibi yakın akraba türlerdeki genlerin nükleotid dizisinden), ona uygun bir prob sentezleyebiliriz. Örneğin, eğer istenen genin bir iplikçiğindeki dizinin bir bölümü,

5' ···CTCATCACCGGC··· 3'

olsaydı, aşağıdaki probu sentezleyecektik:

3' GAGTAGTGGCCG 5'

İstenen gendeki tamamlayıcı (komplementer) bir diziye özel olarak hidrojen bağı ile bağlanacak olan her bir prob mole-

külü radyoaktif bir izotop, flüoresans yapan bir etiket ya da izleyebileceğimiz diğer bir molekül ile işaretlenir.

Sinekkuşu genomik kütüphanemizdeki klonların çok sayıda kuyucuğa sahip bir petride depolandığını hatırlayınız (bakınız Şekil 20.5c). Eğer her bir kuyucuktan birkaç hücreyi naylon ya da nitroselülozdan yapılmış bir zar üzerindeki belirli bir bölgeye aktarırsak, DNA probumuz için gerekli olan tamamlayıcı (komplementer) DNA'yı bulmak için çok sayıda klonu tarayabiliriz (**Şekil 20.7**).

β-globin genini taşıyan bir klonun yerini belirledikten sonra, büyük bir tankın içinde sıvı kültürdeki o koloniden bazı hücreleri büyütebilir ve daha sonra çalışmalarımız için genin pek çok kopyasını kolaylıkla izole edebiliriz. Aynı zamanda klonlanmış geni, diğer kuş türleri gibi diğer kaynaklara ait DNA'daki benzer ya da aynı genleri belirlemek için de bir prob olarak kullanabiliriz.

Klonlanmış Ökaryotik Genlerin İfade Edilmesi

Belirli bir gen konak hücrelerde klonlanınca, o genin ürünü, yani protein, araştırma amaçlı ya da değerli uygulamalar için büyük miktarda üretilebilir. Bunu Kavram 20.4'te inceleyeceğiz. Klonlamış genler ya bakteri ya da ökaryotik hücrelerde protein olarak ifade edilebilir; her bir opsiyonun avantajları ve dezavantajları vardır.

Bakterilerde İfade Olma (Ekspresyon) Sistemleri

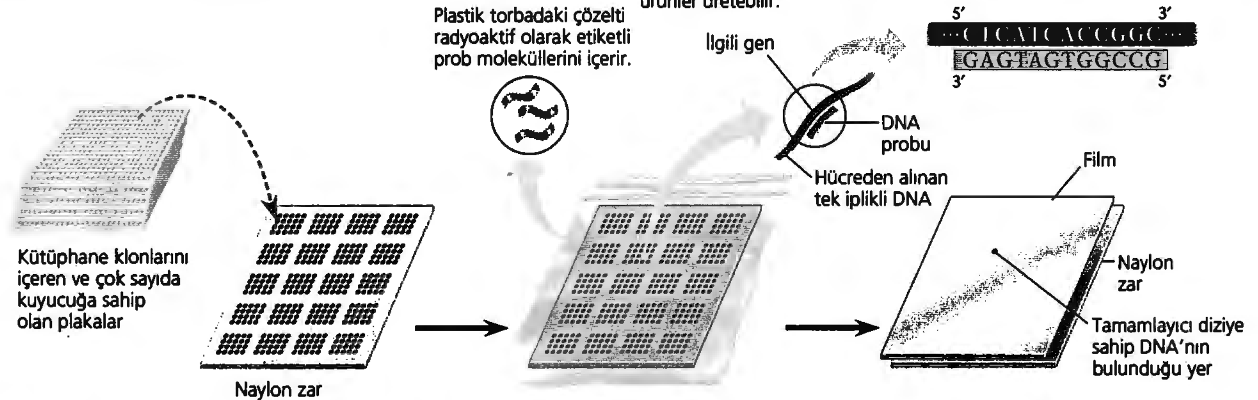
Genlerin ifade edilmesi, bazı yönlerden ökaryotlarda ve bakterilerde farklı olduğundan, konak bakteri hücrelerinde klonlanmış olan bir ökaryot geninin işlev görmesi, zor olabilir. Bilim insanları promotorler ve diğer DNA kontrol dizilerindeki farklılıkların üstesinden gelmek için genellikle bir **ifade olma (ekspresyon) vektörü** kullanır. Ekspresyon vektörü, bir klonlama vektörüdür. Bu klonlama vektörü, oldukça aktif bir bakteri promotörü içerir. Bu promotör, bir restriksiyon bölgesinden hemen önce yer alır. Bu bölgede ökaryotik gen doğru kodlama bölgesine eklenebilir. Bakteriyel konak hücre, promotörü tanıyacak ve o promotöre bağlanmış olan yabancı geni ifade etme sürecini başlatacaktır. Bu tür ifade olma vektörleri bakteri hücrelerinde pek çok ökaryotik proteinin sentezlenmesine izin verir.

▼ **Şekil 20.7** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Bir Nükleik Asit Probu ile Hibritleşme Yapılarak Özel bir DNA Dizisinin Belirlenmesi

UYGULAMA Komplementer bir nükleik asit probu ile hibridleştirme, bir DNA molekülü karışımındaki özel DNA dizisini belirler. Bu örnekte, bir sinekkuşundan elde edilen bakteri klonlarının bir kolleksiyonu taranmaktadır. Bu işlem, ilgili geni taşıyan rekombinant bir plazmidi taşıyan klonların saptanması için yapılmaktadır. Bu kütüphane, her bir klon bir kuyucukta olmak üzere, pekçok çok sayıda kuyucuk içeren petrilerde depolanır (bakınız Şekil 20.5c).

TEKNİK Her bir klondan alınan hücreler özel bir naylon zara uygulanır. Her bir zarda binlerce klon için oda bulunur (burada gösterilenden çok daha fazla). Bu nedenle kütüphanedeki bütün klon örneklerini tutmak için sadece birkaç zar gereklidir. Bu zar setleri sıraya dizilmiş bir kütüphanedir. Bu kütüphane etiketli bir prob kullanılarak özel bir gen için taranabilir. Burada etiket radyoaktif bir nükleotiddir. Fakat, aynı zamanda diğer etiketler de nükleotidleri sondalamak için kovalent olarak bağlanabilir. Bunlar flüoresans yapan etiketler ya da enzimlerdir. Bu problar ya renkli ya da luminesens yapan ürünler üretebilir.



❶ Her biri bir klonu temsil eden her bir kuyucuktaki hücreler, plaka plaka, özel bir naylon zar üzerindeki yeri belirlenmiş bir noktaya geçirilir. Naylon zar hücrelerin açık kalması ve DNA'larının parçalanması için muamele edilir; oluşan tek iplikli DNA molekülleri zara yapışır.

❷ Daha sonra, zar, radyoaktif prob molekülerinin bulunduğu bir çözeltiye daldırılır. Bu prob molekülleri ilgili genin tamamlayıcısıdır. DNA zar üzerinde hareketsiz olduğundan, tek ipliklidir. Tek iplikli prob zarın üzerindeki herhangi bir tamamlayıcı DNA ile eşleşebilir. Daha sonra fazla DNA'lar yıkanır (Burada radyoaktif prob- DNA hibridlerinin bir noktası turuncu olarak gösterilmiştir. Fakat henüz ayırt edilecek durumda değildir.)

❸ Zar bir fotoğraf filminin altına yatırılır. Böylece radyoaktif bölgelerin filme geçmesi sağlanır. Filmin üzerindeki siyah benekler probla hibrit oluşturan DNA'nın zarının üzerindeki yerlerini göstermektedir. Her bir nokta, geriye doğru, orijinal kuyucuğa kadar izlenebilir. Bu orijinal kuyucukla ilgili geni tutan bakteri klonlarını içermektedir.

BULGULAR Radyoaktif prob için, bir fotoğraf filminin parçası üzerindeki siyah noktaların yeri ilgili geni içeren klonu gösterir. (Başka yollarla etiketlenmiş olan problar diğer teşhis sistemlerini kullanırlar) Araştırıcılar, farklı deneylerdeki farklı nükleotid dizilerine sahip problar kullanarak bakteri klonlarının oluşturduğu koleksiyonu farklı genler için tarayabilir.

Klonlanmış ökaryotik genin bakterilerde ifade olmasıyla ilgili diğer bir sorun ökaryotik genlerin çoğunda kodlama yapmayan bölgelerin (intronların) bulunuşudur. İntronlar bir ökaryotik genin uzunluğunu artırabilir ve hantallaştırabilir. Dolayısıyla, RNA kesip çıkarma makinesi bulunmayan bakteri hücreleri tarafından genin doğru ifade olmasını önlerler. Bu sorun, sadece ekzonları içeren genden bir cDNA formu kullanılarak çözülebilir.

Ökaryotik Klonlama ve Ekspresyon Sistemleri

Moleküler biyologlar ökaryot-bakteri uyuşmazlığını, ilgili duyulan ökaryotik genlerin klonlanması ve/veya ifade edilmesinde bakterilerin yerine mayaları kullanarak ortadan kaldırabilirler. Tek hücreli funguslar olan mayalar iki avantaj sağlar: Bu mayaları çoğaltmak bakterileri çoğaltmak kadar kolaydır. İkincisi, ökaryotlar arasında nadir görülen plazmidlere sahiptirler. Hatta bilim insanları rekombinant plazmidler oluşturmuşlardır. Bu rekombinant plazmidler, mayaları ve bakteri DNA'sını birleştirmekte ve her iki hücre tipinde kendini eşleyebilmektedir.

Klonlanmış bir ökaryotik genin ifade edilmesinde ökaryotik hücrelerin kullanılmasının diğer bir nedeni, pek çok ökaryotik proteinin translasyondan sonra değişime uğratılmadıkları taktirde işlev göremeyecek oluşlarıdır. Örneğin, karbonhidratlar (glikolizasyon) ya da lipid gruplarının eklenmesi sonucu değişime uğratma bunlar arasındadır. Bakteri hücreleri bu değişimleri gerçekleştiremez. Eğer bu tür bir işlem gerektiren bir gen ürünü bir memeliden geliyor ise, maya hücreleri bile bu proteini doğru bir şekilde değişime uğratamayabilir. Kültüre alınmış bazı hücre tipleri, bu amaçla, konak hücreler olarak başarı göstermişlerdir. Rekombinant DNA taşıyan bir virüs (bakulovirüs olarak isimlendirilen) tarafından enfekte olabilen memeli hücre hatları ve bir böcek hücre hattı bunlar arasındadır.

Bilim insanları vektörleri kullanmanın yanı sıra, rekombinant DNA'yı ökaryotik hücrelere yerleştirmek için bir dizi başka yöntemler de geliştirmiştir. **Elektroporasyon** olarak isimlendirilen bir işlemde, hücreleri içeren bir çözeltiye uygulanan kısa bir elektrik akımı hücrelerin plazma zarlarında geçici delikler oluşturur. DNA, bu deliklerden girebilir. (Bu teknik, şu an bakteriler için de yaygın olara kullanılmaktadır.) Bundan başka, bilim insanları mikroskobik, küçük iğneleri kullanarak DNA'yı tek tek ökaryotik hücrelere doğrudan enjekte edebilirler. Bitki hücrelerinin DNA'yı alması için, daha sonra öğreneceğiniz diğer yöntemlerin yanı sıra, bir toprak bakterisi olan *Agrobacterium* kullanılabilir. Eğer yerleştirilen DNA genetik rekombinasyonla bir hücrenin genomuna eklenirse, daha sonra bu DNA hücre tarafından ifade edilebilir.

Türler Arası Gen İfadesi ve Evrimsel Atalık

EVRİM Bakterilerde ökaryotik proteinlerin ifade olma yeteneği (proteinler uygun bir şekilde glikozilleşmemiş olsalar da), ökaryotik ve bakteri hücrelerin ne denli farklı olduklarını düşündüğümüzde çok dikkat çekicidir. Bir türden alındıktan sonra çok farklı diğer bir türe aktarıldığında mükemmel iş gören çok sayıda gen örneği bulunmaktadır. Bu gözlemler, günümüzde yaşayan türlerin evrimsel atayı paylaştığını vurgulamaktadır.

Omurgalılardan sirke sineklerine kadar çok çeşitli türlerde bulunan *Pax-6* isimli bir gen bunun bir örneğidir. Omurgalılarda *Pax-6*'nın gen ürünü (PAX-6 proteini) karmaşık bir gen ifadesi programını başlatır. Bunun sonucunda tek bir merceğe sahip olan omurgalı gözü oluşur. Sirke sineğindeki *Pax-6* geni, bileşik sinek gözü oluşumunu sağlar. Bilim insanları, sıçanda *Pax-6* genini klonladıktan sonra bir sinek embriyosuna yerleştirince, bu genin bileşik bir sinek gözünün oluşmasına neden olduğunu gözlediklerinde şaşırmışlardır (bakınız Şekil 50.16). Bunun aksine, bir *Pax-6* geni bir omurgalı embriyosuna -bu örnekte, bir kurbağa- aktarıldığında bir kurbağa gözü oluşmuştur. Her ne kadar omurgalılarda ve sineklerde başlatılan genetik program çok farklı gözlerin oluşmasına neden olsa da, *Pax-6* geninin her iki versiyonu birbirinin yerine geçebilmektedir. Bu durum, iki versiyonun, ortak bir atadaki bir genden evrimleştiklerinin kanıtıdır.

Şekil 17.6'da daha basit örnekler görülmektedir. Bu şekilde, bir ateşböceğinin geni, tütün bitkisinde ifade olmakta, bir denizanası gen ürünü ise bir domuzda görülmektedir. Gen ifadesinin temel mekanizmalarının evrimsel kökeni çok eskidir. Bu mekanizma, bu bölümde anlatılan çok sayıda rekombinant DNA tekniğinin temelini oluşturmaktadır.

DNA'nın *İn Vitro* Olarak Çoğaltılması: Polimeraz Zincir Reaksiyonu (PCR)

Hücrelerde DNA'nın klonlanması, belirli bir genin ya da diğer DNA dizisinin büyük miktarlarda hazırlanması için en iyi yöntemdir. Bununla birlikte, DNA kaynağı kıt veya sınırlı miktarda ya da saf değilse, **polimeraz zincir reaksiyonu** ya da **PCR** adı verilen bir yöntem, daha hızlı ve daha seçicidir. Bu teknikte, bir ya da çok sayıda DNA molekülündeki herhangi bir özel hedef segment, bir deney tüpünde hızlı bir şekilde çoğaltılabilmektedir. PCR, otomasyonla, birkaç saat içinde hedef DNA segmentinin milyarlarcasını yapabilir. Bu süre, istenen gene sahip bir klon için bir DNA kütüphanesini tarayarak ve o genin konak hücrenin içinde eşleşmesine izin vererek aynı sayıda kopya elde edilebildiği günlere göre, çok daha kısadır. Aslında, PCR, doğrudan bir vektöre yerleştirmek üzere özel bir DNA fragmentinin yeterince üretimi için giderek daha fazla kullanılmaktadır. Bu işlem sırasında, bir kütüphane yapma ve tarama basamakları tamamen atlanmaktadır. Edebi benzetmemize devam edecek olursak, PCR, bir kütüphanedeki bir kitabın tamamını incelemekten çok, birkaç sayfanın fotokopisini almaya benzer.

PCR yöntemindeki üç basamaklı bir döngü, bir zincir reaksiyonu oluşturur. Bu reaksiyon birbirinin aynı olan DNA molekülü populasyonlarının katlanan biçimde artmasını sağlar. Her bir döngüde, reaksiyon karışımı DNA ipliklerini denatüre etmek (ayırmak) için ısıtılır ve daha sonra soğutulur. Soğutma işlemi, hedef dizilerin her bir ucundaki karşılıklı iplikler üzerindeki dizilerin tamamlayıcısı olan kısa, tek iplikçikli DNA primerlerinin tekrar birleşmesine izin verir; son olarak ısıya dayanıklı bir DNA polimeraz primerlerin 5'→3' yönünde uzamasını sağlar. Eğer standart bir DNA polimeraz kullanılsaydı, protein ilk ısıtma basamağı sırasında DNA ile denatüre olacak ve her bir döngüden sonra yenilenmesi gerekecekti. Otomatikleştirilmiş PCR'ın anahtarı, alışagelmedik ısıya dayanıklı bir DNA polimerazın bulunuşu olmuştur. Taq polimeraz olarak isimlendirilen bu enzim, ilk defa sıcak kaynak sularında yaşayan bakterilerden izole edilmiştir. *Thermus aquaticus* isimli bakteri türü, kaplıcalarda yaşar. Bu nedenle, doğal seçilim, her bir döngünün başlangıcında ısıya dayanık-

lı, ısı altında kararlılığını koruyabilen bir DNA polimeraz oluşmasını sağlamıştır. **Şekil 20.8**'de PCR'daki basamaklar gösterilmektedir.

PCR'ın hızı kadar özgünlüğü de çok etkileyicidir. Başlangıç materyali olarak sadece çok az miktarlarda DNA gereklidir. Bu DNA, hedef dizinin tamamını içeren birkaç molekül bulunduğu sürece, kısmen parçalanmış bir durumda bulunabilir. Bu yüksek özgünlüğün nedeni primerlerdir; hedef segmentin *sadece* karşılıklı uçlarında hidrojen bağları sıralanır (Yüksek özgünlük için, primerler 15 nükleotid ya da yaklaşık bu uzunlukta olmalıdır.) Üçüncü döngünün sonunda, moleküllerin dörtte biri hedef segment ile aynıdır. Her iki iplik, uygun uzunluktadır. Birbirini izleyen her bir döngü ile doğru uzunluktaki hedef segment moleküllerinin sayısı ikiye katlanır. Böylece moleküllerin sayısı 2^n'e eşitlenir. Burada *n* döngü sayısıdır. Fazladan 30 döngüden sonra, hedef segmentin yaklaşık bir milyar kopyasına ulaşılır.

Hızına ve özgünlüğüne karşı, PCR'la çoğaltma, bir genden büyük miktarlarda gerekli olduğunda hücrelerde gen klonlanmasının yerini dolduramaz. PCR eşleşmesi sırasında ara sıra ortaya çıkan hatalar bu yöntemle yapılan iyi kopyaların sayısını sınırlandırır. PCR, klonlamada kullanılmak üzere özel DNA parçaları elde etmek için kullanıldığında, oluşan klonlar hatasız eklentiler içeren klonların seçilmesi için sekanslanır. Diğer yandan, PCR hataları, kopyalabilen DNA fragmentlerinin uzunluğu ile de ilgili sınırlamalar getirir.

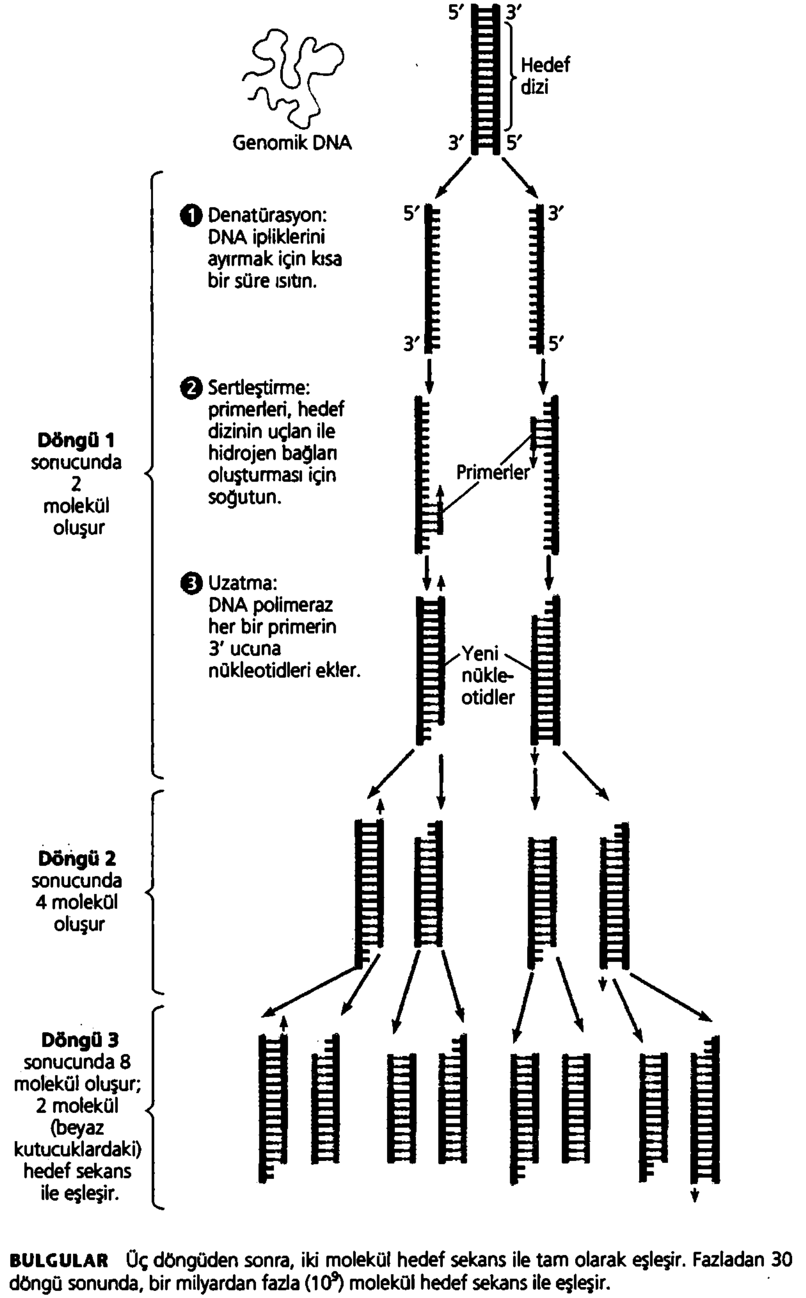
1985'de geliştirilen PCR, biyolojik araştırmalara ve biyoteknolojiye büyük bir etki yapmıştır. PCR, çok çeşitli kaynaklardan elde edilen DNA'nın çoğaltmasında kullanılmıştır; donmuş durumda olan 40.000 yıl yaşındaki mamuttan elde edilen oldukça eski DNA fragmentleri; cinayet yerinde bulunan çok az miktardaki kandan, dokudan ya da spermden elde edilen DNA; genetik bozuklukların doğum öncesi hızlı tanısı için tek bir embriyonik hücreden elde edilen DNA ve HIV gibi tespit edilmesi güç virüslerle enfekte olmuş hücrelerden elde edilen viral genlere ait DNA bunlar arasındadır. Bu bölümde PCR uygulamalarına tekrar döneceğiz.

▼ **Şekil 20.8** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

Polimeraz Zincir Reaksiyonu (PCR)

UYGULAMA PCR ile, bir DNA örneğinin içindeki herhangi özel bir segment-hedef dizi-tamamıyla *in vitro* olarak, pek çok kez kopyalanabilir (çoğaltılabilir).

TEKNİK PCR ile çoğaltmada, hedef geni içeren çift iplikli DNA, ısıya dayanıklı bir DNA polimeraz, dört nükleotidin hepsi ve primer olarak iş gören 15-20 nükleotidden oluşan DNA ipliğine gereksinim duyulur. Bir primer, bir iplikteki hedef sekansın bir ucunun tamamlayıcısıdır; ikinci primer ise diğer bir iplikteki dizinin diğer ucunun tamamlayıcısıdır.



BULGULAR Üç döngüden sonra, iki molekül hedef sekans ile tam olarak eşleşir. Fazladan 30 döngü sonunda, bir milyardan fazla (10^9) molekül hedef sekans ile eşleşir.

KAVRAM KONTROLÜ 20.1

1. *PvuI* olarak isimlendirilen bir enzimin restriksiyon bölgesi, aşağıdaki dizide verilmiştir:
   5'-C G A T C G-3'
   3'-G C T A G C-5'
   Her bir iplikte T ve C arasında birden fazla kesikler yapılmıştır. Hangi tip bağlar kesilmiştir?
2. **ÇİZİNİZ** Bir DNA molekülü aşağıdaki dizilere sahiptir: 5'-CCTTGACGATCGTTACCG-3'. Diğer ipliği çiziniz. *PvuI* bu molekülü kesebilir mi? Eğer kesebilirse, ürünü çiziniz.
3. Klonlanmış ökaryotik genlerden büyük miktarda protein üretmek için plazmid vektörleri ve bakteri konak hücrelerinin kullanılmasındaki bazı potansiyel güçlükler nelerdir?
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 20.8'i Şekil 16.20 (s. 319) ile karşılaştırınız. DNA'nın replikasyonu, her defasında fragment kısaltılması olmaksızın ilerleyen PCR sırasında nasıl sonlanır?

KAVRAM 20.2

DNA teknolojisi, bir genin sekansını, ifadesini ve işlevini çalışabilmemizi sağlar

DNA'nın klonlanmasıyla, bol miktarda özel DNA segmenti elde edildikten sonra, belirli bir gen hakkında bazı ilginç soruları çözebiliriz. Örneğin, sinekkuşu B-globin gen dizisi, metabolik olarak daha az aktif türlerde, benzer proteinlere göre oksijeni daha etkili taşıyabilen bir protein yapısının işareti midir? Belirli bir insan geni insandan insana farklılık gösterir mi? O genin belirli allelleri kalıtsal bir hastalıkla ilişkili midir? Belirli bir gen vücutta nerede ve ne zaman ifade olmaktadır? Ve son olarak, belirli bir gen bir organizmada hangi rolü oynamaktadır?

Bu zor soruları yanıtlamaya başlamadan önce, genlerin DNA'sını analiz etmede kullanılan birkaç standart teknik üzerinde durmamız gerekir.

Jel Elektroforezi ve Southern Blotting

DNA molekülleri üzerinde yapılan çalışmaların çoğunda **jel elektroforezi** kullanılmaktadır. Bu teknikte, polisakkarit *agar* gibi, bir polimerden yapılmış bir jel kullanılır. Jel, nükleik asitleri ve proteinleri birbirinden ayırmak için büyüklük, elektriksel yük ve diğer fiziksel özelliklere dayanan bir moleküler elek olarak iş görür (**Şekil 20.9**). Nükleik asit moleküllerinin fosfat grupları negatif yük taşıdığından, bu nükleik asitlerin hepsi bir elektriksel alanda pozitif kutba doğru ilerler. Nükleik asitler hareket ettikçe, sık düzenlenmiş agar lifleri, kısa olanlara göre, uzun molekülleri daha fazla engeller. Böylece, nükleik asitleri uzunluklarına göre birbirinden ayırır. Böylece, jel

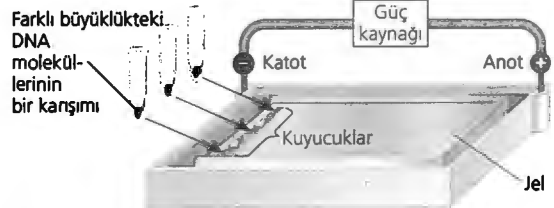
▼ **Şekil 20.9** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Jel Elektroforezi

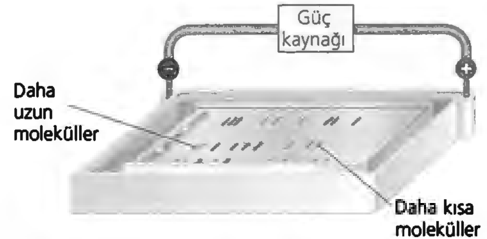
UYGULAMA Jel elektroforezi büyüklükleri, elektrik yükleri ya da diğer fiziksel özellikleri farklılık gösteren nükleik asitler ya da proteinlerin ayırt edilmesinde kullanılır. DNA molekülleri jel elektroforezinde birbirinden ayrılabilir. Bu, hem klonlanmış genlerin (bakınız Şekil 20.10) ve hem de genomik DNA'nın (bakınız Şekil 20.11) restriksiyon fragment analizinde yapılır.

TEKNİK Jel elektroforezi makromolekülleri elektriksel bir alanda, bir agarda hareket hızlarına göre ayırır. Bir DNA molekülünün kat ettiği mesafe, onun uzunluğu ile ters orantılıdır. Genellikle restriksiyon enziminin kesmesi ya da PCR'da çoğaltma sonucu oluşan fragmentler, bantlar halinde birbirinden ayrılır. Bantlar bir DNA molekülü karışımından oluşur. Her bir bant aynı uzunlukta binlerce molekül içerir.

❶ DNA moleküllerinin bir karışımından oluşan her bir örnek, ince bir agar jelin uç kısmına yakın bir kuyucuğa konur. Jel küçük bir plastik desteğe yerleştirilir ve her bir ucunda elektrotları olan bir tablanın içindeki sıvı tampon çözeltiye daldırılır.



❷ Akım açıldığında, negatif yüklü DNA molekülleri pozitif elektroda doğru hareket eder. Kısa moleküller uzun olanlardan daha hızlı ilerlerler. Bantlar burada mavi renkli gösterilmiştir. Fakat gerçek bir jelde, bantlar bu aşamada gözle görülmeyecektir.



BULGULAR Akım kesildikten sonra, bir DNA boyası (etidiyum bromit) katılmıştır. Bu boya, ultraviyole ışığı altında flüoresans piki yapar. Böylece ayrılmış bantların hangisine bağlandığını gösterir. Aşağıdaki jelde, pembe bantlar, elektroforez ile ayrılmış farklı uzunluktaki DNA fragmentlerine karşılık gelir. Bütün örnekler başlangıçta aynı restriksiyon enzimleri ile kesilince, farklı bant özellikleri, bunların farklı kaynaklardan geldiklerini göstermektedir.



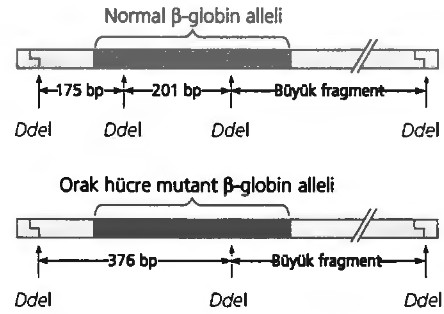
elektroforezi doğrusal DNA moleküllerinin karışımını bantlar şeklinde birbirinden ayırır. Her bir bant aynı uzunlukta binlerce DNA molekülünden oluşur.

Restriksiyon fragment analizi, bu tekniğin geçmişte yaygın kullanımlarından biri olmuştur. Bu analiz DNA dizileri hakkında hızlı bilgi sağlar. Dizi analizi teknolojisindeki gelişmeler ile birlikte, günümüzde laboratuvarlarda uygulanan teknik, çoğunlukla ilgili DNA örneğinin sekanslanmasına dayanır. Bununla birlikte, restriksiyon fragment analizleri bazı durumlarda hala yapılmaktadır. Bunun nasıl yapıldığının anlaşılması rekombinant DNA teknolojisini daha iyi kavramanızı sağlayacaktır. Bu tip analizlerde, bir DNA molekülünün restriksiyon enzimleri tarafından parçalanması (kesilmesi) sonucu oluşan DNA fragmentleri jel elektroforezi ile birbirinden ayrılır. Restriksiyon fragmentlerinin bir karışımına elektroforez uygulandığı taktirde, başlangıç molekülünün ve kullanılan restriksiyon enziminin bant özellikleri oluşur. Aslında, virüs ve plazmidlerin nispeten küçük olan DNA molekülleri restriksiyon fragment özelliklerine göre basitçe tanımlanabilir. DNA, jellerden zarar görmeksizin geri kazanılabildiğinden, bu işlem aynı zamanda tek tek fragmentlerin saf örneklerinin hazırlanması için de bir yol oluşturur -bantların açık bir şekilde kararlı olabileceği varsayılarak. (Ökaryotik kromozomlarınınki gibi çok büyük DNA molekülleri çok sayıda fragment oluşturur. Bunlar belirgin bantlar yerine bir leke olarak gözükürler.)

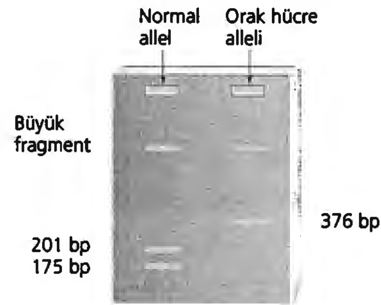
Eğer nükleotid farklılığı bir restriksiyon bölgesini etkilerse -örneğin, bir genin iki alleli-restriksiyon fragment analizleri iki farklı DNA molekülü arasında karşılaştırma yapılmasında kullanılabilir. O dizinin bir çiftindeki değişiklik bile, bir restriksiyon enziminin o bölgede kesi yapmasını önleyecektir. Bir populasyonda DNA dizisindeki varyasyonlar, polimorfizm (Yunanca "çok sayıda formu olan") olarak isimlendirilir. Bu belirli tipteki dizi değişikliği, **restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmi (RFLP**, "Rif-lip" olarak telaffuz edilir) olarak isimlendirilir. Eğer bir allel, bir RFLP içerirse, bölgeyi tanıyan enzim ile parçalama iki allelden her biri için farklı bir fragment karışımı oluşturacaktır. Her bir karışım, jel elektroforezinde kendi bandını verecektir.

Örneğin, orak hücre anemisi hastalığına, insan β-globin genindeki bir restriksiyon dizisinde (RFLP) yerleşmiş olan tek bir nükleotidin yarattığı mutasyon neden olur (bakınız ss. 277-278 ve Şekil 17.23). Bunun sonucunda, günümüzde diğer testler tercih edilse de, restriksiyon fragment analizi, β-globin geninin normal ve orak hücre allellerinin ayırt edilmesinde yıllarca kullanılmıştır. Bu analiz **Şekil 20.10**'da gösterilmiştir.

Şekil 20.10'daki başlangıç materyali klonlanmış ve saflaştırılmış β-globin allellerinin örnekleridir. Fakat eğer işe başlamak için allelleri saflaştırmamış olsaydık bu test nasıl yapılabilirdi? Eğer bir kişinin orak hücre anemisine neden olan mutant allellerin heterozigot bir taşıyıcısı olup olmadığını belirlemek isteseydik, o kişinin genomik DNA'sını orak-hücre anemisi hastalığı olan (ve mutant alleli homozigot olan) ve normal alleli homozigot olan bir bireyin genomik DNA'sı ile doğrudan karşılaştırmamız gerekirdi. Daha önce belirttiğimiz gibi, bir restriksiyon enzimi ile parçalanmış ve DNA-bağlayıcı boya ile boyanmış genomik DNA'nın elektroforezi sonucunda, bireysel olarak ayırt edilmesi gereken çok sayıda bant oluşur. Bununla birlikte, elektroforez ve nükleik asit hibridleşmesini birleştiren ve **Southern blotting** olarak isimlendirilen klasik bir yöntem (İngiliz biyokimyacı Edwin Southern tarafından geliştirilmiştir) sadece β-globin geninin kısımlarını içeren o bantları saptamamızı sağlar. İlke, bakteri klonlarının taranması için yapılan nükleik asit hibrit-



(a) β-globin geninin normal ve orak hücre allellerinde *Dde* restriksiyon bölgeleri Burada, klonlanmış alleller gösterilmiştir. Bu klonlanmış alleller, vektör DNA'dan ayrılmış olmakla birlikte, kodlayıcı diziye bitişik olan bazı DNA'ları içerir. Normal allel, DdeI restriksiyon enzimi tarafından tanımlanan, kodlayıcı dizi içerisinde iki bölge içerir. Orak hücre alleli bu bölgelerden birini içermez.



(b) Normal ve orak hücreli allellerinden restriksiyon fragmentlerinin elektroforezi. Her bir saflaştırılmış allel örneği, *DdeI* enzimi ile kesildikten sonra jel elektroforezi uygulanmıştır. Bunun sonucunda, üç normal allel bandı ve iki orak hücre allel bandı oluşmuştur. (Her bir başlangıç molekülünün uçlarındaki küçük fragmentler birbirinin aynı olup burada görülmemektedir.)

▲ **Şekil 20.10 İnsan β-globin geninin normal ve orak hücre allellerinin ayrımında restriksiyon fragment analizinin kullanılması.** The sickle-cell mutation destroys one of the *DdeI* restriction sites within the gene. **(b)** As a result, digestion with the *DdeI* enzyme generates different sets of fragments from the normal and sickle-cell alleles.

EĞER ÖYLE İSE? *Bu allellerin her birini taşıyan rekombinant plazmidlere sahip bakteri klonları söz konusu olduğunda, (b)'deki jelde yürütülen saf DNA örneklerini nasıl izole ederdiniz? (İpucu: 20.4 ve 20.9 no'lu Çalışma Şekilleri.)*

leştirmesi ile aynıdır (bakınız Şekil 20.7). Southern blotting yönteminde, prob çoğunlukla çalışılan genin tamamlayıcısı olan tek iplikli bir DNA molekülüdür. Bu prob, radyoaktif olarak ya da başka şekilde etiketlenmiştir. **Şekil 20.11**'de bütün yöntem verilmiş olup, bir heterozigotun (bu örnekte, orak-hücre alleli) normal allel bakımından bir homozigottan nasıl ayırt edildiğini göstermektedir.

Kalıtsal hastalıkla ilgili mutant allel taşıyıcılarının teşhisi Southern blotting yönteminin kullanıldığı yollardan sadece bir tanesidir. Aslında, bu teknik yıllarca, laboratuvardaki bir yük beygiri gibi iş görmüştür. Bununla birlikte, son yıllarda, bunun yerini daha hızlı yöntemler almıştır. Bu yeni yöntemler, çoğunlukla genomun farklılık gösterebilen özel kısımlarının PCR ile çoğaltılmasını içermektedir.

DNA'nın Sekanslanması

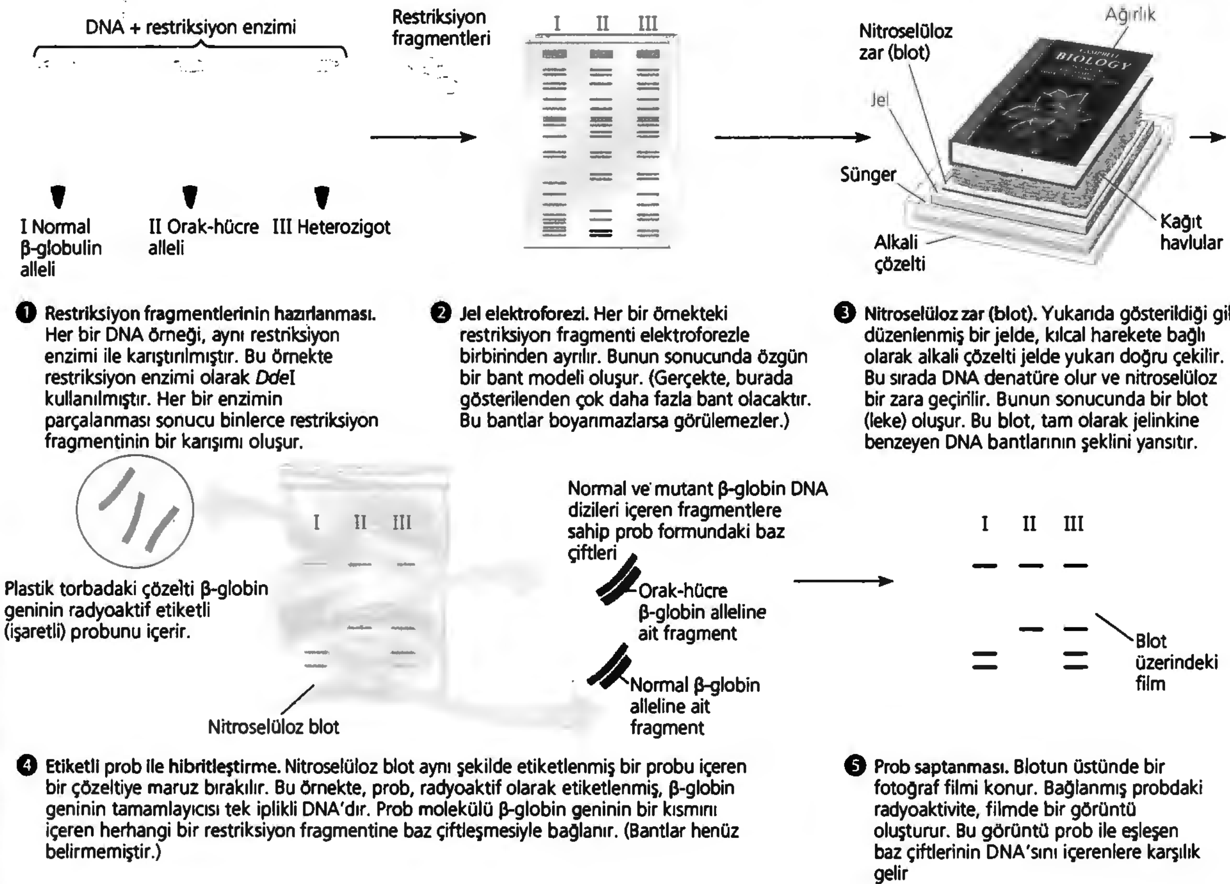
Klonlanan bir genin bütün nükleotid dizisi saptanabilir. Günümüzde, dizi analizi (sekanslama) sekans makineleri ile gerçekleştirilmekte olup, otomatikleşmiştir (bakınız Şekil 1.12).

▼ **Şekil 20.11** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

DNA Fragmentlerine Southern Blotting Uygulanması

UYGULAMA Araştırıcılar bu yöntemle karmaşık bir DNA örneğindeki özel nükleotid dizilerini saptayabilir. Özelde, Southern blotting genomik DNA'nın farklı örneklerinden üretilen restriksiyon fragmentlerinin birbirleri ile karşılaştırılmasında kullanılabilir.

TEKNİK Bu örnekte, üç bireyin genomik DNA'sını karşılaştırılmaktadır: normal β-globin alleline sahip bir homozigot (I), mutant orak-hücre alleline sahip olan bir homozigot (II), ve bir heterozigot (III). Şekil 20.7'de görüldüğü gibi, radyoaktif işaretlenmiş prob gözle görülebilmektedir. Fakat probu işaretleme ve belirleme gibi diğer yöntemler de kullanılmaktadır.



❶ Restriksiyon fragmentlerinin hazırlanması. Her bir DNA örneği, aynı restriksiyon enzimi ile karıştırılmıştır. Bu örnekte restriksiyon enzimi olarak *Dde*I kullanılmıştır. Her bir enzimin parçalanması sonucu binlerce restriksiyon fragmentinin bir karışımı oluşur.

❷ Jel elektroforezi. Her bir örnekteki restriksiyon fragmenti elektroforezle birbirinden ayrılır. Bunun sonucunda özgün bir bant modeli oluşur. (Gerçekte, burada gösterilenden çok daha fazla bant olacaktır. Bu bantlar boyanmazlarsa görülemezler.)

❸ Nitroselüloz zar (blot). Yukarıda gösterildiği gibi düzenlenmiş bir jelde, kılcal harekete bağlı olarak alkali çözelti jelde yukarı doğru çekilir. Bu sırada DNA denatüre olur ve nitroselüloz bir zara geçirilir. Bunun sonucunda bir blot (leke) oluşur. Bu blot, tam olarak jelinkine benzeyen DNA bantlarının şeklini yansıtır.

❹ Etiketli prob ile hibritleştirme. Nitroselüloz blot aynı şekilde etiketlenmiş bir probu içeren bir çözeltiye maruz bırakılır. Bu örnekte, prob, radyoaktif olarak etiketlenmiş, β-globin geninin tamamlayıcısı tek iplikli DNA'dır. Prob molekülü β-globin geninin bir kısmını içeren herhangi bir restriksiyon fragmentine baz çiftleşmesiyle bağlanır. (Bantlar henüz belirmemiştir.)

❺ Prob saptanması. Blotun üstünde bir fotoğraf filmi konur. Bağlanmış probdaki radyoaktivite, filmde bir görüntü oluşturur. Bu görüntü prob ile eşleşen baz çiftlerinin DNA'sını içerenlere karşılık gelir

BULGULAR Üç örneğe ait bandın şekilleri belirgin bir farklılık göstermektedir. Dolayısıyla bu yöntem orak-hücre alleli taşıyan heterozigot taşıyıcının (I) yanında, iki mutant allele (II) ve etkilenmemiş, iki normal allele (I) sahip taşıyıcıları belirlemede kullanılabilir. I. ve II. örneğin bantlaşma tarzı, Şekil 20.10b'de görüldüğü gibi, sırasıyla saflaştırılmış normal ve mutant allellere benzemektedir. Heterozigot (III) örneğin bantlaşma modeli iki homozigotun (I ve II) bant şeklinin bir karışımıdır.

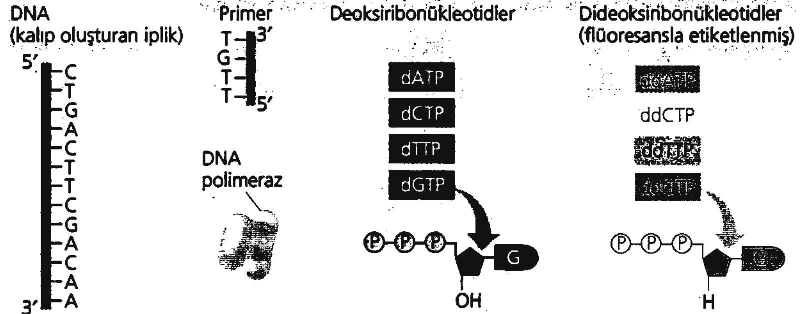
▼ **Şekil 20.12** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

DNA'nın sekanslanması için Dideoksi Zincir Sonlandırma Yöntemi

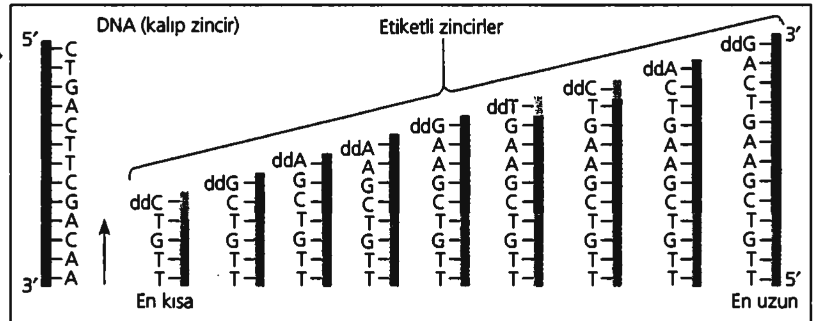
UYGULAMA 800-1.000 baz çifti uzunluğundaki herhangi klonlamış bir DNA fragmentinin nükleotid dizileri, makineler ile hızlı bir şekilde belirlenebilir. Sekanslama reaksiyonlarını gerçekleştirebilen bu makineler işaretlenmiş reaksiyon ürünlerini, uzunluğuna göre birbirinden ayırır.

TEKNİK Bu yöntem, orijinal DNA fragmentini eşleyen (tamamlayan) bir dizi DNA ipliği sentezler. Her bir iplik, aynı primer ile başlar ve değişime uğramış bir nükleotid olan dideoksiribonükleotid (ddNTP) ile sonlanır. ddNTP'nin katılması büyümekte olan DNA ipliğinin büyümesini sonlandırır. Çünkü bir sonraki nükleotidin bağlanma bölgesi olan 3'-OH grubu bulunmaz (bakınız Şekil 16.14). Sentezlenmiş iplik setinde, orijinal dizi boyunca yer alan her bir nükleotidin konumu, tamamlayıcı ddNTP ile o noktada sonlanan iplikler tarafından temsil edilir. ddNTP'nin her bir tipi, belirgin bir flüoresans etiket ile işaretlendiğinden, yeni ipliklerin sonlandırıcı nükleotidleri ve sonuçta bütün orijinal dizinin kimliği belirlenebilir.

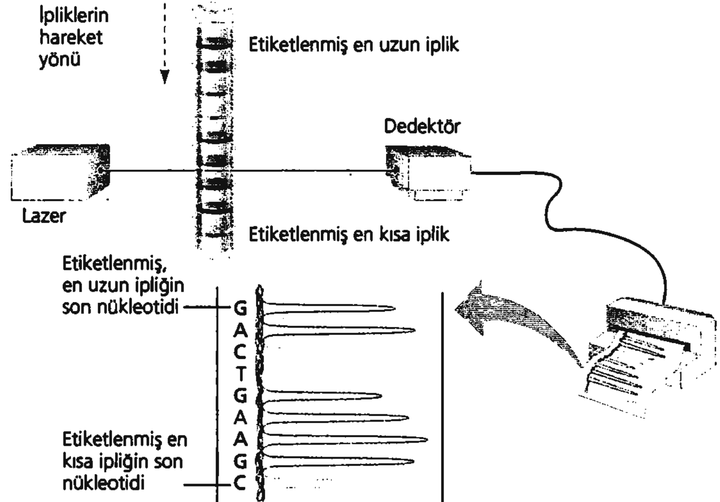
❶ Sekanslanmış DNA fragmenti tek iplik halinde denatüre edilir ve DNA sentezi için gerekli maddeleri içeren bir deney tüpünde inkübe edilir. Bu maddeler, kalıp oluşturan ipliğin bilinen 3' ucu ile baz çifti oluşturması için tasarlanan bir primer, DNA polimeraz, dört adet deoksiribonükleotid ve her biri özel bir flüoresans molekülü ile işaretlenmiş dört adet dideoksiribonükleotidten oluşur.



❷ Her bir yeni ipliğin sentezi primerin 3' ucunda başlar. Bu sentez, normal eşdeğer deoksiribonükleotid yerine, rastgele, dideoksribonükleotidin sokulmasına kadar devam eder. Bu durum ipliğin daha fazla uzamasını engeller. Sonuçta, çeşitli uzunlukta bir dizi etiketli (işaretlenmiş) iplik oluşur. Etiketli iplikler, dizideki son nükleotidi temsil eden etiketin rengindedirler.



❸ Karışımdaki etiketli iplikler poliakrilamid jel ile pasajlarla birbirinden ayrılırlar. Kısa iplikler jelde daha hızlı hareket eder. DNA'nın sekanslanması için, jel, Şekil 20.9'da gösterilen tabla benzerinden çok, kılcal bir tüpte oluşturulur. Tüpün küçük olması, flüoresans detektörünün, iplikler oluştukça her bir flüoresans etiketin rengini algılamasına izin verir. Uzunluğu, bir nükleotid dizisi açısından farklılık gösteren iplikler bile birbirinden ayırt edilebilir



BULGULAR BULGULAR Her bir iplikteki flüoresans etiketin rengi, nükleotidin uç kısmından kimliğini gösterir. Bu bulguların spektrogram olarak çıktısı alınabilir ve kalıp oluşturan ipliğin tamamlayıcısı olan dizi daha sonra kaideden (en kısa iplik) uç kısma (en uzun iplik) doğru okunabilir. (Buradaki dizilerin primerden sonra başladığına dikkat ediniz.)

Otomatikleşmiş ilk yöntem *dideoksiribonükleotid (ya da didoksi) zincir sonlandırma* yöntemi olarak isimlendirilen bir tekniğe dayanır **(Şekil 20.12).** Bu yöntem İngiliz biyokimyacı Frederick Sanger tarafından geliştirilmiştir. Sanger, bu başarısından dolayı 1980'de Nobel ödülü almıştır. (İki Nobel ödülü birden kazanmış dört kişiden biri olan, Sanger, insülinin amino asit dizisini belirlemesi nedeniyle 1975'te de bir ödül almıştır.)

Son on yılda, "yeni nesil sekanslama" teknikleri geliştirilmiştir. Bu teknikler, zincir sonlandırılmasına dayanmamaktadır. Bunun yerine, tek bir kalıp oluşturan iplik hareketsizleştirilir ve ayıraçlar eklenir. Bu ayıraçlar, her seferinde bir nükleotidin sentezi olmak üzere, tamamlayıcı (komplementer) bir *ipliğin sentezlenmesi* sonucu sekanslamaya izin verir. Kimyasal bir hile ile, elektronik monitörlerin dört nükleotidden hangisinin eklendiğini belirlemesi sağlanır. Bunun sonucunda, dizi belirlenmiş olur. Daha ileri teknik değişiklikler, "üçüncü kuşak sekanslama" tekniklerinin doğmasını sağlamıştır. Her yeni teknik, bir öncekinden daha hızlı ve daha ucuzdur. Bölüm 21'de, sekans belirleme teknolojisindeki bu hızlanmanın genler ve bütün genom ile ilgili bilgilerimizi artırdığını öğreneceksiniz.

Bir genin sekansının bilinmesi, araştırıcıların o geni, gen ürününün işlevinin bilindiği diğer türlerdeki genler ile doğrudan karşılaştırmalarını sağlar. Eğer farklı türlere ait bu iki genin sekansları birbirine çok benziyorsa, gen ürününün benzer bir işlev gördüğünü düşünmek mantıklıdır. Bu şekilde, sekans karşılaştırmaları bir genin işlevi ile ilgili ipuçları sağlar. Bu konuya kısa bir süre sonra döneceğiz. Bir genin ne zaman ve nerede ifade edildiğini analiz eden deneysel yaklaşımlar ise başka ipuçları verir.

Gen İfadesinin Analizi

Araştırıcılar klonlanmış belirli bir gen ile işaretli nükleik asit probları yapabilirler. Bu problar, genden transkipsiyonla oluşan mRNA'lar ile hibrid oluşturabilir. Bu problar, organizmada o genin ne zaman ve nerede transkripsiyona uğrayacağına ilişkin bilgi sağlayabilir. Transkripsiyon seviyeleri genel olarak gen ifadesinin bir ölçüsü olarak kullanılabilir.

Tek bir Genin İfadesinin Araştırılması

β-globin geninin ifadesinin sinekkuşunun embriyonik gelişimi sırasında nasıl değiştiğini araştırmak istediğimizi varsayın. Bunu gerçekleştirmenin en az iki yolu vardır.

Bunlardan **Northern blotting** (bu yöntemin Southern blottinge yakın benzerliği nedeniyle bir kelime oyunu) olarak isimlendirilen birinci yöntemde, gelişimin farklı evrelerinde sinekkuşu embriyolarından mRNA örnekleri ile jel elektroforezi yaptıktan sonra örnekleri nitroselüloz bir zara geçirebiliriz. Daha sonra zar üzerindeki mRNA'ların *β*-globin mRNA'sını tanıyan işaretlenmiş bir prob ile hibritleşmesini sağlarız. Eğer bir filmi zara maruz bırakırsak, oluşan görüntü Şekil 20.11'deki Southern blota benzeyecektir. Şekil 20.11'de her bir örnekte ortaya çıkan belirli büyüklükteki bir bant gözükmektedir. Eğer mRNA'nın bandı belirli bir evrede gözükürse, proteinin o evrede gerçekleşen olaylarda iş gördüğünü söyleyebiliriz. Southern blotting gibi Northern blotting de yıllarca bir dayanak noktası olmuştur. Fakat günümüzde pek çok laboratuvarda bu tekniğin yerini başka teknikler almaktadır.

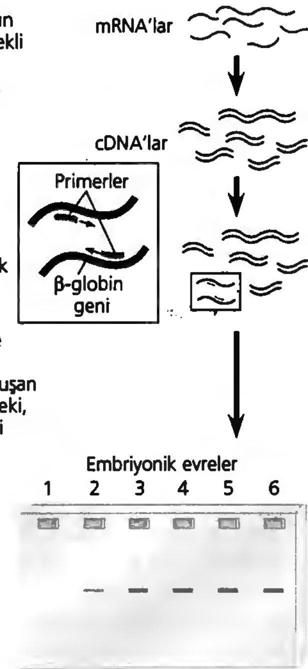
Northern blotting yönteminden daha hızlı ve daha duyarlı olması nedeniyle (çünkü daha az mRNA gerektirir) giderek daha fazla kullanılan diğer bir yöntem **revers transkriptaz-polimeraz zincir reaksiyonu** ya da **RT-PCR**'dır **(Şekil 20.13).** RT-PCR ile sinekkuşu *β*-globin geninin analizi, Northern blotting tekniğindeki gibi başlar. Yani işlem, sinekkuşu embriyolarının gelişimlerinin farklı evrelerinde mRNA'nın izolasyonu ile başlar. Daha sonra cDNA yapmak için revers transkriptaz ilave edilir. cDNA, PCR'da çoğaltma için bir kalıp olarak iş görür. Bunun için *β*-globin geninden primerler kullanılır. Oluşan ürün, bir jelde yürütülünce, çoğalmış bölgelerin kopyaları bantlar şeklinde gözlenecektir. Bu bantlar sadece orijinal olarak *β*-globin mRNA içeren örneklere ait olacaktır. Örneğin, sinekkuşu *β*-globini söz konusu olduğunda, kırmızı kan hücrelerinin oluşmaya başladığı evrede oluşan bir bandı görmeyi bekleyebiliriz. Bundan sonraki bütün evrelerde aynı bant gözükecektir. RT-PCR, aynı zamanda, hangi dokunun özel bir mRNA ürettiğini bulmak

▼ **Şekil 20.13** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Tek Genlerin İfadesinin RT-PCR Analizi

UYGULAMA RT-PCR, PCR ve jel elektroforezi ile birlikte, revers (tersine) transkriptaz (RT) enzimini kullanır. RT-PCR örnekler arasındaki gen ifadesini karşılaştırmak için kullanılabilir -örneğin, farklı embriyonik evrelerde, farklı dokularda, ya da farklı koşullar altında aynı tip hücrede.

TEKNİK Bu örnekte, sinekkuşunun altı farklı embriyonik evresinden elde edilen mRNA'lara ait örnekler aşağıdaki gibi işlenmiştir. (Burada sadece bir evreye ait mRNA gösterilmiştir.)

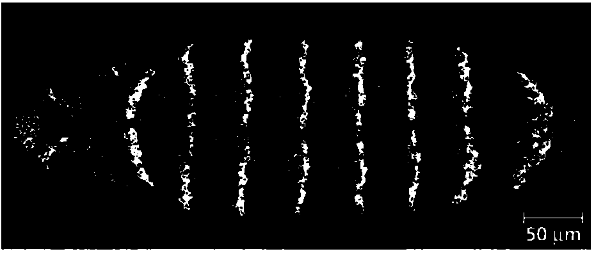


❶ **cDNA sentezi,** mRNA'ların revers transkriptaz ve gerekli diğer bileşenlerle inkübe edilmesiyle gerçekleştirilir.

❷ **Örneğin PCR'da çoğaltılması** sinekkuşunun β-globulin genine özgü primerler kullanılarak gerçekleştirilir.

❸ **Jel elektroforezi,** sadece β-globin geninin transkripsiyonu sonucu oluşan mRNA'yı içeren örneklerdeki, çoğaltılmış DNA ürünlerini gösterecektir

BULGULAR Bu genin mRNA'sı ilk olarak 2. evrede ifade olmakta ve altıncı evreye kadar ifade olmayı sürdürmektedir. Çoğaltılmış fragmentin büyüklüğü (jeldeki konumuna göre gösterilmiştir) kullanılan primerler arasındaki uzaklığa bağlıdır.



▲ **Şekil 20.14** ***In situ* hibrtileştirme analizi ile genlerin ifade oldukları yerin belirlenmesi.** Bu *Drosophila* embriyosu beş farklı mRNA'nın probunu içeren bir çözeltide inkübe edilmiştir. Her bir prob, farklı renkte flüoresans yapan bir etiket ile etiketlenmiştir. Daha sonra, embriyo flüoresans mikroskobunda incelenmiştir. Her bir renk, özel bir genin mRNA olarak ifade olduğu yeri göstermektedir.

için bir seferde farklı dokulardan toplanan mRNA ile de gerçekleştirilebilir.

Hangi dokular ya da hücrelerin belirli genleri ifade ettiğini belirlemenin bir başka yolu özel mRNA'ların yerini izlemektir; bunun için, sağlam bir organizmada, yerinde ya da *in situ* olarak işaretli problar kullanılır. ***in situ* hibritleşme** olarak isimlendirilen bu teknik, çok sıklıkla flüoresan yapan boyaların bağlanması sonucu işaretlenmiş problar ile gerçekleştirilir (bakınız Bölüm 6). Farklı problar farklı boyalarla işaretlenebilir ve bazen çok göz alıcı bulgular elde edilebilir (**Şekil 20.14**).

Birbirleriyle Etkileşen Gen Gruplarının İfadesinin Araştırılması

İşlevsel bir organizmayı oluşturmak ve varlığını sürdürmesini sağlamak için genlerin birlikte nasıl etkileştikleri biyologların başlıca amacıdır. Şu an belirli bir sayıda organizmanın bütün genomu sekanslanmış olduğundan, büyük bir gen grubunun ifadesinin araştırılması mümkündür -sistemler yaklaşımı. Araştırıcılar farklı durumlarda ifade olan genleri incelemek için prob olarak genom sekanslarını (gen dizilerini) kullanmaktadırlar. Örneğin, farklı doku ve gelişimin farklı evrelerinde genom sekansları kullanılmaktadır. Ayrıca, eşgüdüm içinde ifade olan gen grupları da incelenmektedir. Bunun amacı, genomun tamamında gen ifadesi ağlarının aydınlatılmasıdır.

Bu tür küresel (genom boyutunda) ifade (ekspresyon) çalışmalarında temel strateji belirli hücrelerde üretilen mRNA'ları izole etmek, bu molekülleri revers transkripsiyon ile karşılık gelen cDNA'ların yapımında kalıp olarak kullanmak ve daha sonra nükleik hibridizasyonu uygulamaktır. Hibritleştirmenin amacı, bu cDNA setini, genomun bütün kısımlarını örnekleyen DNA fragmentleri koleksiyonu ile karşılaştırmaktır. Elde edilen bulgular, belirli bir zaman ve belirli koşullar altında ifade edilen genomdaki alt gen setlerini gösterir. DNA teknolojisi bu tür çalışmaları mümkün kılar; bu çalışmalar, otomasyon ile büyük ölçekli olarak kolayca gerçekleştirilir. Bilim insanları, şu an bir defada binlerce genin ifadesini ölçebilmektedir.

DNA mikroarray testleri ile genom boyutunda gen ifadesi çalışmaları yapmak mümkündür. Bir DNA mikroarrayi, çok az miktarda çok sayıda tek iplikli DNA fragmentinden oluşur. Bunlar sık aralıklı camdan yapılmış bir lam ya da ızgarada fikse edilmiş farklı genleri temsil eder (bakınız Şekil 20.1). (Mikroarray aynı zamanda bilgisayar çipine benzediğinden bir DNA çipi olarak da isimlendirilir.) İdeal olarak, bu fragmentler bir organizmadaki bütün genleri temsil eder. **Şekil 20.15**'te bir mikroarrayin üstündeki DNA fragmentlerinin cDNA molekülleri ile hibritleşmesini göstermektedir. Bu cDNA molekülleri belirli hücrelerden hazırlanmış ve flüoresans boya ile işaretlenmiştir.

Araştırıcılar bu teknikle, yaşam döngüsünün her bir evresi sırasında *Caenorhabditis elegans* isimli yuvarlak solucanın genlerinin %90'ından daha fazlası üzerinde DNA mikroarray testleri gerçekleştirmişlerdir. Elde edilen bulgular *C.elegans* genlerinin yaklaşık % 60'ının ifadesinin gelişim sırasında dramatik olarak değiştiğini ve pek çok genin eşeye özgü şekilde ifade olduğunu göstermiştir. Bu çalışma, gelişim konusunda çalışan çok sayıda biyologun ortaya koyduğu modeli desteklemektedir. Buna göre, embriyonik gelişim, basitçe az sayıda önemli genin ifadesinden çok, karmaşık ve ayrıntılı gen ifadesi programını içerir. Bu örnek, DNA mikroarraylerinin bir organizmanın yaşamı boyunca gen ifadesinin genel profilini ortaya koyma yeteneğini göstermektedir.

DNA mikroarray testleri, gen etkileşimlerinin aydınlatılmasının yanında, hastalıkların daha iyi anlaşılmasına katkı yapmasının yanı sıra, yeni teşhis teknikleri ve terapilerini gündeme getirebilir. Örneğin, meme kanseri tümörleri ile kansersiz meme dokularının karşılaştırılmasıyla daha açık ve etkili tedavi protokolleri geliştirilebilmiştir. Son olarak, DNA mikroarray testlerinden elde edilen bilginin, genlerin bir organizmayı oluşturmak ve o organizmanın yaşamsal sistemlerini sürdürmesi için nasıl etkileştiklerine ilişkin genel bir bakış sağlamalıdır.

Gen İşlevinin Belirlenmesi

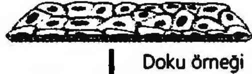
Bilim insanları, bu bölümde şu ana kadar açıklanan teknikleri kullanarak tanımlanmış bir genin işlevini nasıl belirlemektedirler? İlgili geni işlevsizleştirdikten sonra, hücre ya da organizmada bu işlevsizleştirmenin sonuçlarını gözlemek en yaygın yaklaşımdır. Bu yaklaşımın uygulamalarından biri ***in vitro* mutagenez** olarak isimlendirilmektedir. Bu yaklaşımda, klonlanmış bir gende özel mutasyonlar yaratılır ve daha sonra mutasyona uğratılmış gen ("knock out"), aynı genin normal kopyalarını işlevsizleştirmek üzere bir hücreye yeniden yerleştirilir. Eğer eklenen mutasyonlar gen ürününün işlevini değiştirir ya da ortadan kaldırırsa, mutant hücrenin fenotipi kaybolan normal proteinin işlevini gösterebilir. Araştırıcılar 1980'lerde kullanılan moleküler ve genetik teknikleri kullanarak herhangi bir geni işlevsizleştirilmiş sıçan oluşturabilirler. Bu işlemi, o genin gelişimdeki ve ergin bireydeki rolünü aydınlatmak için yapabilirler. Bunu başaran Mario Capecchi, Martin Evans ve Oliver Smithies 2007'de Nobel Ödülü almışlardır.

▼ **Şekil 20.15** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

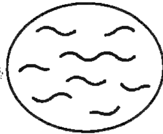
Genlerin İfade Olma Düzeylerinin DNA Mikroarray Testi ile İncelenmesi

UYGULAMA Araştırıcılar bu yöntemle, eş zamanlı olarak, belirli bir dokuda, farklı koşullar altında, çeşitli evrelerde ya da farklı gelişim evrelerinde ifade olan binlerce geni belirleyebilirler. Aynı zamanda gen ifadelerinin koordinasyonunu da inceleyebilirler.

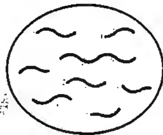
TEKNİK



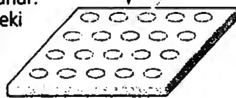
❶ mRNA'yı izole ediniz.



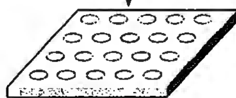
❷ Flüoresans etiketli nükleotidleri kullanarak, revers transkripsiyon ile cDNA oluşturunuz.



❸ cDNA karışımını bir mikroarraya uygulayın. Mikroarray, bir mikroskop slaytıdır. Bu slayt, üzerinde organizmanın genlerine ait tek iplikli fragmentlerinin kopyaları bulunur. Her bir noktada farklı bir gen bulunur. cDNA, mikroarray üzerindeki herhangi bir tamamlayıcı DNA ile hibritleşir.



❹ Fazla cDNA'ları çalkalayın; flüoresansı görmek için mikroarrayi tarayın. Her bir flüoresans nokta (sarı), doku örneğinde ifade olan bir geni gösterir.



2400 adet insan geni bulunan DNA mikroarrayi (gerçek boyut)

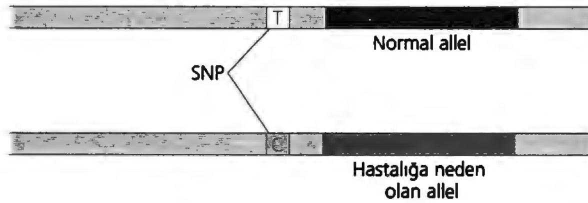
BULGULAR Her bir noktadaki flüoresansın şiddeti, o noktanın temsil ettiği genin doku örneğindeki ifadesinin bir ölçüsüdür. Çok sık olarak, yukarıdaki gerçek mikroarrayda olduğu gibi, iki farklı örnek birlikte test edilir. Bunun için her bir örnekten hazırlanmış cDNA'lar genellikle yeşil ve kırmızı olmak üzere, farklı renklerle etiketlenir. Noktada oluşan renk, iki örnekteki belirli bir genin göreli ifade olma düzeylerini gösterir. Yeşil renk bir örnekteki, kırmızı diğerindeki, sarı her ikisindeki ifadeyi gösterirken, siyah ise hiçbirinde herhangi bir ifadeyi göstermez (Daha büyük bir görüntü için bakınız Şekil 20.1.)

Seçilmiş genlerin ifadesinin susturulmasına dayanan daha yeni bir yöntemde ise **RNA interferens (RNAi)** olgusundan yararlanılır. Bu olgu, Bölüm 18'de açıklanmıştır. Bu deneysel yaklaşımda çift iplikli sentetik RNA molekülleri kullanılır. Bu sentetik RNA molekülleri, belirli bir gen dizisi ile eşleşerek, o genin mesajcı RNA'sının parçalanmasını başlatır ya da bu genin translasyonunu durdururlar. Yuvarlak solucan ve sirkesineği gibi organizmalarda RNAi, genlerin işlevinin geniş ölçekli analizinde yarar sağlamıştır. Yapılan bir çalışmada, RNAi, yuvarlak solucan embriyosunun erken evresinde, her seferinde bir gen olmak üzere, genlerin yaklaşık %86'sının ifadesinin önlenmesinde kullanılmıştır. Bu embriyolardan gelişen solucanların fenotiplerinin analiz eden araştırıcılar, genlerin çoğunu işlevlerine göre küçük sınıflara ayırabilmişlerdir. Çok sayıda genin işlevinin tek bir çalışmada ele alındığı bu tip analizler, bir bütün olarak sistemdeki genler arasındaki ilişkilerin önemi üzerine odaklanan araştırmalarda daha yaygındır. Bu sistem biyolojisinin temelidir (bakınız Bölüm 21).

Etik sorunlar, insanlarda genlerin işlevlerini belirlemek için onların işlevsizleştirilmesini (knock out) önlemektedir. Diğer bir yaklaşım, o özelliklere sahip olmayan kişilere göre, kalp hastalıkları ya da diyabet gibi hastalıklar ya da belirli fenotipik özelliğe sahip çok sayıdaki insanın genomlarını analiz etmektir. Bunun amacı, normal ve hastalıklı grupların paylaştıkları farklılıkları bulmaktır. **Genom ölçeğinde bağlantı bulma çalışmaları** olarak isimlendirilen bu geniş ölçekli analizler, iki grubun genomlarının gen dizilerinin tamamen belirlenmesini (sekanslanmasını) gerektirmez. Bunun yerine, araştırıcılar *genetik markörleri* (belirteç) test eder. Bu genetik markörler populasyonda farklılık gösteren DNA dizileridir. Daha önce orak hücre hastalığında gördüğümüz gibi, bir gende bu tür bir dizi farklılığı, farklı allellerin temelini oluşturur. Ve aynen kodlayıcı diziler gibi, bir kromozomun özel bir lokusundaki kodlama yapmayan DNA'da, bireyler arasında küçük nükleotid farklılıkları (polimorfizm) görülebilir.

İnsan populasyonunun genomlarındaki tek baz çiftindeki varyasyonlar, bu genetik markörlerin en kullanışlılarıdır. İlgili varyasyonun populasyonun en az %1'inde bulunduğu tek bir baz-çifti yeri, **tek nükleotid polimorfizmi (SNP,** "snip" olarak telafuz edilir) olarak isimlendirilir. Hem kodlayıcı ve hem de kodlama yapmayan DNA dizilerinin 100-300 baz çiftinde yaklaşık bir adet olmak üzere, insan genomunda birkaç milyon SNP bulunur. (Bölüm 21'de öğreneceğiniz gibi, genomumuzun kabaca % 98.5'i protein kodlamaz.) SNP'leri bulmak için birden fazla bireyin DNA'sının sekansını belirlemek gerekmez; günümüzde SNP'ler çok duyarlı mikroarray analizleri ya da PCR ile saptanabilmektedir.

Araştırıcılar, etkilenmemişten çok, etkilenmiş insanlarda SNP'nin ortak olduğu bir bölge bulduklarında, o bölgeye odaklanmakta ve o bölgeyi sekanslamaktadırlar. Çoğu durumda, kendileri hastalık oluşturmayan SNP'lerin çoğu kodlama yapmayan bölgelerde yer alır. Bunun yerine, SNP ve hastalığa neden olan allel, birbirlerine yeterince yakın olduğunda, bilim insanları bir olgunun avantajından yararlanırlar. Bu olgu, gamet oluşumu sırasında markör ve gen arasındaki krossing overin gerçekleşme olasılığının çok az olmasıdır. Bu nedenle markör, genin bir parçası olmasa bile, markör ve gen hemen her zaman kalıtımla birlikte geçecek-



▲ **Şekil 20.16 Hastalık yapıcı allellerin genetik markörleri olarak tek nükleotid polimorfizmi (SNP'ler).** Bu Şekil iki grup bireye ait DNA segmentlerinin homologlarını göstermektedir. Bu gruplardan biri, kalıtsal temelli belirli bir hastalık ya da koşula sahiptir. Etkilenmemiş kişi, belirli bir SNP lokusunda bir T'ye, buna karşılık etkilenmiş kişi o lokusta bir C'ye sahiptir. Bu yönden farklılık gösteren bir SNP, söz konusu hastalığa katkı yapan bir ya da birden fazla genin alleli ile yakın bağlantılı olabilir. (Burada, her bir DNA molekülü için yalnız tek bir iplik gösterilmiştir.)

BAĞLANTI KUR *Bir SNP'nin hastalığa neden olan bir allel ile bağlantılı olması ne anlama gelmekte ve bu durum SNP'nin genetik markör olarak kullanılmasını nasıl sağlamaktadır? (bakınız Kavram 15.3, s.296.)*

lerdir (**Şekil 20.16**). SNP'lerin diyabet, kalp hastalıkları ve bazı kanser tipleri ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Bu hastalıklarla ilgili genler üzerinde araştırmalar sürmektedir.

Şu ana kadar öğrenmiş olduğunuz teknikler ve deneysel yaklaşımlar genler ve onların ürünlerinin işlevi hakkında pek çok şeyi öğrenmemizi sağladı. Bu araştırma, şu an bütün çok hücreli organizmaların klonlanması için güçlü teknikler geliştirilmesiyle artırılmıştır. Bu çalışmanın bir amacı, kök hücre olarak isimlendirilen, özel hücre tiplerini elde etmektir. Kök hücreler farklı tipteki dokuları oluştururlar. Kök hücreler temel seviyede, kök hücreler bilim insanlarının hücre farklılaşma sürecini çalışmak için daha önce tartışılan DNA'ya dayalı yöntemleri kullanmalarını sağlayacaktır. Daha uygulamalı seviyede, rekombinant DNA teknolojisi hastalık tedavisinde kök hücrelerin değişime uğratılmasında kullanılabilecektir. Organizmaların klonlanması ve kök hücrelerin üretilmesini içeren yöntemler bir sonraki kısmın konusunu oluşturmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 20.2

1. Eğer insan hücrelerinden DNA izole etmiş olsaydınız ve onu bir restriksiyon enzimi ile muamele edip, jel elektroforezi ile analiz etseydiniz, ne gözlemlerdiniz? Açıklayınız.
2. Southern blotting, DNA sekanslama, Northern blotting, RT-PCR ve mikroarray analizleri sırasında tamamlayıcı baz çiftinin rolünü açıklayınız.
3. Bir SNP ve bir RFLP arasındaki farkı belirtiniz.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 20.15'teki şeklin daha büyüğü olan, Şekil 20.1'deki mikroarrayi dikkate alın. Normal dokudan alınan bir örnek, yeşil flüoresans yapan bir boya ile etiketlenir, kanserli dokudan alınan örnek ise kırmızı ile etiketlenirse, yeşil renkli bir nokta ile ilgili yorumunuz ne olurdu? Kırmızı? Sarı? Siyah? Eğer kanser çalışıyor olsaydınız, daha fazla inceleme yapmak için hangi genlere ilgilenirdiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 20.3

Klonlanan organizmalar, araştırma ve diğer uygulamalar için kök hücrelerin üretilmesinin yolunu açabilir

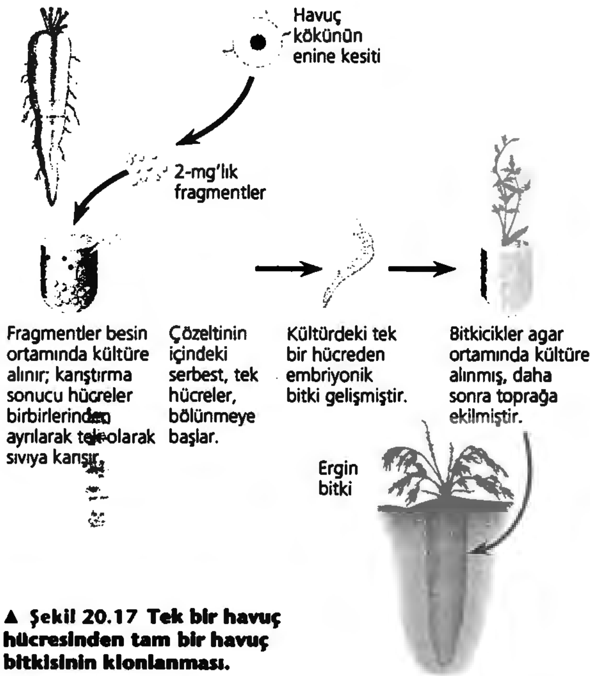
DNA teknolojisindeki gelişmelere paralel olarak, bilim insanları tek tek hücrelerden bütün bir organizmayı klonlamak için yöntemler geliştirmekte ve saflaştırmaktadır. Bu bağlamda, klonlama ile tek bir hücreyi veren "atasal organizma" ile kalıtsal olarak aynı olan bir ya da daha fazla organizma oluşturulabilir. Bu işlem, onu gen klonlanmasından ve daha önemlisi hücre klonlanmasından ayırmak için sıklıkla *organizma klonlanması* olarak isimlendirilir -eşeysiz üreyen bir hücrenin kalıtsal olarak aynı hücreler topluluğunu oluşturması. (Bütün klonlama tiplerinin ortak teması, ürünün kalıtsal olarak ebeveyn ile aynı olmasıdır. Aslında, Yunanca *klon* kelimesi *"küçük dal"* anlamındadır.) Günümüzde organizmaların klonlanmasına duyulan ilginin asıl nedeni kök hücre üretebilme potansiyeline sahip olmasıdır. Bu kök hücreler ise pek çok farklı doku oluşturabilmektedir.

Bitkilerin ve hayvanların klonlanmasına 50 yıl önce başlanmıştır. Bu amaçla yapılan çeşitli deneylerde temel biyolojik sorulara yanıt aranmıştır. Örneğin, araştırıcılar bir organizmanın bütün hücrelerinin aynı genlere (*genomik eşitlik* olarak isimlendirilir) sahip olup olmadıkları ya da hücrelerin farklılaşma sırasında genlerini kaybedip kaybetmedikleri sorularına yanıt aramıştır (bakınız Bölüm 18). Bu soruya yanıt vermenin yollarından biri, farklılaşmış bir hücrenin tam bir organizmayı oluşturup oluşturamayacağıdır -başka bir deyişle, bir organizmanın klonlanmasının mümkün olup olamayacağıdır. Organizmaların klonlanmasındaki son gelişmeleri ve kök hücrelerin üretilmesi ile ilgili işlemleri ele almadan önce, bu konuda yapılan ilk deneyleri tartışalım.

Bitkilerin Klonlanması:Tek-Hücre Kültürleri

1950'lerde Cornell Üniversitesinden F.C. Steward ve öğrencileri, farklılaşmış tek bir hücreden tam bitkileri başarılı bir şekilde klonlamışlardır (**Şekil 20.17**). Bu araştırıcılar, kökten (havuç) alınan ve kültür ortamında inkübe edilen farklılaşmış hücrelerin normal olgun bitkiler oluşturabildiklerini ve bunların her birinin kalıtsal olarak ana bitkinin aynı olduğunu bulmuşlardır. Bu bulgular, farklılaşmanın DNA'da geriye dönüşümsüz değişiklikleri içermesinin gerekmediğini göstermiştir. Bitkilerde, en azından, olgunlaşmış hücreler "yeniden farklılaşabilir" ve organizmanın özelleşmiş bütün hücre tiplerini oluşturabilir. Bu potansiyele sahip herhangi bir hücre **totipotent** olarak isimlendirilir.

Bitki klonlanması günümüzde tarımda yoğun bir şekilde kullanılmaktadır. Orkideler gibi bazı bitkilerde, klonlama bitkileri çoğaltmanın pratik tek ticari yoludur. Diğer durumlarda ise, klonlama ile bitkilerin patojenlere direnç göstermeleri sağlanmıştır. Aslında, siz de bir bitki klonlayabilirsiniz: eğer daha önce bir çelikten yeni bir bitki elde ettiyseniz, klonlama yapmışsınız demektir!



▲ **Şekil 20.17 Tek bir havuç hücresinden tam bir havuç bitkisinin klonlanması.**

Hayvanların Klonlanması: Çekirdek Aktarılması

Hayvanların farklılaşmış hücreleri genel olarak kültür ortamında bölünmez ve yeni bir organizmaya ait birden çok hücre tipine çok daha az gelişir. Bu nedenle, ilk araştırıcıların, farklılaşmış hayvan hücrelerinin totipotent olup olamayacakları sorusuna farklı bir yaklaşım getirmeleri gerekmiştir. Bu araştırıcılar, döllenmemiş ya da döllenmiş bir yumurtanın çekirdeğini uzaklaştırarak onun yerine farklılaşmış bir hücrenin çekirdeğini aktarmışlardır. Bu işlem *çekirdek transplantasyonu* olarak isimlendirilmektedir. Eğer farklılaşmış, verici hücrenin çekirdeği kalıtsal kapasitesinin tamamını elinde bulunduruyorsa, o çekirdeği alan hücrenin, bir organizmadaki bütün doku ve organları oluşturabilmesini yönetebilmesi gerekir.

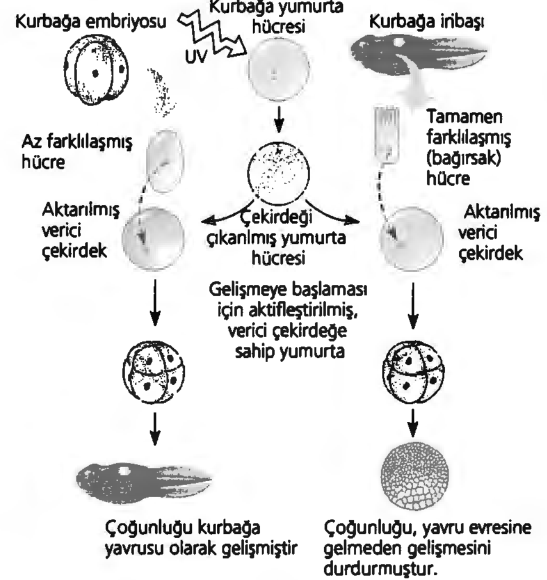
Bu tür deneyler, 1950'lerde Robert Briggs ve Thomas King tarafından bir kurbağa türünde (*Rana pipiens*), 1970'lerde ise John Gurdon tarafından diğer bir kurbağa türünde (*Xenopus laevis*) yapılmıştır. Bu araştırıcılar kurbağa embriyosu ya da yavrusunun hücresindeki çekirdeği, aynı türün, çekirdeği çıkarılmış (çekirdeksiz) bir yumurtasına aktarmışlardır. Gurdon'un deneylerinde aktarılan çekirdek çoğunlukla, yumurtanın normal olarak bir kurbağa yavrusu olarak gelişimini desteklemiştir (**Şekil 20.18**). Bununla birlikte, aktarılmış bir çekirdeğin normal gelişimi yönlendirme potansiyelinin vericinin yaşı ile ters orantılı olduğu gözlenmiştir: vericinin çekirdeği yaşlandıkça normal gelişen kurbağa yavrularının yüzdesi de azalmıştır.

Gurdon, bu bulgulardan yola çıkarak, çekirdekteki bazı şeylerin hayvan hücresi farklılaştıkça değiştiği sonucuna varmıştır. Kurbağalarda ve diğer hayvanların çoğunda, embriyonun gelişimi ve hücre farklılaşması arttıkça, çekirdeğin potansiyeli giderek sınırlanmaktadır.

▼ **Şekil 20.18** **BİLİMSEL SORGULAMA**

Farklılaşmış bir hayvan hücresinin çekirdeği bir organizmanın büyümesini yönlendirebilir mi?

DENEY İngiltere'de Oxford Üniversitesinden John Gurdon ve arkadaşları yumurtalan ultraviyole ışığa maruz bırakarak kurbağa (*Xenopus laevis*) yumurtalarının çekirdeğini parçalamışlardır. Bu araştırıcılar daha sonra kurbağa embriyoları ve kurbağa yavrularına ait hücrelerinin çekirdeklerini çekirdekleri çıkarılmış yumurtalara aktarmışlardır.



BULGULAR Aktarılan çekirdek, hücreleri görece farklılaşmamış genç evredeki bir embriyodan gelince, alıcı yumurtaların çoğu kurbağa yavrusu olarak gelişmiştir. Fakat çekirdekler bir kurbağa yavrusunun tamamen farklılaşmış bağırsak hücrelerinden alındığında, yumurtaların %2'den daha azı normal kurbağa yavruları olarak gelişmiş ve embriyoların büyük bir kısmı çok daha erken bir evrede gelişimlerini durdurmuştur.

SONUÇ Farklılaşmış bir kurbağa hücresinin çekirdeği, bir kurbağa yavrusunun gelişimini yönlendirebilir. Bununla birlikte, bu kapasite, verici hücrenin farklılaşması arttıkça azalır. Bunun nedeni, olasılıkla, çekirdekteki değişikliklerdir.

KAYNAK J. Burdon et al., The developmental capacity of nuclei transplanted from keratinized cells of adult frogs. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 34:93-112 (1975).

EĞER ÖYLE İSE? Dört hücreli bir embriyoda her bir hücre, totipotent olamayacak kadar çok özelleşmiş olsaydı, şeklin sol tarafındaki deneyle ilgili olarak hangi sonuçları elde etmeyi beklerdiniz?

Memelilerin Üreme ile ilgili Klonlanması

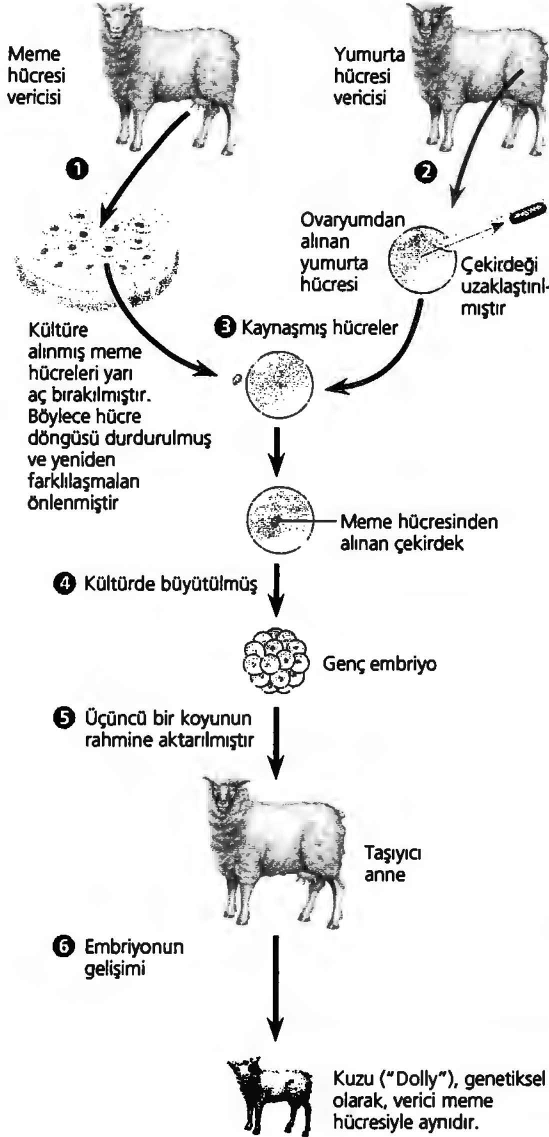
Araştırıcılar kurbağaları klonlamalarının yanında, uzun bir süredir memelileri de klonlamaktadırlar. Bunu, bir dizi genç embriyoya ait çekirdek ya da hücreleri aktararak yapmaktadırlar. Fakat, tamamen farklılaşmış bir hücrenin çekirdeğinin verici bir çekirdek olarak iş görecek şekilde yeniden programlanıp programlanamayacağı bilinmemekteydi. Bununla birlikte, 1997'de İskoçya'da Roslin Enstitüsü'nün araştırıcıları Dolly'nin doğumunu açıkladıklarında gazetelerin baş sayfalarında yer bulmuşlardır. Dolly, farklılaşmış bir

▼ **Şekil 20.19** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Çekirdek Aktarılması Yapılarak bir Memelinin Üreme Yoluyla Klonlanması

UYGULAMA Bu yöntem, çekirdekteki genleri çekirdeği veren hayvanınki ile aynı olan klonlanmış hayvan üretiminde kullanılır.

TEKNİK Dolly'i üretmek için kullanılan yöntem gösterilmiştir. Bu, farklılaşmış bir hücreden çekirdek alınarak klonlanmış bir memeliye ait rapor edilen ilk vakadır.

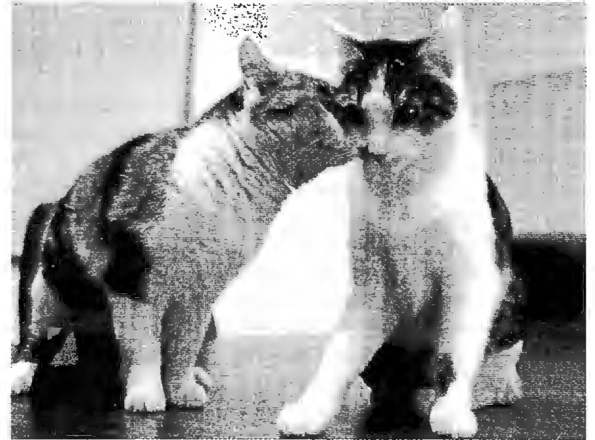


BULGULAR Klonlanmış hayvanların kalıtsal yapıları çekirdeği veren hayvanınki ile aynı, fakat yumurta vericisi ve taşıyıcı anneninkinden farklıdır. (Son ikisi, yüz rengi koyu olan, "İskoç siyah surat" isimli koyun.

hücrenin çekirdeğinin aktarılması (transplantasyonu) sonucunda olgun bir koyundan klonlanmış bir kuzudur (**Şekil 20.19**). Bu araştırıcılar memeli hücrelerini besince fakir bir ortamda kültüre alarak verici çekirdeğin gerektiği şekilde yeniden farklılaşmasını sağlamışlardır. Daha sonra bu hücreleri çekirdeği çıkarılmış koyun hücreleri ile kaynaştırmışlardır. Oluşan diploid hücreler genç bir embriyo oluşturmak için bölünmüşlerdir. Bu embriyolar taşıyıcı annelere yerleştirilmiştir. Bu yolla yerleştirilen birkaç yüz embriyodan biri başarılı bir şekilde normal gelişim göstermiş ve Dolly doğmuştur.

Daha sonraki analizler Dolly'in kromozomal DNA'sının gerçekten vericinin çekirdeğindeki ile aynı olduğunu göstermiştir. (Beklendiği gibi, mitokondrideki DNA verici yumurtadan gelmiştir.) Dolly 6 yaşındayken, çoğunlukla sadece daha yaşlı koyunlarda görülen bir akciğer hastalığının neden olduğu komplikasyonlar yaşamış ve bunun sonucu ötenazi edilmiştir. Romatizma ile ilgili koşullar yanında, Dolly'nin erkenden ölmesi, Dolly'nin hücrelerinin normal bir koyununki kadar sağlıklı olmadığı söylentilerine yol açmıştır. Bu durum, aktarılan çekirdekte yeniden programlamanın tamamlanmadığını göstermiştir.

Araştırıcılar 1997'den bu yana, sıçanlar, kediler, sığırlar, atlar, domuzlar ve maymunlar dahil, çok sayıda diğer memelileri de klonlamışlardır. Çoğu durumda, amaçları yeni bireyler üretmek olmuştur; bu *üreme klonlanmasıdır*. Bu tür denemelerden pek çok şey öğrenmiş bulunuyoruz. Örneğin, aynı türe ait klonlanmış hayvanlar her zaman aynı görünüme sahip değillerdir ve aynı davranmazlar. Aynı hata ait kültür hücrelerinden klonlanmış olan sığır yavrularında, bazı sığırların baskın davranış göstermesine karşın, diğerlerinin daha itaatkar olduklan gözlenmiştir. İsmini karbon kopyasından alan, CC isimli klonlamış ilk kedi, klonların birbirlerine benzemeyebileceklerine ilişkin diğer bir örenk oluşturur (**Şekil 20.20**). CC, tek dişi ebeveyni gibi pamuk renklidir. Fakat kürkünün renk ve deseni farklıdır. Bunun nedeni, X kromozomunun rastgele etkisizleşmesidir. Bu, embriyonun gelişimi sırasında normal olarak ortaya çıkan bir özelliktir (Şekil 15.8). Doğal oluşan "klonlar",



▲ **Şekil 20.20 CC isimli ilk klonlanmış kedi ve tek ebeveyni.** Soldaki (Gökkuşağı) bir klonlama işlemi ile çekirdeğini vererek CC'nin oluşmasını sağlamıştır. Bununla birlikte, kürkünün üstünde turuncu yamalar olan bir kaliko kedisi olup "kendine özgü bir kişiliği vardır". Buna karşılık CC gri ve beyaz bir tüye sahip olup, daha haylazdır.

yani aynı insan ikizleri de her zaman birbirinden biraz farklıdır. Açıkça, çevresel etkiler ve rastgele olaylar gelişim sırasında önemli bir rol oynar.

Çok sayıda hayvanın klonlanması, insanların klonlanması ile ilgili spekülasyonları artırmıştır. Dünyadaki bazı laboratuvarlarda çalışan bilim insanları, insan klonlanmasının ilk basamaklarının üstesinden gelmişlerdir. En yaygın yaklaşım, farklılaşmış insan hücrelerinden alınan çekirdeğin döllenmemiş ve çekirdeği çıkarılmış yumurtalara aktarılması ve yumurtaların bölünmeye teşvik edilmesidir. 2001'de, Massachusetts'te bir biyoteknoloji şirketinde çalışan bir araştırma grubu bu tür bir deneyde, birkaç adet erken hücre bölünmesi gözlemiştir. Bundan birkaç yıl sonra, Güney Kore'de Seul Devlet Üniversitesi'ndeki araştırıcılar klonlanmış embriyoların blastosit evre olarak isimlendirilen erken bir evreye geçtiklerini rapor etmişlerdir. Fakat, daha sonra bu bilim insanları yanlış deney yapma ve hayali veri üretme nedeniyle suçlu bulunmuşlardır. Bu olay bilim dünyasını şok etmiştir. 2007'de Oregon Ulusal Primat Araştırma Merkezi'nde çalışan araştırıcılar ilk primat (makak) embriyolarını klonlamışlardır; bu klonlar blastosit evreye ulaşmışlardır. Bu başarı, bu alanı insanın klonlanmasına bir basamak daha yaklaştırmıştır. İnsanın klonlanması önceden öngörülemeyen etik sorunlar doğurmuştur.

Hayvanların Klonlanması ile İlgili Sorunlar

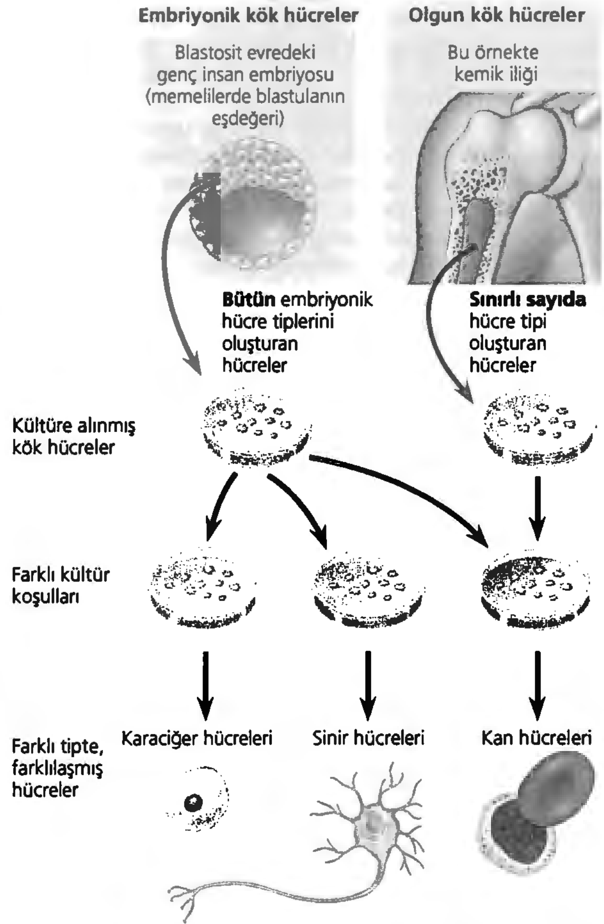
Şu ana kadar çekirdek transplantasyonu ile ilgili çalışmaların çoğunda, klonlanmış embriyoların sadece küçük bir yüzdesi doğuma kadar normal gelişim göstermiştir. Ve Dolly gibi, klonlanmış pek çok hayvan kusurludur. Örneğin klonlanmış sıçan, obezite, zatürree, karaciğer yetmezliği ve erken ölüm göstermiştir. Bilim insanları, normal gözüken klonlanmış hayvanların bile bazı gizli kusurlar sergilemesinin olası olduğunu ileri sürmektedir.

Son yıllarda, klonlanmadaki verimsizlik ve yüksek anomali sıklığının bazı nedenleri anlaşılmaya başlamıştır. Tamamen farklılaşmış hücrelerin çekirdeğinde, küçük bir gen grubu açılmakta ancak diğer genler baskılanmaktadır. Bu düzenlenme, çoğunlukla histonların asetillenmesi ya da DNA'nın metilasyonu gibi, kromatindeki epigenetik değişimlerin bir sonucudur (bakınız Şekil 18.7). Çekirdeğin aktarılma işlemi sırasında, bu değişikliklerin verici hayvanın geç evredeki çekirdeğinde tersine döndürülmesi gerekir. Yani, genlerin, gelişimin erken evresinde uygun bir şekilde ifade olmaları ya da baskılanmaları sağlanmalıdır. Araştırıcılar, klonlanmış embriyoların hücrelerindeki DNA'nın, farklılaşmış hücrelerinki gibi, aynı türün normal embriyolarının aynı hücrelerindeki DNA'nınkine göre, genellikle daha fazla metil gruplarına sahip olduklarını bulmuşlardır. Bu bulgular, vericinin çekirdeğinin yeniden programlanmasının kromatinin yeniden yapılandırılması gerektiğini göstermektedir. Bu yeniden yapılandırma, klonlama işlemi sırasında eksik gerçekleşmektedir. DNA'nın metilasyonu, gen ifadesinin düzenlenmesine yardım etmektedir. Bu nedenle, vericinin çekirdeğinin DNA'sında yanlış yere konulan metil grupları embriyonun normal gelişimi için gerekli olan gen ifadesinin şeklini bozabilir. Aslında, bir klonlama girişiminin başarısı, büyük ölçüde, verici çekirdeğindeki kromatininin, yeni döllenmiş bir yumurtanınkine yapay olarak benzetilmek üzere değişime uğratılıp uğratılmamasına bağlı olabilir.

Hayvanların Kök Hücreleri

İnsan embriyosunu klonlamanın asıl amacı üreme değil, daha çok insan hastalıklarının tedavisi için kök hücre üretilmesidir. **Bir kök hücre** hem kendini sınırsız çoğaltabilen ve hem de uygun koşullar altında bir ya da birden fazla özelleşmiş hücreye farklılaşabilen, göreceli olarak özelleşmemiş bir hücredir. Bunun sonucu kök hücreler, hem kendi populasyonunu yenileyebilen ve hem de özel farklılaşma yollarına giden hücreler üretebilir.

Genç hayvan embriyolarının çoğu, herhangi bir tipte farklılaşmış embriyonik hücre oluşturabilen kök hücrelere sahiptirler. Kök hücreler, blastula evresi olarak isimlendirilen bir evrede ya da insanda bu evrenin eşdeğeri olan blastosit evresinde izole edilebilir (**Şekil 20.21**). Bu *embriyonik kök (ES) hücreler*, kültür ortamında sınırsızca büyütülebilir;



▲ **Şekil 20.21 Kök hücrelerle yapılan çalışmalar.** Genç embriyolar ya da olgun dokulardan izole edilebilen ve kültüre alınabilen hayvan kök hücreleri, nispeten farklılaşmamış, kendini çoğaltabilen hücrelerdir. Olgun kök hücrelere göre, embriyonik kök hücreleri büyütmek daha kolay olup, teorik olarak bir organizmadaki bütün hücre tiplerini oluşturmak mümkündür. Olgun kök hücrelerden hangi hücre tipinin oluşabildiği tamamen bilinmemektedir.

ve kültür koşullarına bağlı olarak, yumurta ve hatta sperm dahil, çeşitli özelleşmiş hücreler şeklinde farklılaştırılabilir.

Kök hücreler, aynı zamanda, ergin bir bireyin vücudunda da bulunmaktadır. Bu hücreler, gerek duyuldukça çoğalamayan özelleşmiş hücrelerin yenilenmesinde iş görür. Embriyonik kök hücrelerin aksine, *olgun kök hücreleri* birden fazla hücre tipi oluşturabilirlerse de, organizmadaki bütün hücre tiplerini oluşturamazlar. Örneğin, kemik iliğindeki bazı kök hücre tiplerinden biri, bütün kan hücre tiplerini üretebilir (bakınız Şekil 20.21). Diğeri ise kemik, kıkırdak, yağ, kas ve kan damarlarının astarları şeklinde farklılaşabilir. Şaşırtacak bir şekilde, erişkin bireylerin beyinlerinin kök hücre içerdiği bulunmuştur. Bunlar beyinde belirli tipte sinir hücrelerini üretmeye devam etmektedirler. Araştırıcılar yakın zamanda, cilt, saç, göz ve diş özünde kök hücreleri bulunduğunu rapor etmişlerdir. Her ne kadar ergin hayvanlar çok az sayıda kök hücreye sahip ise de, bilim insanları bu hücreleri çeşitli dokulardan tanımlamayı ve izole etmeyi ve hatta bazı durumlarda kültür ortamında büyütmeyi öğrenmektedirler. Doğru kültür koşulları ile (örneğin, özel büyüme faktörlerinin ortama katılmasıyla), ergin hayvanlardan kültüre alınmış kök hücreleri, her ne kadar hiçbiri ES hücreleri kadar çok yönlü olmasa da, birden fazla özelleşmiş hücre tipine farklılaştırılmıştır.

Farklılaşmaya ilişkin değerli bir bilgi kaynağı oluşturan embriyonik ya da ergin kök hücre araştırmalarının tıpta çok büyük uygulama potansiyeli bulunmaktadır. Sonuçta, kök hücrelerinin, zarar görmüş ya da hastalıklı organlara verilmesi amaçlanmaktadır: örneğin, tip 1 diyabetli insanlar için insülin üreten pankreas hücreleri, Parkinson ya da Huntington hastalığı olan insanlar için bazı tip beyin hücreleri gibi. Kemik iliğinden alınan ergin kök hücreler, uzun bir süredir, kalıtsal hastalık ya da kanserin ışınla tedavisi nedeniyle bağışıklık sistemleri işlevini yitirmiş olan hastalarda bağışıklık sisteminin bir kaynağı olarak kullanılmaktadır.

Ergin kök hücrelerinin gelişimle ilgili potansiyelleri belirli dokularda sınırlanmıştır. ES hücreleri, ergin kök hücrelere göre, tıbbi operasyonların çoğunda daha fazla umut vermektedir. Çünkü ES hücreleri **pluripotent** olup, pek çok farklı hücre tipine farklılaşabilmektedir. Bununla birlikte, şu ana kadar ES hücrelerini elde etmenin tek yolu bunların insan embriyolarından toplanmasıdır. Bu durum etik ve siyasi tartışmalar doğurmuştur.

Şu an ES hücreleri, kısırlık tedavisi gören hastaların bağışlarından ya da bağışlanan embriyolardan izole edilen hücrelerden orijinal olarak oluşturulan uzun süreli hücre kültürlerinden elde edilmektedir. Eğer bilim insanları, insan embriyolarını blastosit evresine kadar klonlamış olsalardı, gelecekte bu tür klonları ES hücrelerinin kaynağı olarak kullanabilirlerdi. Ayrıca, tedavi amaçlı, belirli bir hastalığı olan insandan alınan verici bir çekirdek ile, o hastaya uygun ve bu nedenle o hastanın bağışıklık sistemi tarafından reddedilmeyen tedavi için ES hücrelerini üretebilirlerdi. Klonlamanın başlıca amacı, hastalık tedavisi için ES hücreleri üretmek olduğunda, bu işlem *terapötik klonlama* olarak isimlendirilmektedir. Her ne kadar insanların çoğu, insanların üreme klonlanmasının etik dışı olduğuna inansa da, terapötik klonlanmanın moral boyutu ile ilgili görüşler değişmektedir.

Şu an anlaşmazlığın çözülmesi, büyük bir zorunluluk olarak gözükmemektedir. Çünkü araştırıcılar ibreyi tekrardan tamamen farklılaşmış hücrelere döndürmüşlerdir. Bu hücreleri, ES hücreleri gibi iş görmeleri için yeniden programlamaktadırlar. Müthiş zorluklar çıkaran bu çalışma, 2007'de başarılmıştır. Bu başarı, ilk olarak sıçan cilt hücrelerini kullanan laboratuvarlara, daha sonra da insan cilt ve diğer organ ya da dokuları kullanan diğer gruplara aittir. Araştırıcılar, bütün bu durumlar altında, farklılaşmış hücreleri ES hücreleri şeklinde değişime uğratmışlardır. Bunun için, "kök hücredeki" kontrol edici dört adet düzenleyici genin fazladan klonlanmış kopyalarını aktarmada retrovirüsleri kullanmışlardır. O zaman gerçekleştirdikleri bütün testler, *indüklenmiş pluripotent kök (iPS) hücreleri* olarak bilinen, değişime uğratılmış hücreler ES hücrelerinin gerçekleştirebildikleri her şeyi yapabildiklerini göstermiştir. Bununla birlikte, kısa bir süre önce, birkaç araştırma grubu, iPs ve ES hücreleri arasında gen ifadesi ve hücre bölünmesi gibi diğer hücre işlevlerinde farklılıklar olduğunu ortaya koymuşlardır. En azından bu farklılıklar tamamen anlaşılıncaya değin, ES hücreleri üzerindeki çalışma kök hücre tedavilerinin geliştirilmesine katkı yapmayı sürdürecektir. (Aslında, ES hücreleri olasılıkla her zaman temel araştırma konusu olacaktır.) Bu arada, bu çalışma eldeki iPS hücreleri kullanılarak geliştirilmektedir.

İnsan iPS hücrelerinin başlıca iki potansiyel kullanımı bulunmaktadır. Bunlardan ilki, hastalardan alınan hücreler İPS hücreleri şeklinde üretilmek üzere yeniden programlanmaktadır. Bu iPS hücreleri, hastalıkların araştırılması ve potansiyel tedaviler için model hücre olarak iş görebilir. Tip 1 diyabetli, Parkinson hastalığı çeken ve en az bir düzine diğer hastalığı olan bireylerden insan iPS hücre hatları geliştirilmiştir. İkincisi, yenileyici tıp alanında, bir hastanın kendi hücreleri iPS hücreleri şeklinde yeniden programlanabilmiş ve daha sonra işlevsiz dokuların yerini almasında kullanılmıştır (**Şekil 20.22**). Bu amaçla, iPS hücrelerini özel hücre tipine dönüştürmek için geliştirilen teknikler yoğun bir araştırma konusu olup, bunlardan birinde daha önce başarı sağlanmıştır. Bu şekilde oluşturulan iPS hücreleri sonuçta herhangi bir insan yumurtası ya da embriyoları kullanılmaksızın, hastalar için kişiye özgün "yedek" oluşturabilmiştir. Böylece etik sorunla ilgili itirazların çoğu önlenmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 20.3

1. Mevcut bilgilere dayanılarak, Şekil 20.18'deki iki çeşit verici çekirdekten gelişmiş kurbağa iribaşlarında yüzde olarak farklılığı nasıl açıklardınız?
2. Eğer Şekil 20.17'de gösterilen tekniği kullanarak bir havuç klonlamış olsaydınız, oluşan yavru bitkilerin ("klonlar") hepsi aynı mı olurdu? Neden ya da neden değil?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Şiddetli tip 1 diyabeti tedavi etmek için iPS hücrelerini kullanmak isteyen bir doktor olsaydınız, ne tür bir yeni teknik geliştirmeniz gerekirdi?
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 20.17'deki bir havuç hücresini, Şekil 18.18'deki (s. 369) tamamen farklılaşmış bir kas hücresi ile farklı hücre tiplerini oluşturma potansiyeli bakımından karşılaştırınız.

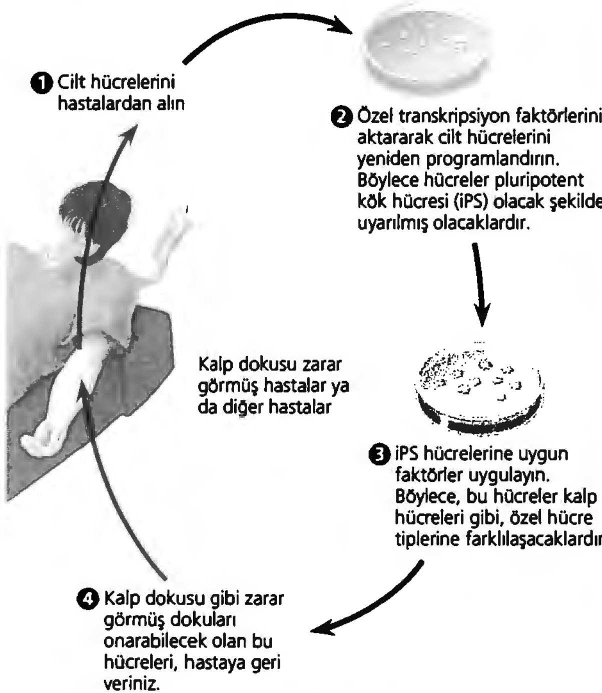
Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

▼ Şekil 20.22
ETKİ

Yenileyici Tıpta Uyarılmış Pluripotent Kök Hücrelerin (iPS) Etkisi

Embriyonik kök hücrelerin (ES) bir organizmadaki her bir hücreyi oluşturabilmesine karşın, embriyonik kök hücre kaynağı olarak insan embriyolarının kullanılması tartışmalıdır. Bazı araştırma grupları tamamen farklılaşmış hücreleri ES hücreleri olarak iş görebilen, pluripotent gövde (iPS) hücreleri olarak yeniden programlamak için benzer işlemler geliştirmişlerdir. Bu teknik, kök hücrelerin özellikleri olan transkripsiyon faktörlerinin, cilt hücreleri gibi farklılaşmış hücrelere aktarılmasına dayanmaktadır.

NİÇİN ÖNEMLİ Kalp hastalıkları, diyabet ya da Alzheimer hastalarının cilt hücreleri, iPS hücrelerine dönüştürülmek üzere, yeniden programlanacaktır. iPS hücrelerini kalp, pankreas ya da sinir sistemi hücrelerine dönüştürmek için işlemler geliştirilince, hastanın kendi iPS hücreleri, hastalığın tedavisinde kullanılabilecektir. Bu teknik, daha önce, bir farede orak-hücre hastalığının tedavisinde başarılı bir şekilde kullanılmıştır. Bu fare, söz konusu hastalığın oluşması için daha önceden kalıtsal olarak değişime uğratılmıştır. Aşağıdaki şekilde, araştırıcılar, iPS'lerde istenen farklılaşmayı nasıl başlatabileceklerini öğrenince, bu tedavinin insanlara nasıl uygulanabileceğini gösterilmiştir.



EK OKUMA G. Vogel ve C. Holden, Field leaps forward with new stem cell advances, Science 318:1224-1225 (2007); K. Hochedinger, Your inner healers, *Scientific American* 302:46-53 (2010).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer organlar bir vericiden bir hastaya aktarılırsa, hastanın bağışıklık sistemi nakledilen organı reddedebilir. Bu durumun ciddi ve sıklıkla öldürücü sonuçları vardır. Dönüştürülmüş iPS hücrelerinin kullanılması aynı riski yaratır mı? Neden ya da neden değil?

KAVRAM **20.4**

DNA teknolojisinin pratik uygulamaları çeşitli yönlerden hayatımızı etkilemektedir

Haberlerde hemen her gün DNA teknolojisini duymak mümkündür. Konu tıpta yeni ve umut veren bir uygulama olmakla birlikte, bu alan, DNA teknolojisi ve gen mühendisliğinden yararlanan çok sayıdaki alandan sadece biridir.

Tıptaki Uygulamaları

DNA teknolojisinin önemli kullanımlarından biri, mutasyonları kalıtsal hastalıklarda rol oynayan insan genlerinin belirlenmesidir. Bu keşifler, teşhise, tedaviye ve hatta böyle durumları önlemeye yol açabilir. DNA teknolojisi, aynı zamanda AIDS'ten romatizmaya, "kalıtsal olmayan" hastalıkların anlaşılmasına katkı yapmaktadır. Çünkü bir kimsenin genleri bu hastalıklara duyarlılığı etkiler. Bunun ötesinde, bu tip hastalıklar etkilenmiş hücrelerde ve sıklıkla hastanın bağışıklık sistemindeki gen ifadesinde değişiklikleri içerir. Şekil 20.1'de görüldüğü gibi, araştırıcılar, sağlıklı ve hastalıklı dokularda gen ifadesini karşılaştırmak için DNA mikroarray testleri kullanarak belirli hastalıklarda açılan ve kapanan genleri bulmayı ummaktadırlar. Bu genler ve ürünleri, önleme ya da tedavi için potansiyel hedef oluşturmaktadır.

Hastalıkların Teşhisi ve Tedavisi

Bulaşıcı hastalıkların teşhisinde DNA teknolojisi yeni bir sayfa açmıştır. Özelde, patojenlerin izlenmesinde PCR ve etiketli nükleik asit probları kullanılmaktadır. Örneğin, HIV'nin RNA genomunun dizisi bilindiğinden, kan ve doku örneklerinde HIV RNA'sını çoğaltmak ve belirlemek için RT-PCR kullanılabilir (bakınız Şekil 20.13). RT-PCR, başka yolla teşhisi zor olan, bulaşıcı bir ajanı saptamanın en iyi yoludur.

Tıpçılar, şu an, bu hastalıklarla ilgili hedef genleri hedef alan primerler ile PCR kullanarak insanlarda yüzlerce kalıtsal hastalığı teşhis edebilmektedirler. Çoğaltılan DNA ürünlerinin gen dizileri belirlenmektedir. Bu, hastalığa neden olan mutasyonun varlığını belirlemek için yapılmaktadır. Orak hücre hastalığı, hemofili, kistik fibrozis, Huntington hastalığı ve Duchenne kas distrofisi gibi insan hastalıklarının genleri şu ana kadar belirlenenler arasındadır. Bu hastalıklardan muzdarip bireyler, hatta doğum öncesi olmak üzere, çoğunlukla belirtiler ortaya çıkmadan önce teşhis edilebilmektedir. PCR, aynı zamanda, belirti göstermeyen, fakat potansiyel olarak zararlı çekinik allellerin taşıyıcılarını belirlemede de kullanılmaktadır. Bu amaçla Southern blotting tekniğinin yerini PCR almıştır.

Daha önce öğrendiğiniz gibi, genom boyutunda yapılan bağlantı çalışmaları sayesinde hastalığa neden olan allellerle bağlantılı olan SNP'lerin (tek nükleotid polimorfizmi) yeri belirlenmiştir. Bireyler anormal allelin varlığını gösteren bir SNP'nin bulunup bulunmadığı için teste tabi tutulabilir. Belirli SNP'lerin bulunuşu kalp hastalığı, Alzheimer ve bazı

tip kanserler açısından risk artışı ile ilişkilendirilmektedir. Bu gibi risk faktörleri için bireylere genetik test uygulayan şirketler daha önce saptanmış, bağlantılı SNP'lerin varlığını araştırmaktadırlar. Bir bireyin kendi sağlığı ile ilgili riskleri bilmesi yararlı olabilir. Tabii ki, bu tür kalıtsal testler, sadece ilişkileri yansıtır, ancak bir öngörüde bulunmaz.

Bu bölümde tanımlanmış teknikler, aynı zamanda hastalık tedavisindeki ilerlemeleri de hızlandırmıştır. Genom boyutunda ilişkileri araştıran bilim insanları meme kanseri hastalarında pek çok genin ifadesini analiz ederek 70 gen belirlemişlerdir. Bu 70 genin ifade olma özelliği kanserin tekrarlanıp tekrarlanmama olasılığı ile ilişkilendirilmiştir. Düşük riskli hastaların tedavi olmaksızın on yıllık bir sürede % 96'lık bir yaşama oranına sahip oldukları düşünülürse, gen ifadesi analizleri doktorlara ve hastalara tedavi için değerli bilgiler sağlamaktadır.

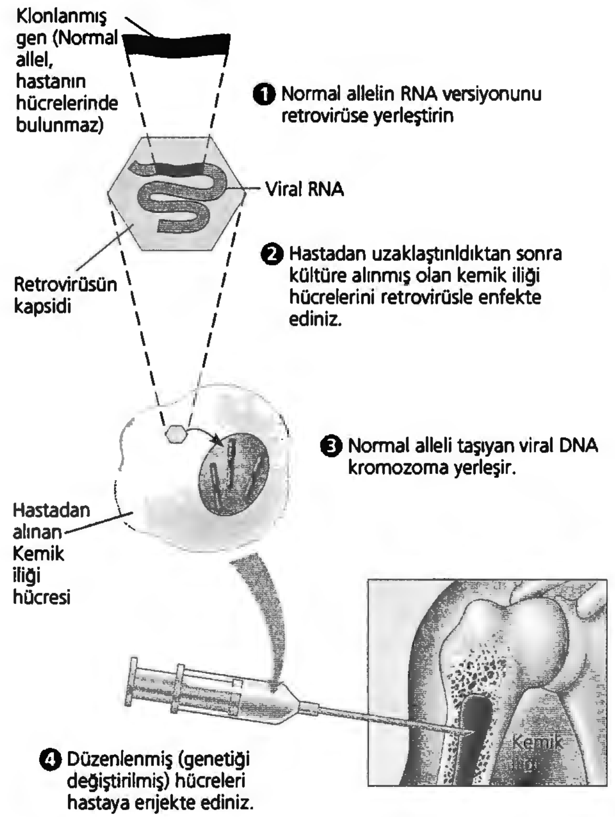
Pekçok insan, "kişiselleşmiş tıplı" bir geleceğin hayalini kurmaktadır. Buna göre, her bir kişinin kalıtsal profilini, özellikle risk altında oldukları hastalık ya da koşullar hakkında bilgi verebilecek ve tedavi seçenekleri açısından yardımcı olabilecektir. Şu an kalıtsal bir profil, SNP'ler gibi bir dizi genetik marker anlamına gelmektedir; fakat, sonuçta bu, her bireyin tam DNA dizisi anlamına gelebilecektir – özellikle sekans belirleme işlemi yeterince ucuzlayınca.

İnsan Gen Tedavisi

Gen terapisi -ilaçla tedavi amacıyla hasta bireylere gen aktarılması- tek bir kusurlu gene bağlı, nispeten az sayıdaki hastalıkların tedavisinde büyük bir potansiyele sahiptir. Kuramsal olarak, bozuk bir genin normal bir alleli hastalıktan etkilenmiş dokunun somatik hücrelerine yerleştirilebilir.

Somatik hücrelerde gen tedavisinin sürekli olabilmesi için, normal alleli alan hücrelerin, hastanın yaşamı boyunca çoğalan tipte olması gerekir. Kan ve bağışıklık sisteminin bütün hücrelerini oluşturan kök hücreleri içeren kemik iliği hücreleri bunun başlıca adayıdır. **Şekil 20.23**'de bir bireyde gen terapisinin bir yolu açıklanmıştır. Bu bireyin kemik iliği hücreleri, tek bir genin kusurlu olması nedeniyle yaşamsal önemi olan bir enzimi üretememektedir. Bu tür bir kusur, bir tip şiddetli birleşik bağışıklık yetersizliğine (SCID) neden olur. Eğer tedavi başarılı olursa, hastanın kemik iliği hücreleri eksik proteinin üretmeye başlayacak ve hasta iyileşebilecektir.

Şekil 20.23'te gösterilen işlem SCID'ın gen terapisi seanslarında kullanılmıştır. 2000'de Fransa'da başlayan bir seansta, SCID hastası on genç çocuk aynı işlemle tedavi edilmiştir. Bu hastalardan dokuzu iki yıl sonra önemli ve belirgin bir iyileşme göstermişlerdir. Bu, gen tedavisinin tartışmasız bir başarısıdır. Ancak daha sonra, hastaların üçünde bir kan hücre kanseri tipi olan lösemi görülmüştür. Löseminin gelişmesine iki faktör katkı yapmış olabilir: kan hücrelerinin çoğalmasında yer alan bir genin yanına bir retroviral vektörün yerleşmesi ve aktarılan genin kendisinin bilinmeyen bir işlevi. Ayrıca diğer iki hastalık daha bir ölçüde başarılı bir



▲ **Şekil 20.23 Vektör olarak bir retrovirüsün kullanıldığı gen terapisi.** Bu işlemde, zararsız hale getirilen bir retrovirüs kullanılmaktadır. Bu işlemde, bir retrovirüsün RNA'dan oluşan genomunun bir DNA transkriptini konak hücrenin kromozomunun DNA'sına yerleştirebilme yeteneğini kullanılır (bakınız Şekil 19.8). Retroviral vektörün taşıdığı yabancı gen ifade olursa, hücre ve ondan oluşan hücreler o genin ürününe sahip olacaklardır. Kemik iliği gibi yaşamı boyunca üreyen hücreler gen terapisi için en uygun hücrelerdir.

şekilde gen terapisi ile tedavi edilmiştir: bunlardan biri ilerleyen körlük (Şekil 50.21), diğeri ise sinir sisteminin dejenerasyonudur. Seanslarda sadece birkaç hasta yer almış olmakla birlikte bu başarı, temkinli bir iyimserlik yaratmıştır.

Gen tedavisi, pek çok teknik soru ortaya çıkarmıştır. Örneğin hücrelerin, gen ürününü doğru zaman ve yerde uygun miktarlarda üretebilmesi için, aktarılan genin faaliyeti nasıl kontrol edilebilir? Tedavi edici genin eklenmesinin, hücrenin gerekli diğer işlevlerine zarar vermediğinden nasıl emin olabiliriz? Araştırıcılar DNA'yı kontrol eden elementler ve gen ilişkileri hakkında daha fazla şey öğrendikçe bu tür sorulara yanıt verebilirler.

Teknik zorlukların dışında, gen tedavisi etik sorunlar da doğurmuştur. Eleştirenlerin bazısı herhangi bir şekilde insan genleriyle oynamanın ahlaksızlık olduğuna inanmaktadırlar. Diğerleri ise, genlerin somatik hücrelere aktarılması ile

organların aktarılması arasında temel bir farklılık görmemektedirler. Bilim insanlarının, sonraki nesillerde bir kusurun düzeltilmesi umudu ile insanın gametlerini veren hücrelerini gen mühendisliği ile değişime uğratıp uğratamayacaklarını merak edebilirsiniz. Şu an, bilim camiasında toplulukta hiç kimse bu amaç peşinde koşmamaktadır -bunun çok riskli olduğu düşünülmektedir. Bu tür bir genetik mühendisliği, laboratuvar fareleri üzerinde rutin olarak yapılmaktaysa da, insanlarda benzer genetik mühendisliği ile ilişkili teknik sorunlar sonuçta çözülecektir. Eğer olacaksa, hangi koşullar altında insan germ hücrelerinin genomlarını değiştirmeliyiz? Bu, kaçınılmaz bir şekilde ırk ıslahı uygulamasının önünü açabilecek midir? Irk ıslahı, insan populasyonlarının kalıtsal yapısının istenerek kontrol edilmesidir. Bu sorunları şu an çözemesek de bunların düşünülmesi önem taşımaktadır. Çünkü büyük olasılıkla bu sorunlar, ileride bir noktada karşımıza çıkacaktır.

Eczacılık Ürünleri

İlaç endüstrisi, hastalıkların tedavisinde kullanılabilen ilaçlar geliştirmek için DNA teknolojisi ve genetik araştırmalardan önemli yararlar sağlamaktadır. Eczacılıkla ilgili ürünler, ürünün özelliğine bağlı olarak, ya organik kimya ya da biyoteknolojik yöntemler kullanılarak sentezlenmektedir.

İlaç hammaddesi olarak Küçük Moleküllerin Sentezi Tümör hücresinin yaşaması için yaşamsal önemdeki proteinlerin dizi ve yapılarının belirlenmesi küçük moleküllerin tanımlanmasını sağlamıştır. Bu küçük moleküller bu proteinlerin işlevinin durdurarak belirli kanserlerle savaşmaktadır. Bu ilaçlardan biri olan imatinib (ticari adı Gleevec) küçük bir moleküldür. Bu küçük molekül, özel bir reseptör olan tirozin kinazı engellemektedir (bakınız Şekil 11.7). Bu reseptörün, bir kromozom translokasyonu sonucunda aşırı ifade olması kronik miyelojen lösemiye (CML; bakınız Şekil 15.16) neden olmaktadır. İmatinib ile tedavi edilen CML'nin erken evresindeki hastalarda kanser neredeyse tamamen iyileşmiştir. Benzer etkili ilaçlar, bazı akciğer ve meme kanserlerinin tedavisinde başarı sağlamıştır. Bu yaklaşım sadece moleküler temeli oldukça iyi bilinen kanserler için geçerlidir.

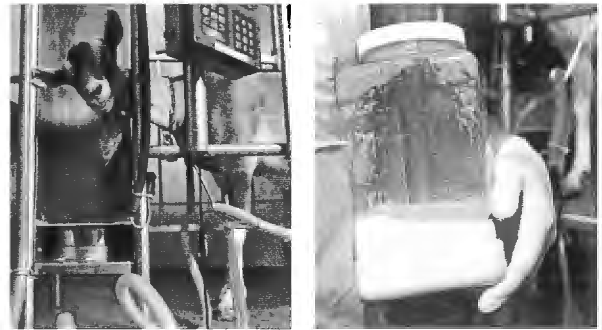
Protein yapısında olan eczacılık ürünleri, hücreler ya da organizmanın kendisi kullanılarak büyük ölçekte sentezlenebilir. Şu an hücre kültürleri daha yaygın kullanılmaktadır.

Hücre Kültürlerinde Protein Üretimi Bu bölümde daha önce, doğal olarak çok küçük miktarlarda oluşan proteinleri büyük miktarlarda üretmek için DNA klonlanması ve gen ifadesi sistemlerini öğrenmiştiniz. Bu tür ifade olma (ekspresyon) sistemlerinde kullanılan konak hücreler, üretilen proteini yapıldığı gibi salgılaması için tasarlanabilir. Böylece o proteinin bilinen biyokimyasal yöntemlerle saflaştırma işlemi basitleştirilmiş olacaktır.

Bu Şekilde "üretilmiş" ilk ilaçlar arasında insan insülini ve insan büyüme hormonu (HGH) bulunmaktadır. Amerika Birleşik Devletleri'nde diyabetli yaklaşık 2 milyon hasta hastalığın kontrolünde insüline bağımlıdır. İnsan büyüme hormonu, HGH miktarının yetersizliğinin neden olduğu bir cücelik tipi ile doğan çocukları iyileştirmektedir. Gen mühendisliği yoluyla üretilen diğer bir eczacılık ürünü, doku plazminojen aktivatördür (TPA). TPA, kalp krizinden kısa bir süre sonra uygulanınca, kandaki pıhtıların parçalanmasına yardım eder ve daha sonraki kalp ataklarını riskini azaltır.

"Eczacılık" Hayvanları Tarafından Protein Üretimi İlaç bilimcileri, bazı durumlarda, büyük miktarlarda protein üretmek için hücre sistemleri kullanmak yerine, hayvanın kendisini kullanmaktadırlar. Bu bilim insanları, bir hayvan genotipinden aldıkları bir geni, çoğunlukla farklı bir türden olmak üzere, diğer bir bireyin genomuna aktarırlar. Gen aktarılan bu bireyler **transgenik hayvan** olarak isimlendirilir. İlaç bilimcileri, bunu yapmak için alıcı türün bir dişisinden yumurtaları uzaklaştırır ve onları *in vitro*da döller. Bu sırada, verici organizmadan istenen geni klonlamışlardır. Daha sonra, klonlanmış DNA'yı doğrudan döllenmiş yumurtanın çekirdeğine enjekte ederler. Bazı hücreler yabancı DNA'yı, yani transgeni, kendi genomları ile bütünleştirerek yabancı geni ifade ederler. Daha sonra geni değiştirilmiş embriyolar cerrahi bir operasyonla taşıyıcı bir anneye yerleştirilirler. Eğer bir embriyo başarılı bir şekilde gelişirse, sonuçta transgenik bir hayvan oluşur ve bu hayvan yeni, "yabancı" geni ifade eder.

Aktarılmış genin, büyük miktarlarda üretilmesi istenen bir proteini kodlaması sağlanırsa, bu transgenik hayvanlar "farmösötik" fabrikalar olarak iş görebilirler. Örneğin, antithrombin gibi bir insan kan proteininin transgeni bir keçinin genomuna yerleştirilebilir. Böylece aktarılan genin ürünü, bu keçinin sütünde salgılanır (**Şekil 20.24**). Daha sonra protein sütten saflaştırılır (bir hücre kültüründen saflaştırmaya göre daha kolaydır). Araştırıcılar, transgenik tavuk da üretmişlerdir. Bu tavuklar yumurtalarında transgen ürününü büyük miktarlarda ifade etmektedirler. Biyoteknoloji şirketleri, mühendislik için hangi hayvanları kullanacaklarına karar vermek için hayvanların çeşitli özelliklerini göz önünde bulundurmaktadırlar. Örneğin, keçiler sığırlardan daha hızlı ürerler. Ayrıca, tavşan gibi diğer hızlı üreyen me-



▲ **Şekil 20.24 "Eczane" hayvanları olarak keçiler.** Bu transgenik keçi antithrombin isimli bir insan kan proteini kodlayan bir gen taşımakta ve bu proteini sütünde salgılamaktadır. Bu proteini sentezleyemedikleri için nadir bir kalıtsal hastalıktan muzdarip hastaların kan damarlarında kan pıhtıları oluşmaktadır. Keçi sütünden kolayca saflaştırılan bu protein söz konusu hastaların tedavisinde kullanılmak üzere Birleşik Devletlerde ve Avrupa'da ruhsatlandırılmıştır.

melilerin sütüne göre, keçi sütünden daha fazla protein elde etmek mümkündür.

İnsanlar tarafından kullanılmak üzere transgenik çiftlik hayvanlarında üretilmiş insan proteinleri, bazı yönlerden doğal olarak üretilen insan proteinlerinden farklılık gösterir. Bunun nedeni olasılıkla protein modifikasyonundaki gizli değişikliklerdir. Onun için, bu tür proteinler, çok dikkatli test edilmelidirler. Böylece, bu proteinleri kullanacak olan hastalarda alerjik reaksiyonlar ya da diğer zararlı etkiler yaratmaları (ya da çiftlik hayvanlarından kirleticileri almaları) önlenmiş olacaktır.

Adli Tıp Kanıtları ve Genetik Profiller

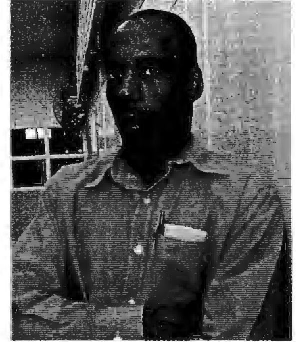
Şiddet içeren suçlarda, vücut sıvıları ya da küçük doku parçaları, olay yerinde, elbiselerde, kurban ya da saldırganın diğer eşyalarında bırakılabilir. Yeterli miktarda kan, sperm ya da doku bulunması halinde, adli tıp laboratuvarları kan ya da doku tipini saptayabilir. Bu amaçla özel hücre yüzeyi proteinlerini belirlemek için antikorlar kullanılır. Ancak bu tür testler göreceli olarak büyük miktarlarda taze örnek gerektirir. Ayrıca, pek çok insanın kan ve doku tipi aynı olduğundan, bu yaklaşım sadece bir kuşkuyu ortadan kaldırabilir; ancak suçla ilgili kuvvetli bir kanıt sağlayamaz.

Buna karşın, DNA testleri, büyük bir kesinlikle suçlu bireyleri belirleyebilir. Çünkü her bir bireyin DNA dizisi kişiye özgüdür (birbirinin aynı olan ikizler hariç). Populasyonda değişiklik gösteren genetik markörler, o bireye özgü genetik markör setini ya da **genetik profilini** belirlemek için herhangi bir kimsede analiz edilebilir.(Adli bilimciler tarafından "DNA parmak izinin" yerine bu terim tercih edilmektedir. Adli bilimciler, bir jel üzerinde bir parmak izine benzeyen, gözle görülebilen DNA parmak izinden çok, bu markörlerin kalıtsal yönünü vurgulamak isterler). FBI, adli bilimlerde DNA teknolojisini 1988'de kullanmaya başlamıştır. FBI, DNA örneklerindeki bezerlikleri ve farklılıkları belirlemek için Southern blotting ile RFLP'yi kullanmıştır. Bu yöntem daha önceki yöntemlere göre, çok daha az miktarda kan ya da doku örneği gerektirmektedir -yaklaşık sadece 1.000 hücre yeterlidir.

Günümüzde, adli bilimciler çok daha duyarlı bir yöntem kullanmaktadırlar. Bu yöntem, **kısa tandem tekrarları (STR)** olarak isimlendirilen genetik markörlerin uzunluğundaki değişikliklerin belirlenmesine dayanır. STR'ler genomun özel bölgelerinde iki ile beş baz dizisinin arka arkaya tekrarlanan birimleridir. Bu bölgelerdeki tekrar sayısı kişiden kişiye büyük değişiklik gösterir (polimorfik). Bir bireydeki bir STR'nin iki alleli bile birbirinden farklı olabilir. Örneğin bir bireyin, bir genom lokusunda 30, diğer homologunda ise 15 kez tekrarlanan ACAT dizisi bulunabilir. Buna karşılık, diğer bir birey her bir kromozomda bu lokus üzerinde 18 tekrara sahip olabilir. (Bu iki genotip iki tekrar sayısı ile ifade edilebilir: 30,15 ve 18,18.) Belirli STR'leri çoğaltmak için PCR kullanılır. Bu işlemde farklı renkli flüoresans yapan işaretleyicilerle etiketlenmiş olan primer setleri kullanılır; daha sonra bölgenin uzunluğu ve böylece tekrarların sayısı elektroforez ile belirlenebilir. Southern blotting gerektirmediğinden bu yöntem RFLP analizinden daha hızlıdır. PCR basamağı, DNA kötü durumda ya da çok az olsa bile yöntemin kullanılmasına izin verir. 20 kadar az sayıda hücre içeren bir doku örneği PCR'da çoğaltmak için yeterli olabilir.

Örneğin bu yöntem, bir cinayet söz konusu olduğunda, şüphelide, kurbanda ve suç mahallinde bulunan az miktardaki kandaki DNA örneklerinin karşılaştırılmasında kullanılabilir. Adli bilimciler DNA'nın seçilmiş, sadece birkaç kısmını test ederler -bu kısım genellikle 13 STR markörüdür. Bununla birlikte, bu az miktardaki markör seti bile adli açıdan kullanılabilir genetik profil sağlar. Çünkü iki insanın (birbirinin aynı olan ikizler hariç) tam olarak aynı STR setine sahip olması son derece düşük bir olasılıktır. Kar amacı gütmeyen bir kuruluş olan Masumiyet Projesi, kendini, yanlış hüküm verilmiş kararları tersine döndürmeye adamıştır. Bu kuruluş bu amaçla, eski vakaların yeniden ele alınması için suç yerinden alınmış arşivdeki örneklerin ATR'larını kullanılmaktadır. 2010'a kadar, 250'den daha fazla suçsuz insan bu grubun adli ve yasal çalışması sonucu hapishaneden salıverilmiştir (**Şekil 20.25**).

Genetik profil aynı zamanda diğer amaçlar için de kullanılabilir. Bir annenin, çocuğunun ve iddia edilen babanın DNA'sının karşılaştırılması ile babalık ile ilgili sorun ortadan tamamen kalkmaktadır. Bazen babalık tarihsel açıdan da il-



(a) 1984'te, Earl Washington, Rebecca Williams'ın ırzına geçtikten sonra öldürmekten suçlu bulunarak ölüme mahkum edilmiştir. Kanıtla ilgili yeni şüpheler üzerine 1993'te cezası yaşam boyu hapis cezasına çevrilmiştir. 2000'de, Suçsuzluk Projesi adına çalışan adli tıpçılar tarafından yapılan STR analizleri Earl Washington'un kesinlikle suçsuz olduğunu göstermiştir. Bu resim, 17 yıl hapishanede geçirdikten sonra salıverilmeden hemen önce çekilmiştir.

Örneğin kaynağı	STR markörü 1	STR markörü 2	STR markörü 3
Kurbanın üstündeki sperm	17,19	13,16	12,12
Earl Washington	16,18	14,15	11,12
Kenneth Tinsley	17,19	13,16	12,12

(b) STR analizinde, bir DNA örneğindeki seçilmiş STR markörleri PCR ile çoğaltılır ve PCR ürünleri elektroforezle birbirinden ayrılırlar. Bu işlem, ilgili örnekte her bir STR lokusu için kaç tekrarın mevcut olduğunu gösterir. Bir birey her bir STR lokusu için iki allele sahiptir. Bunların her birinde belirli bir sayıda tekrar bulunur. Bu tablo üç örnekte üç STR markörü için tekrar sayısını göstermektedir: kurbanın üzerinde bulunan sperm, Washington'dan elde edilen ve başka bir suçtan hapishanede bulunan Kenneth Tinsley'den elde edilen. Bu ve diğer STR bulguları (burada gösterilmeyen) Washington'u temize çıkarmış ve Tinsley'in cinayetten suçlu bulunmasını sağlamıştır.

▲ **Şekil 20.25 STR analizi suçsuz bir adamın serbest kalmasında kullanılmıştır.**

gınçtır: Genetik profiller, Thomas Jefferson ya da onun yakını erkek akrabalarından birinin, köleleri olan Sally Hemings'in çocuklarından en azından birinin babası olduğuna ilişkin kuvvetli kanıtlar sağlamıştır. Genetik profiller aynı zamanda kitlesel ölümlerin kurbanlarını da belirleyebilir. Bu yöndeki en büyük çaba, 2001'de, Dünya Ticaret Merkezindeki saldırıdan sonra gösterilmiştir; kurbanların kalıntılarına ait 10.000'den fazla örnek, bu kurbanlara ait diş fırçaları gibi kişisel eşyalardan alınan DNA örnekleri ile karşılaştırılmıştır. Sonuçta, adli bilimciler bu yöntemleri kullanarak yaklaşık 3.000 kurbanı teşhis etmeyi başarmışlardır.

Genetik profil ne kadara gerçekçidir? Bir DNA örneğinde daha fazla sayıda markörün incelenmesi, profilin o bireye özgü olma olasılığını artırır. 13 markör ile yapılan STR analizlerinin kullanıldığı adli vakalarda, iki insanın DNA profillerinin aynı olma olasılığı on milyarda bir ile birkaç trilyonda bir arasındadır. (karşılaştırma yapmanız için, 2009'da dünya nüfusu yaklaşık 6.8 milyar idi.) Tam olasılık, o markörlerin genel populasyondaki sıklığına bağlıdır. Çeşitli ortak markörlerin farklı etnik gruplarda ne denli yaygın olduğuna ilişkin bilgiler kritik önemdedir. Çünkü bu markörlerin sıklıkları etnik gruplar ve belirli bir etnik grup arasında ve populasyonun tamamında önemli farklılıklar gösterebilir. Adli bilimciler sıklıkla ilgili daha fazla bulgu ile çok gerçekçi hesaplamalar yapabilirler. Sonuçta, genetik profiller, hala veri yetersizliği, insan hatası, ya da kusurlu kanıtların ortaya çıkardığı sorunlara rağmen, yasal uzmanlar ve bilim insanları tarafından inandırıcı kanıt olarak kabul edilmektedir.

Çevrenin Temizlenmesi

Belirli mikroorganizmaların kimyasalları belirgin bir şekilde dönüştürebilme yetenekleri çevrenin temizlenmesinde giderek daha fazla kullanılmaktadır. Bu mikroorganizmaları büyütme gereksinimi doğrudan kullanımlarını engelliyor olsa da, günümüzde bilim insanları bu mikroorganizmaların değerli metabolik yeteneklerinden sorumlu genleri diğer mikroorganizmalara aktarmaktadırlar. Bu değişime uğratılmış mikroorganizmalar daha sonra çevresel sorunların iyileştirilmesinde kullanılabilmektedirler. Örneğin, pek çok bakteri çevreden bakır, kurşun, ve nikel gibi metalleri alabilir ve bu metalleri bakır sülfat ya da kurşun sülfat gibi bileşikler haline getirebilir. Bu tür bileşikler kolaylıkla elde edilebilir. Kalıtımı değiştirilmiş mikroorganizmalar hem minerallerin elde edildiği madencilikte (özellikle cevher rezervleri tükendiğinde) ve hem de oldukça zehirli maden atıklarının temizlenmesinde önemli olabilir. Biyoteknologlar aynı zamanda klorlanmış hidrokarbonları ve diğer zararlı bileşikleri parçalayabilen mikropları değişime uğratmaya çabalamaktadırlar. Bu mikroplar, atık su arıtım tesislerinde ya da bileşikler üreticiler tarafından çevreye verilmeden önce kullanılabilmektedir.

Tarımsal Uygulamaları

Bilim insanları tarımsal yönden önemli bitki ve hayvanların genomları hakkındaki bilgilerini artırmaya çabalamaktadırlar. Onlar, belirli bir dönem, tarımda verimliliği artırmak için DNA teknolojisi kullanmışlardır. Hem canlı hayvanlar (hayvancılık) ve hem de bitkilerde binlerce yılda doğal olarak ortaya çıkan mutasyonlar ve genetik rekombinasyonlar araştırılmıştır.

Daha önce açıkladığımız gibi, DNA teknolojisi ile transgenik hayvanlar üretilebilir. Böylelikle, seçilime dayalı ıslah süreci hızlandırılır. Transgenik hayvan üretmenin amacı genellikle geleneksel ıslah amacı ile örtüşmektedir -örneğin, bir koyunu daha iyi yün veren bir koyun, eti daha ince olan domuz ya da daha kısa sürede erginliğe ulaşacak bir sığır üretmek bunlar arasındadır. Örneğin, bilim insanları, bir sığır soyunda daha büyük kas (kaslar yediğimiz etin büyük bir bölümünü oluşturur) gelişimini sağlayan bir geni tanımlamış ve klonlamıştır. Daha sonra bu geni diğer sığırlara, hatta koyuna aktarmışlardır. Bununla birlikte, verimliliğin düşmesi ya da hastalığa karşı direncin azalması, diğer türlerin genini taşıyan çiftlik hayvanları arasında yaygın bir durumdur. Hayvan sağlığı ve iyi hali, transgenik hayvan geliştirirken göz önüne alınması gereken önemli konulardandır.

Tarım bilimcileri önceden bir dizi kültür bitkisine istenen özelliklerin genlerini aktarmıştır. Olgunlaşmanın geciktirilmesi, çürüme ve hastalıklara direnç bunlar arasındadır. Çok belirgin bir şekilde, bitkilerin genini değiştirmek çoğu hayvanınkinden daha kolaydır. Kültür ortamında büyütülen bir dokunun tek hücresi tam bir ergin bitki oluşturabilir (bakınız Şekil 20.17). Dolayısıyla, sıradan bir somatik hücrede genetik değişimler yaratıldıktan sonra bu hücre yeni özellikler taşıyan bir organizma üretiminde kullanılabilir.

Bitki hücrelerine yeni genlerin aktarılmasında en yaygın kullanılan vektör, bir plazmidtir. **Ti plazmid** olarak isimlendirilen bu plazmid, toprak bakterisi *Agrobacterium tumefaciens*'e aittir. Bu plazmid T-DNA olarak bilinen kendi DNA'sının bir kısmını konak bitki hücrelerinin kromozomlarındaki DNA ile birleştirir. Araştırıcılar, vektör amaçlı olarak, hastalık yapmayan (yabani versiyonun aksine) ve T DNA'sının sınırları içinde istenen genleri taşıması için daha önce gen mühendisliği ile düzenlenmiş olan plazmid versiyonları ile çalışmaktadırlar. **Şekil 20.26**'da (bir sonraki sayfada) transgenik bitki üretiminde Ti plazmid kullanılan bir yöntem açıklanmıştır.

Genetik mühendisliği, hızla, geleneksel bitki ıslahı programlarının yerini almaktadır. Bu özellikle, herbisit ya da zararlılara karşı direnç gibi kullanışlı özellikler için bu geçerlidir. Bu özellikler bir ya da birkaç gen tarafından belirlenmektedir. Bitkinin herbisitlere karşı direncini artıran bir bakteri geni ile değişime uğratılmış kültür bitkileri, yabani otlar ortadan kaldırılırken büyümesini sürdürebilmektedir. Yok edici böceklere karşı direnç gösterebilen, genetik mühendisliği yoluyla olarak değişime uğratılmış kültür bitkileri kimyasal insektisitlere gereksinimi azaltmaktadır. Hindistan'da, kıyılarda yetişen bir mangrove bitkisinden birkaç çeltik çeşidine bir tuzluluk stres geninin aktarılması sonucu çeltik bitkileri, deniz suyuna göre üç kat daha fazla tuzlu olan suda yaşayabilmişlerdir. Genetik mühendisliğin bu başarısını gerçekleştiren araştırma kurumu sulanan bütün tarım alanlarının üçte birinde aşırı sulama ve gübre kullanımın nedeniyle yüksek tuzluluk sorunu ortaya çıktığı, bunun da besin üretimi için büyük bir tehlike oluşturduğunu bildirmişlerdir. Dolayısıyla, tuzluluğa dirençli bitkiler dünya genelinde çok değerlidirler.

▼ **Şekil 20.26** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Transgenik Bitkiler Üretmek için Ti Plazmid Kullanımı

UYGULAMA Zararlılara ve herbisitlere direnç, olgunlaşmanın geciktirilmesi ve besin değerinin artışı gibi kullanışlı özellikler kazandıran genler bir bitki çeşidinden ya da türünden diğerine aktarılabilir. Bunun için vektör olarak Ti plazmidi kullanılabilir.

TEKNİK

❶ Ti plazmidi *Agrobacterium tumefaciens*'ten izole edilmiştir. Konak hücrenin genomu ile bütünleşen plazmid segmenti T DNA olarak isimlendirilir.

❷ İlgili yabancı gen, Şekil 20.4'te gösterilen yöntemler kullanılarak T DNA'nın ortasına yerleştirilir.

❸ Rekombinant plazmid, elektroporasyon ile kültüre alınmış bitki hücrelerine yerleştirilebilir. Ya da plazmidler *Agrobacterium*'a geri döndürülebilir. Daha sonra genellikle duyarlı bitkilerin yapraklarına sıvı süspansiyon olarak uygulanabilir ve bu uygulama sonucu yapraklar enfekte olur. Plazmid bir bitki hücresine alındığında, onun T DNA'sı hücrenin kromozomlarındaki DNA ile birleşir.



BULGULAR İlgili transgeni taşıyan transforme olmuş hücreler tam bir bitki oluşturabilir. Bu bitki transgenin sağladığı yeni özellikleri taşır.

DNA Teknolojisinin Ortaya Çıkardığı Güvenlikle İlgili ve Etik Sorunlar

Rekombinant DNA teknolojisinin yaratabileceği potansiyel tehlikelere ilişkin ilk kaygılar zararlı yeni patojenlerin üretilebileceği olasılığı üzerinde yoğunlaşmıştır. Örneğin, eğer kanser hücresi genleri bakteri ya da virüslere aktarılsaydı ne olurdu? Bilim insanları, bu tür yaramaz mikroplara karşı korunmak için bir dizi yönerge geliştirmiştir. Bu yönergeler Birleşik Devletler ve diğer bazı ülkelerde resmi hükümet yasaları olarak uygulanmıştır. Laboratuvardaki işlemlerin çok sıkı tutulması güvenlik önlemlerinden biridir. Bu işlemler araştırıcıları, genetiği değiştirilmiş mikroplara karşı korumak ve istenmeden mikropların laboratuvardan kaçmasını önlemek için tasarlanmıştır. Ayrıca, rekombinant DNA deneylerinde kullanılmış olan mikroorganizma ırklarının, laboratuvar ortamının dışında yaşayabilmelerini önlemek için kalıtımları bozulmuştur. Son olarak, tehlike oluşturduğu açık olan bazı deneyler yasaklanmıştır.

Günümüzde, olası zararlar hakkında halkın en büyük kaygısı, rekombinant mikroplardan çok, besin olarak kullanılan, **genetiği değiştirilmiş (GD) organizmalar** üzerinde yoğunlaşmıştır. Bir GD organizması, başka bir türden ya da hata aynı türün diğer bir çeşidinden yapay yolla bir ya da daha fazla gen aktarılmış bir organizmadır. Örneğin, bazı somonlar, daha aktif olan somon büyüme hormonu geni eklenerek genetiksel olarak değişime uğratılmıştır. Bununla birlikte, besin kaynaklarımıza katkı yapan GD organizmalarının çoğu hayvanlardan çok, bitkilerdir.

GD bitkileri Birleşik Devletler, Arjantin ve Brezilya'da yaygındır; bu ülkeler bu tür bitkilere ayrılan alanın dünya genelinde %80'ninden sorumludur. Birleşik Devletlerde mısır, soya fasülyesi ve kanola bitkileri genetiksel olarak değişime uğratılmış olup, GD ürünlerini etiketlenmesi gerekmemektedir. Bununla birlikte, aynı besinler GD devrimine karşı direncin güçlü olduğu Avrupa'da süregelen bir anlaşmazlık konusudur. Pek çok Avrupalı GM ürünlerinin güvenliği ve GD bitkilerini yetiştirmenin yaratacağı olası çevresel sonuçlardan kaygılıdır. 2000'lerin başında, 130 ülkeden delegeler bir Biyogüvenlik Protokolü üzerinde anlaşmışlardır (Her ne kadar Birleşik Devletler anlaşmayı imzalamayı reddetmişse de, ülkelerin çoğunluğu yasanın yanında olduğundan onlar da sonunda kabul etmişlerdir). Bu protokol, ihracatçılardan büyük besin yüklemelerinde mevcut GD organizmaları bildirmelerini istemekte ve ithalatçı ülkenin, ürünlerin çevre ya da sağlık riski oluşturup oluşturmadığına ilişkin karar vermelerini sağlamaktadır. Avrupa ülkeleri o zamandan beri, bazen, Birleşik Devletlerden ve diğer ülkelerden gelen kültür bitkilerini kabul etmemişlerdir. Bu durum ticari anlaşmazlıklar yaratmıştır. Her ne kadar Avrupa topraklarında az sayıda GD bitkisi yetiştiriliyor olsa da, bu ürünler genel olarak yerel pazarlarda başarısız olmuştur. Avrupa'da GD bitkilerinin geleceği belirsizdir.

GD bitkilerine mesafeli yaklaşanlar, transgenik bitkilerin yeni genlerinin yabani bölgelerde yaşayan yakın akrabalarına geçirebileceğinden endişe duymaktadırlar. Örneğin, çimen ve tahıl çimlerinin polen taşınımı yoluyla genlerini

yaygın bir biçimde yabani akrabaları ile değiştirdiklerini biliyoruz. Eğer herbisitler, hastalıklar ya da böcek zararlılarına direnç genleri taşıyan kültür bitkileri, yabanileri ile tozlaşırsa, oluşan nesil, kontrol edilmesi çok zor olan "süper otsu bitkilere" dönüşebilir. Diğer bir kaygı, GD besinlerinin insan sağlığı üzerinde yarattığı olası risklerdir. Bazı insanlar transgenlerin protein ürünlerinin alerjik reaksiyonlara yol açabileceğinden korkmaktadırlar. Her ne kadar bu olasılık yönünde kanıtlar var ise de, GD'leri savunanlar bu proteinlerin alerjik reaksiyonlara neden olanlarını ortadan kaldırmak için önceden test edilebileceklerini bildirmektedirler.

Günümüzde, dünya genelinde hükümetler ve düzenleyici kuruluşlar yeni ürünlerin ve işlemlerin güvenliğini garanti altına alırken, tarım, sanayi ve tıpta biyoteknolojinin kullanımını nasıl kolaylaştıracakları sorunu ile uğraşmaktadırlar. Birleşik Devletlerde biyoteknolojinin bu tür uygulamaları, çeşitli düzenleyici kuruluşlar tarafından potansiyel riskler için değerlendirilmektedir. Besin ve İlaç İdaresi, Çevre Koruma Bürosu, Ulusal Sağlık Enstitüsü ve Tarım Bakanlığı bu kuruluşlar arasındadır. Bu arada, bu kuruluşlar ve halkın, biyoteknolojinin yarattığı etikle ilgili konuları da dikkate alması gerekir.

Biyoteknolojideki gelişmeler insanlar ve pek çok diğer türün tam genomunun elde edilmesini sağlamıştır. Dolayısıyla, genler hakkında büyük bir hazineye sahibiz. Genlerin ve sonuçta bütün genomların nasıl ortaya çıktıkları kadar, belirli genlerin türden türe nasıl farklılık gösterdiklerini sorgulayabiliriz (Bunlar 21. Bölümün konularıdır). Aynı zamanda, bireylerin genomlarının sekanslanma (gen dizilerinin belirlenmesi) hızının artması ve ücretinin düşmesi etikle ilgili önemli sorular ortaya çıkarmıştır. Bir kimsenin kalıtsal bilgisini incelemek kimin hakkı olmalıdır? O bilgi nasıl kullanılmalıdır? Bir kişinin genomu, onun bir işe ya da sigortaya girmesinde bir etmen olmalımı dır? Çevreyle ve sağlığa zararla ile ilgili potansiyel riskler yanında, etikle ilgili kaygılar biyoteknolojinin bazı uygulamalarını yavaşlatacağı görülmektedir. Çok fazla düzenlemenin, temel araştırma ve onun potansiyel yararlarını engelleme tehlikesi her zaman vardır. Bununla birlikte, DNA teknolojisinin gücü ve genetik mühendisliği–binlerce yılda ortaya çıkmış olan türleri çok etkili ve çok hızlı bir şekilde değiştirme yeteneğimiz- tevazu ve ihtiyatlı olmayı gerektirmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 20.4

1. Gen tedavisinde kök hücreleri kullanmanın avantajları nelerdir?
2. Genetik mühendisliği yoluyla kültür bitkilerinin kazanmış olduğu en az üç farklı özelliği liste halinde yazınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir doktor olarak, hepatit A enfeksiyonunu düşündüren semptomlu bir hastanız var, fakat kanda virüse ait proteinleri saptayamadınız. Hepatit A'nın nedeninin bir RNA virüsü olduğunu bildiğinize göre, teşhisinizi desteklemek için hangi laboratuvar testini uygularsınız? Elde edilen bulguların ne anlam taşıdığını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

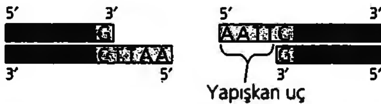
20 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

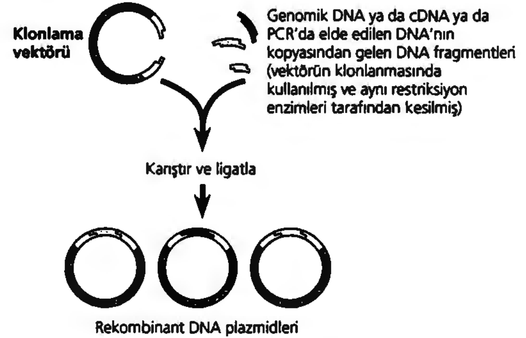
KAVRAM 20.1

DNA'nın klonlanması bir genin ya da diğer DNA parçalarının çok sayıda kopyasının üretilmesini sağlar (ss. 396-405)

- Birlikte, DNA teknolojisi olarak isimlendirilen **gen klonlanması** ve diğer teknikler, DNA'nın değiştirilmesi ve analizi ve de kullanışlı yeni ürünler ve organizmaların üretiminde kullanılabilir.
- **Genetik mühendisliğinde**, bakterinin **restriksiyon enzimleri** DNA moleküllerinin kısa ve özel nükleotid dizileri (restriksiyon bölgeleri) şeklinde kesilmesinde kullanılır. Bunun sonucunda tek iplikli, **yapışkan uçları** olan çift iplikli DNA fragmentleri oluşur.



- Bir DNA kaynağına ait **restriksiyon fragmentleri** üzerindeki yapışkan uçlar başka DNA molekülerinin fragmentleri üzerindeki eşleyici yapışkan uçlar ile baz çifti oluşturabilir; baz çifti oluşturan fragmentlerinin **DNA ligaz** ile kapatılması sonucunda **rekombinant DNA** molekülü oluşur.
- Bir ökaryotik genin bir bakteri plazmidinde klonlanması:



Klonlama vektörleri, plazmidleri ve **bakterinin yapay kromozomlarını (BAC)** içerir. Rekombinant plazmidler konak hücrelere yeniden yerleştirilir. Bunların her biri hücre klonları oluşturmak için bölünür. Bu klonların koleksiyonu, **genomik** ya da **tamamlayıcı DNA (cDNA) kütüphaneleri** olarak saklanır. Bu kütüphaneler bir **nükleik asit probu** ile **nükleik asit hibritleşmesi** kullanılarak ilgili gen için taranır.

- Bazı teknik güçlükler bakteriye ait konak hücrelerde klonlanmış ökaryot genlerinin ifadesini engeller. Uygun **ifade vektörleri** ile birlikte, konukçu hücreler olarak kültüre alınmış ökaryotik

hücrelerin (mayalar, böcek hücreleri ya da kültüre alınmış memeli hücreleri) kullanılması bu sorunların ortadan kalkmasına yardım eder.

- **Polimeraz zincir reaksiyonu (PCR),** *in vitro* olarak hedeflenen özel DNA segmentinin çok sayıda kopyasını üretebilir. Bunun için istenen dizi ve ısıya dayanıklı bir DNA polimeraz içeren primerler kullanılır.

? *Gen klonlama işlemi, rekombinant bir plazmid içeren bir hücre klonunun oluşmasını nasıl sağlar? Açıklayınız.*

KAVRAM 20.2

DNA teknolojisi, bir genin sekansını, ifadesini ve işlevini çalışabilmemizi (ss. 405-412)

- Farklı uzunluktaki DNA restriksiyon fragmentleri **jel elektroforezi** ile birbirinden ayrılabilir. Özel fragmentler **Southern blotting** ile tanımlanabilir. Bunun için, etiketli problar kullanılır. Bu problar, DNA'yı jelin bir "lekesinde" hareketsizleştirmek için hibritleştirilirler. Tarihsel olarak, orak hücre alleli gibi, bazı hastalık yapıcı allellerin taranmasında **restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmleri (RFLP)** kullanılmıştır.
- Dideoksi zincir sonlandırma yöntemiyle nispeten kısa DNA fragmentlerinin dizisi belirlenebilir. Bu işlem otomatik sekanslama makinelerinde gerçekleştirilebilir. Şu an daha hızlı ve daha ucuz yöntemler geliştirilmektedir.
- Bir genin ifadesi, özel mRNA'ları araştırmak için etiketli problarla hibritleştirme kullanılarak araştırılabilir. Bu işlem ya bir jel üzerinde (**Northern blotting**) ya da tam bir organizmada (***in situ* hibritleştirme**) gerçekleştirilebilir. Ayrıca RNA, revers transkriptaz enzimi ile cDNA şeklinde transkripsiyona uğratılabilir. Bu cDNA özel primer ile (**RT-PCR**) çoğaltılabilir. **DNA mikroarrayleri**, araştırıcıların farklı dokular, farklı zamanlar ya da farklı koşullar altında tek seferde çok sayıda genin ifadesini karşılaştırabilmelerini sağlar.
- İşlevi bilinmeyen bir gen için, genin deneysel olarak etkisizleştirilmesi ve oluşan fenotipik etkilerin gözlenmesi, o genin işlevine ilişkin ipucu verir. İnsanlarda, **genom boyutunda bağlantı bulma çalışılmalarında tek nükleotid polimorfizmi (SNP)** kullanılır. Bunlar, belirli koşullarla bağlantılı allellerin genetik markörleridir.

? *Tamamlayıcı baz eşleşmesi gen ifadesini analiz etmek için kullanılan çoğu işlemin temelidir. Açıklayınız.*

KAVRAM 20.3

Klonlanan organizmalar, araştırma ve diğer uygulamalar için kök hücrelerin üretilmesine yol açabilir (ss.412-417)

- Genomik eşitliği (bir organizmanın hücrelerinin aynı genoma sahip olması) gösteren çalışmalar organizmaların klonlanmasına ilişkin ilk örnekleri oluşturmuştur.
- Olgun bitkilere ait tek bir farklılaşmış hücre genellikle **totipotenttir**: yani, tam bir yeni bitkinin bütün dokularını üretme yeteneğindedir.
- Farklılaşmış bir hayvan hücresine ait çekirdeğin, çekirdeği çıkarılmış bir yumurtaya aktarılması bazen yeni bir hayvan oluşmasını sağlayabilir.
- Hayvan embriyoları ya da ergin dokularından belirli embriyonik kök (ES) ya da olgun **kök hücreler** *in vivo*'da olduğu kadar, *in vitro* olarak da çoğaltılabilir ve farklılaştırılabilir. Bu potansiyel, tıbbi amaçlı kullanım için bir potansiyel yaratır. ES hücreleri **pluripotenttir**, fakat bunları elde etmek zordur. Uyarılmış pluripotent kök hücreleri (iPS), farklılaşma kapasitesi açısından ES hücrelerine benzer; Farklılaşmış hücrelerin yeniden programlanmasıyla oluşturulabilirler. iPS hücreleri, tıbbi araştırma ve yenileyici tıp için ümit vermektedir.

? *Bir araştırıcının, organizmaları nasıl klonlayabileceğini ve ES hücrelerini nasıl üretebileceğini açıklayınız. Bunun için hücrelerin yeniden nasıl programlanabileceği üzerine odaklanınız ve örnek olarak bir sıçanı kullanınız.*

KAVRAM 20.4

DNA teknolojisinin pratik uygulamaları çeşitli yönlerden hayatımızı etkilemektedir (ss. 417-423)

- SNP'ler gibi genetik markörlerin analizi dahil, DNA teknolojisi kalıtsal hastalıkların ve diğer hastalıkların teşhisinde giderek daha fazla kullanılmaktadır. Bu teknoloji, kanser terapilerinin daha fazla bilgiyle yapılmasının yanı sıra, kalıtsal hastalıkların daha iyi tedavisi (ya da hatta **gen terapisi** aracılığıyla daha kalıcı kürler) için potansiyel oluşturmaktadır. Tedavi amaçlı kullanılan protein yapısındaki hormonlar ve diğer proteinlerin büyük ölçekli üretimi DNA teknolojisi ile mümkündür. Tedavi amaçlı kullanılan bazı proteinler **transgenik** "eczacılık" hayvanlarında üretilmektedir.
- Suç mahallinde bulunan doku yada vücut sıvılarından izole edilen DNA'daki **kısa tandem tekrarları (STR)** gibi genetik markörlerin analiz edilmesi bir **genetik profil** sağlamaktadır. Bu profil yardımıyla bir zanlının suçlumu yoksa suçsuz mu olduğu kesin olarak anlaşılabilmektedir. Ayrıca, bu tür analizler ebeveyn anlaşmazlıkları ve suç mağdurunun kalıntılarının teşhisinde de kullanılmaktadır.
- Genetiksel olarak değişime uğratılmış organizmalar ortamdan minerallerin elde edilmesinde ve çeşitli toksik maddelerin parçalanmasında kullanılabilir.
- Transgenik bitki ve hayvanların geliştirilmesinin amacı tarımsal üretimi ve besin kalitesini artırmaktır.
- Genetik mühendisliğinin potansiyel yararları, insanlar ya da çevre için potansiyel zararları ile dikkatlice karşılaştırılmalıdır.

? *Belirli bir kalıtsal hastalığın başarılı bir gen terapisi için iyi bir aday olup olmayacağını hangi faktörler belirler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. DNA teknolojisinin aşağıda belirtilen araçlarından hangisi kullanımı ile yanlış eşleştirilmiştir?
   a. Restriksiyon enzimi-RFLP analizi
   b. DNA ligaz- DNA'yı kesme, restriksiyon fragmentlerinin yapışkan uçlarının oluşturulması
   c. DNA polimeraz- DNA'nın kısımlarını çoğaltmak için polimeraz zincir reaksiyonu
   d. Revers transkriptaz- mRNA'dan cDNA'nın oluşturulması
   e. Elektroforez-DNA fragmentlerinin birbirinden ayrılması

2. Bitkiler, hayvanlara göre, genetik mühendisliği ile daha kolay değişime uğratılmaktadır. Bunun nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Bitki genleri intron içermezler.
   b. Rekombinant DNA'yı bitki hücrelerine aktarmak için daha fazla vektör mevcuttur.
   c. Somatik bir bitki hücresi genellikle tam bir bitki oluşturabilir.
   d. Genler bitki hücrelerine mikroenjeksiyon ile yerleştirilebilir.
   e. Bitki hücrelerinin çekirdeği daha büyüktür.

3. Bir paleontolog soyu tükenmiş bir dodo kuşunun 400 yıldır korunmuş derisinden bir parça dokuyu geri kazanmıştır. Aldığı örneğe ait DNA ile yaşayan kuşlardan aldığı DNA'nın özel bölgelerini karşılaştırmak istemektedir. Aşağıdakilerden hangisi, dodo DNA'sının miktarının artırılması için en yararlıdır?
   a. RFLP analizi
   b. polimeraz zincir reaksiyonu (PCR)
   c. elektroporasyon
   d. jel elektroforezi
   e. Southern blotting

4. DNA teknolojisinin tıpta çok sayıda kullanımı bulunmaktadır. Aşağıdakilerden hangisi şu an rutin olarak *yapılmamaktadır*?
   a. Diyabet ve cüceliğin tedavisinde kullanılan hormonların üretimi
   b. Toksinleri metabolize edebilen mikropların üretimi
   c. Genetiksel olarak değiştirilmiş genlerin insan gametlerine yerleştirilmesi
   d. Kalıtsal hasatlık allellerinin doğum öncesi tanısı
   e. Zararlı allellerin taşıyıcılarının kalıtsal testi

5. Rekombinant DNA yöntemlerinde, vektör terimi, aşağıdakilerden hangisini ifade eder?
   a. DNA'yı restriksiyon fragmentlerine kesen enzimi.
   b. Bir DNA fragmentinin yapışkan ucunu.
   c. Bir SNP markörünü.
   d. DNA'nın canlı bir hücreye aktarılmasında kullanılan bir plazmidi.
   e. Belirli bir geni tanımlamada kullanılan bir DNA probunu.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Başlangıç materyali olarak insan beyin dokusu kullanılarak üretilen cDNA ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi söylenemez.
   a. Polimeraz zincir reaksiyonu ile üretilebilir.
   b. Tam bir genomik kütüphane oluşturmada kullanılabilir.
   c. Revers transkriptaz kullanılarak mRNA'dan üretilmiştir.
   d. Beyinde ifade olan genleri belirlemek için bir prob olarak kullanılabilir.
   e. İnsan genlerinde bulunan intronları yoktur.

7. Bir bakteri hücresindeki klonlanmış bir ökaryotik genin ifadesi pek çok zorlukla karşı karşıyadır. mRNA ve revers transkriptazın kullanımı sorunu çözme stratejisinin bir parçasıdır. Bu sorun aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Transkripsiyon sonrası işleme
   b. Elektroporasyon
   c. Translasyon sonrası işleme
   d. Nükleik asit hibritleştirmesi
   e. Restriksiyon fragment ligasyonu

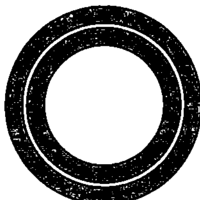
8. Çift iplikli DNA'da, aşağıdaki dizilerden hangisi, bir restriksiyon enzimi tarafından kesme bölgesi olarak tanımlanabilir?

   a. AAGG / TTCC   b. AGTC / TCAG   c. GGCC / CCGG   d. ACCA / TGGT   e. AAAA / TTTT

9. **ÇİZİNİZ** Vektör olarak bir bakteri plazmidini kullanarak, yerdomuzu için bir genomik kütüphane yaptığınızı varsayın. Aşağıdaki yeşil diyagram, plazmidi göstermektedir. Bu plazmid Şekil 20.3'te kullanılan enzimin restriksiyon bölgesini içermektedir. Plazmidin üstünde yerdomuzu DNA'sının bir düz DNA segmenti bulunmaktadır. Klonlama işleminin diyagramını yapınız. Bu diyagramda her bir basamakta bu iki molekülün akıbetini göstermektedir. Yerdomuzu DNA'sı ve bazları için bir renk, plazmidinkiler için başka bir renk kullanın. Her bir basamağı ve bütün 5' ve 3' uçlarını işaretleyiniz.

5' TCCATGAATTCTAAAGCGCTTATGAATTCACGGC 3'
3' AGGTACTTAAGATTTCGCGAATACTTAAGTGCCG 5'

Yerdomuzu DNA'sı



Plazmid

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

10. **ÇİZİNİZ** İnsan kristallinlerinden birini çalışmak istediğinizi düşünün. Kristallinler gözün merceğinde bulunan proteinlerdir. İlgili proteinden yeterli miktarda elde etmek için o proteini kodlayan geni klonlamaya karar verdiniz. Bir genomik kütüphane ya da cDNA kütüphanesi yapmak ister miydiniz? DNA ya da RNA kaynağı olarak hangi materyali kullanırdınız?

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
Etikle ilgili yönü bir tarafa, eğer DNA'ya dayalı teknolojiler geniş çapta kullanılsaydı, geçmiş 4 milyar yılda ortaya çıkan doğal evrimsel mekanizmalar ile karşılaştırılınca, evrimin ilerlemesini nasıl değiştirebilirlerdi?

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**
İnsan beyin hücrelerinde üretilen sinir taşıyıcı proteini kodlayan bir geni çalışmak istiyorsunuz. Proteinin amino asit dizisini biliyorsunuz. Özel bir beyin hücre tipinde (a) hangi genlerin ifade olduğunu nasıl belirleyeceğinizi, (b) sinir taşıyıcı geni nasıl belirleyebileceğinizi (izole edebileceğinizi), (c) genin çok sayıda kopyasını nasıl üretebileceğinizi ve (d) potansiyel bir ilaç olarak değerlendirmek üzere, büyük miktarlarda nörotransmitteri nasıl üretebileceğinizi açıklayınız.

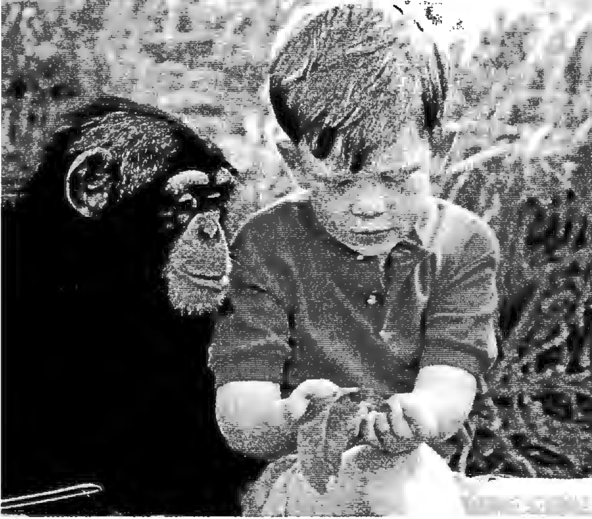
13. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
"Zararlı" genlerin test edilmesine dayanarak ayrım yapmanın tehlikesi var mıdır? Bu tür istismarları önlemek için ne tür yasalar önerirsiniz?

14. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
Embriyonik kök hücre araştırmaları için devletin fonlarının kullanılması tartışmalı bir politik konu olmuştur. Bu anlaşmazlık neden bu denli alevlenmiştir? Embriyonik kök hücre çalışmaları ile destek ve karşıtlıkları özetleyiniz ve konuya ilişkin kendi konumunuzu açıklayınız.

15. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
Yaşamın Genetik Temeli Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) yaşamın genetik temelinin biyoteknolojide nasıl bir merkezi rol oynadığını tartışınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

Genomlar ve Onların Evrimi



▲ Şekil 21.1 **Genomdaki hangi bilgi, bir insanı bir şempanzeden farklı kılar?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

21.1 Yeni yaklaşımlar genom sekanslama işlerinin ilerleyişini hızlandırmıştır

21.2 Bilim insanları genomu ve bunun fonksiyonlarını analiz etmede biyoinformatik kullanırlar

21.3 Genomlar gen yoğunluğu, sayısı ve boyutu bakımından değişkenlik gösterirler

21.4 Çok hücreli ökaryotlarda fazla miktarda şifrelenmeyen DNA bölgesi ve çoklu gen aileleri bulunur

21.5 Duplikasyon, yeniden düzenlenme ve DNA'daki mutasyonlar genom evrimine katkı sağlar

21.6 Genom dizilerinin karşılaştırılması evrim ve gelişim ile ilgili ipuçları sağlar

GENEL BAKIŞ

Yaşam ağacından yaprakları okumak

Şempanzeler (*Pan troglodytes*), evrimsel yaşam ağacındaki yaşayan en yakın akrabamızdır. **Şekil 21.1**'deki çocuk ve onun şempanze arkadaşı dikkatlice aynı yaprağı inceliyor; fakat onlardan sadece biri onun hakkında konuşabilme yetisine sahiptir. Evrimsel geçmişlerinde çok fazla ortaklıklan bulunan bu iki primatın arasındaki farkı ortaya çıkartan nedir? Genomun tamamıyla sekanslanma işleminin hızlıca yapılmasını sağlayan tekniklerin devreye girmesi sayesinde, artık genetik temellere ilişkin bu şekildeki ilgi çekici soruları sormaya başlayabiliyoruz.

Şempanze genom dizisi 2005'te ortaya çıkartıldı. İki yıl sonra ise insan genom dizisi hemen hemen tamamlanmıştı. Bu sayede artık bizimkiyle şempanzenin genom dizisi baz düzeyinde karşılaştırılabiliyor ve böylelikle iki primat türünün arasındaki farkı ortaya çıkartan genetik temeller takip edilebiliyor.

İnsan ve şempanze genom dizilerinin ortaya konmasının yanı sıra araştırıcılar, *E. coli* ve pek çok diğer prokaryot ile beraber *Zea mays* (mısır), *Drosophila melanogaster* (meyve sineği), *Mus musculus* (ev faresi) ve *Macaca mulatta* (makak maymunu) gibi birçok ökaryotun tüm genom dizisini de elde etmişlerdir. 2010 yılında ise, günümüz insanının en yakın akrabası olmasına rağmen yok olmuş bir tür olan *Homo neanderthalensis*'e ait taslak genom dizisi açıklanmıştır. Bu tüm ve kısmi genom dizileri, kendi alanlarında büyük bir ilgi odağı olmalarının yanında evrim ve diğer biyolojik süreçler ile ilgili de önemli öngörüler ortaya koymaktadırlar. İnsan ile şempanze genom kıyaslamasını diğer primatlara doğru hatta daha uzak akraba hayvanlara doğru genişletmek, grup-tanımlı karakterleri kontrol eden gen setlerinin ortaya çıkarılmasını sağlayabilir. Tüm bunların ötesinde bakteri, arke, mantar, protista ve bitkilerin genomlarının birbirleriyle karşılaştırılması, uzun evrimsel geçmişimizde paylaşılmış olan eski genleri ve onların ürünlerini anlamamızı sağlayabilir.

Pek çok türe ait tüm genom dizisinin ortaya çıkması sayesinde, bilim insanlarının bütün gen setleri ve onların birbiriyle etkileşimlerini incelebilmekte ve bu yaklaşıma **genomik** denmektedir. Bu yaklaşımı besleyen sekanslama çabaları olağanüstü bir veri hacmi ortaya çıkarmış ve çıkarmaya devam etmektedir. Devamlı artan bu bilgi seli ile uğraşma gayreti, **biyoinformatik** olarak bilinen, biyolojik verilerin analizi ve depolanması ile ilgili bilişim yöntemlerinin uygulamalarını içeren bilim dalının ortaya çıkmasına neden olmuştur.

Bu bölüme, genom sekanslama ile ilgili iki yaklaşımı ve biyoinformatik ve uygulamalarını tartışarak başlayacağız. Sonrasında, bu güne kadar elde edilmiş olan genom dizi analizlerinden neler öğrenildiğini özetleyeceğiz. Ardından, karmaşık çok hücreli bir ökaryot genom örneği olarak insan genomunun bileşenlerini tanımlayacağız. Son olarak, genomların nasıl evrildiğini ve gelişimsel mekanizmaların evriminin nasıl olup da günümüz dünyasında bu çeşitlilikte bir yaşam oluşturduğunu güncel fikirler yardımıyla keşfedeceğiz.

KAVRAM **21.1**

Yeni yaklaşımlar genom sekanslama işlerinin ilerleyişini hızlandırmıştır

İnsan genomunun sekanslanması, hırslı bir girişimle, resmi olarak **İnsan Genom Projesi** adı altında 1990'da başladı. Üniversiteler ve araştırma enstitülerindeki bilim insanlarının oluşturduğu uluslararası konsorsiyumun kamu destekli bir organizasyonu olarak proje, altı ülkede 20 adet geniş çaplı sekanslama merkezini ve buna ilave küçük çaplı projelerde çalışan diğer laboratuvarları kapsamaktaydı.

2003'te insan genomunun dizi analizi büyük oranda bitmiş, artık her bir kromozomun dizisi dikkatlice analiz edilip makalelerde tanımlıyordu. Bu, 2006'daki 1. kromozomun dizisinin de yayınlandığı son makaleye kadar böyle devam etti. Bununla birlikte, bilim insanları sekanslama için "esası itibariyle tamam" nitelemesi kullandı. Bu mihenk taşlarına ulaşmak için projenin geçirdiği üç ana evreyi şöyle sıralayabiliriz: linkaj haritalama, fiziksel haritalama ve DNA sekanslama.

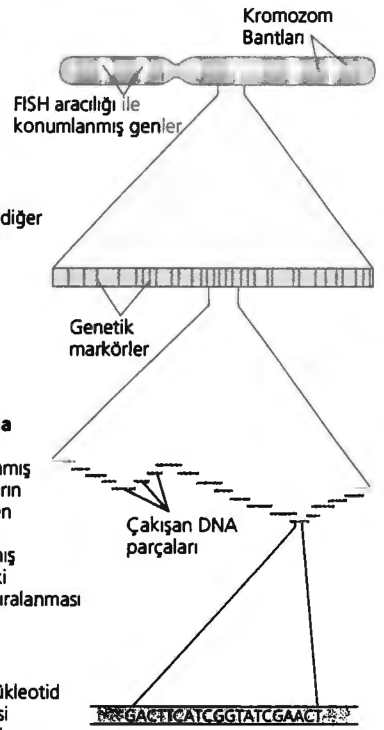
Genom Sekanslamada Üç-Aşamalı Yaklaşım

İnsan Genom Projesi başlamadan önce bile araştırmalar pek çok organizmaya ait genomların organizasyon biçiminin kaba resmini ortaya koymuştu. Örneğin, karyotip analizleri ile birçok türe ait kromozom sayıları ve bu kromozomların bantlaşma örüntüleri ortaya çıkartılmış oldu (bakınız Şekil 13.3). Ayrıca insana ait bazı genlerin kromozomlar üzerindeki konumları, flüoresan *in situ* hibridizasyon (FISH) yöntemi ile belirlenebildi. Bu yöntemde flüoresan boyalı nükleik asit problarının, hareketsiz haldeki kromozomlar ile hibridize olmasına izin verilir (bakınız 15.1). Bu tipteki bilgilere dayanarak hazırlanan sitogenetik haritalar insan genomunun detaylı haritalanmasında başlangıç noktasını oluşturur.

Kromozomlardan ede edilen bu sitogenetik haritalar bir yana, insan genomunun sekanslanmasındaki ilk aşama, kromozomda aralıklar ile bulunan birkaç bin genetik markörün **linkaj haritaların** (bir genetik harita tipi; bakınız 15.11) oluşturulmasıdır (**Şekil 21.2**, aşama ❶). Markörlerin sırası ve böyle bir harita üzerindeki oransal mesafeleri rekombinasyon frekansına dayanır. Markörler, bir gen ya da Bölüm 20'de tartıştığımız RFLP ya da kısa ardışık tekrar dizileri (STRler) gibi DNA'daki tanınabilir bir dizi olabilir. Araştırmacılar, 1992'de, yaklaşık 5000 markörlü bir insan linkaj haritalamasını tamamladı. Böyle bir şablon harita sayesinde, bilinen markörlerin genetik linkajları ile test edilerek genler dahil diğer markörlerin kromozomlar üzerindeki konumlarının belirlenmesi mümkün olabilmekteydi. Bu aynı zamanda, özel bölgeler için daha ayrıntılı haritalar yapılabilmesine olanak veren bir taslak model olması açısından da değerliydi. Ancak, Bölüm 15'den hatırlayacağınız gibi genler arasındaki kesin mesafeler, bu yaklaşım ile belirlenemez.

Sonraki aşama, insan genomunun fiziksel haritalanmasıdır. Bir fiziksel haritada markörler arasındaki mesafeler fiziksel ölçüler ile, genellikle de DNA'daki baz çifti sayısı şeklinde ifade edilir. Tüm genomun haritalanmasında fiziksel bir harita, kromozomlardaki DNA'ların küçük parçalar halinde kesilmesi ve bu parçaların kromozomdaki orijinal sırasına uygun olarak sıraya dizilmesi ile yapılır. İşin sırrı, çakışan parçaların yapılmasıdır ve bu çakışanlar daha sonra birleştirilerek kromozomdaki sıralarına uygun dizi ortaya çıkar (bakınız Şekil 21.2 aşama ❷).

Fiziksel haritalamada kullanılan DNA parçaları DNA klonlaması ile hazırlanmıştır. Böylesine büyük bir genomda araştırıcıların pek çok kez DNA kesme, klonlama ve fiziksel haritalama yapması gerekir. Bu yaklaşımda ilk klonlama vektörü, çoğunlukla, bir yapay maya kromozomudur (YAC) ve bu kromozoma bir milyon baz çiftine kadar uzunlukta olabilen fragmentler sokulmuş olabilir; ya da yapay bakteri kromozomu (BAC) olup buna 100.000 ile 300.000 çifti uzunluğunda parçalar yerleştirilmiş olabilir. Bu kadar uzun parçalar bir düzene sokulduktan sonra her bir parça daha küçük birimler halinde



▲ **Şekil 21.2 Tüm genomun sekanslanmasında üç aşamalı yaklaşım.** İnsan Genom Projesindeki araştırıcılar kromozomların sitogenetik haritalanması ile başlayıp, nihai amaç olan her kromozomun tüm nükleotid dizisini elde edebilmek için burada belirtilen üç aşamayı gerçekleştirdiler.

kesilerek faj ya da plazmidlere klonlanarak yeniden düzenlenir ve sonunda sekanslanır.

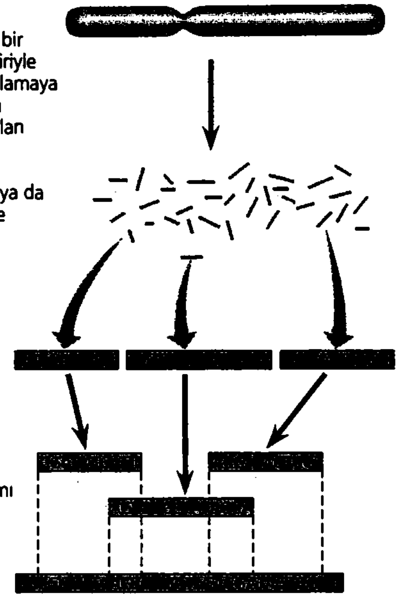
Herhangi bir genomu haritalamanın en önemli amacı, her bir kromozomun nükleotid dizisini belirlemektir (bakınız Şekil 21. 2 aşama ❸). İnsan genomunda bu, Şekil 20.12'de belirtilen dideoksi zincir sonlandırma metodunu kullanan sekanslama makineleri sayesinde gerçekleştirildi. Otomasyon ile bile olsa, insandaki bir haploid kromozom setindeki üç milyar baz çiftinin dizi analizi müthiş bir çabayı gerektirmekteydi. Aslında, daha hızlı sekanslama yapılmasını sağlayan teknoloji İnsan Genom Projesinin itici gücü sayesinde geliştirildi. Yıllar içinde gelişen teknikler sayesinde zaman kaybı olarak görülebilecek pek çok aşama elendi ve bu da sekanslama hızının etkileyici biçimde artmasına yol açtı. Örneğin 1980'lerde üretken bir laboratuvarda günde sadece 1000 baz çiftinin dizi analizi gerçekleştirilebiliyorken, 2000'lerde İnsan Genom Projesi kapsamında çalışan her bir araştırma laboratuvarı, saniyede 1000 baz çiftinin dizi analizini gerçekleştirerek haftada 24 saat bu hızla çalışıyordu. Bu tipteki yöntemler, biyolojik materyali hızla analiz edip yüksek işlem hacimli müthiş bir verinin ortaya çıkmasına neden olabilir. Sekans makineleri de yüksek işlem hacmi üreten aletlere bir örnek teşkil eder.

Her ne kadar Şekil 21.2'de belirtilen üç aşama birbirlerinden ayrı basamaklarmış gibi basitleştirilerek anlatılmış olsa da, aslında birbiri içine geçmiş aşamalardır ve İnsan Genom Projesindeki kapsayıcı stratejiyi ortaya koymaktadır. Ancak proje devam ederken hem daha etkin hem de rahatlıkla uyarlanabilen alternatif bir sekanslama teknolojisi ortaya çıktı.

Tüm Genom Shotgun Yaklaşımı ile Genom Sekanslama

Bir moleküler biyolog olan J. Craig Venter, 1992'de, bilgisayar ve sekanslama teknolojisindeki gelişmelerden cesaretle tüm genomun sekanslanmasına yardımcı olacak alternatif bir yaklaşım geliştirdi. Buna *tüm genom shotgun yaklaşımı* denildi. Bu yaklaşımın en can alıcı yönü, linkaj ve fiziksel haritalama aşamalarını atlayarak DNA dizi analizine doğrudan rastgele kesilmiş DNA parçaları üzerinden başlamasıydı. Çakışan parçaların doğru bir sıraya konacağı montaj işlemini ise güçlü bilgisayar programları yapmaktaydı (**Şekil 21.3**). Pek çok bilim insanının şüpheci yaklaşımına rağmen Venter, 1998'de şirketini (Celera Genomics) kurdu ve tümüyle bir insan genomunun dizi analizini bitirme niyetini açıkladı. Bundan sadece 5 yıl sonra, yani İnsan Genom Projesinin başlama tarihinden tam 13 yıl sonra, Celera Genomics ve genom projesi konsorsiyumunun kamu ayağı birlikte, İnsan Genom Projesinin geniş ölçüde tamamlandığını duyurdular.

Proje konsorsiyumunun kamu delegeleri, Celera'nın başarısının kendi geliştirdikleri klasik sekanslama yöntemine ve oradaki haritalar ve sekans verisine dayandığını öne sürmüş, buna karşın Venter ise kendi yöntemlerinin ekonomik ve etkin oluşunu ön plana çıkartarak konsorsiyumun da kendilerinden faydalandığını dile getirmiştir. İşin aslı, her iki yaklaşımın da çok değerli katkılar sunmuş olmasıdır.



▲ **Şekil 21.3 Sekanslamada tüm genom shotgun yaklaşımı.** Craig Venter ve arkadaşlarının Venter'in kurduğu Celera Genomics şirketinde geliştirdiği bu yaklaşımda rastgele DNA parçaları sekanslanmakta ve ardından birbirlerine göre sıralanmaktadır. Bu yaklaşımı Şekil 21.2'de gösterilen üç aşamalı yaklaşım ile karşılaştırınız.

? *Bu şekilde 2. aşamada belirtilen DNA parçaları saçılmış olarak resmedilmişken Şekil 21.2'de 2. aşamadaki parçalar çok daha düzenli görünmekte. Sizce bu betimlemeler, iki yaklaşımı nasıl yansıtıyor?*

Tüm genom shotgun yaklaşımı, günümüzde, çok yaygın olarak kullanılmaktadır. Ayrıca *sentez sayesinde sekanslama* (bakınız Kısım 20) gibi yeni geliştirilen teknikler sayesinde, tüm genomun dizi analizindeki hem maliyetler düşürülmüş hem de sekanslama hızı inanılmaz derecede artmıştır. Bu yeni tekniklerde bir sürü küçük DNA parçası (genelde 100 baz çiftinden az olanlar) aynı anda sekanslanmakta ve bilgisayar programları, bu parçaların oluşturduğu bütün diziyi hemen ortaya çıkartabilmektedir. Bu tekniklerin hassasiyetleri nedeniyle, klonlama basamağı (Şekil 21.3'deki aşama ❷) atlanarak DNA parçaları doğrudan sekanslanabilmektedir. Her ne kadar insan genomunun ilk defa sekanslanması, 13 yıl ve 100 milyon dolar tutmuş olsa da, James Watson'un genomu 2007'de 4 ay gibi bir sürede ve 1 milyon dolara sekanslanmıştır. Fakat 2010 yılında bir grup araştırmacının bildirdiğine göre çok kısa bir sürede 3 adet insan genomu sekanslanabilmiş ve bunların her birinin maliyeti sadece 4.400 $ tutmuştur!

Bu teknolojik gelişmeler, ayrıca, **metagenomik** (Yunanca *meta*, ötesinde) olarak nitelenebilen bir yaklaşımın yaygınlaşmasını da sağlamıştır. Bu yaklaşımda, bir grup türe ait DNA (bir *metagenom*), çevredeki örneklerden toplanır ve dizi analizi gerçekleşir. Yine bilgisayar programları bunları analiz ederek genomların ayrıştırılmalarını sağlar. Şimdiye kadar, insan bağırsağı hem ve Sargasso Denizi gibi oldukça çeşitli çevrelerden

alınan mikrobik komünitelere bu yaklaşım uygulanmıştır. Karışık populasyonların DNA dizi analizlerinin bu şekilde gerçekleştirilebiliyor olması, bakteri türlerinin laboratuvarlarda tek tek kültüre alınması ihtiyacını ortadan kaldırmıştır; zira bu güçlük, birçok mikrobiyal türün çalışılmasını sınırlamıştı.

İnsanın ve diğer organizmaların genom dizileri, ilk bakışta, milyonlarca tekrardan oluşan A'lar, T'ler, C'ler ve G'ler şeklindeki kuru bir liste gibi görünebilir. Sırada, bu olağan üstü verinin kritik anlamlarını çözmek üzere geliştirilen analitik yaklaşımlar var.

KAVRAM KONTROLÜ 21.1

1. Bir kromozomun fiziksel haritası ve linkaj haritası arasındaki ana farklılık nedir?
2. Genel olarak, İnsan Genom Projesinde kullanılan genom haritalama yaklaşımı ile tüm genom shotgun yaklaşımı arasında nasıl bir fark bulunur?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 21.2

Bilim insanları genomu ve bunun fonksiyonlarını analiz etmede biyoinformatik kullanırlar

İnsan Genom Projesi üzerinde çalışan dünya çapındaki 20 civarında sekanslama merkezi, gün geçtikçe daha da kapsamlı DNA sekans verisini gün yüzüne çıkarttı. Veriler yığıldıkça tüm genom dizilerinin takibi konusundaki çabaların koordine edilme ihtiyacı daha da netleşti. Neyse ki, İnsan Genom Projesindeki araştırıcıların ve hükümet yetkililerinin öngörüleri sayesinde, proje hedefleri arasında bu şekildeki verilerin depolanacağı ve analiz edileceği veri tabanları ya da veri bankaları ile analitik yazılımlar bulunmaktaydı. Bu veri tabanları ve yazılım programları, daha sonradan, merkezileşip kolayca ulaşılabilecek şekilde internete konabilirdi. Bu amacın gerçekleşmesiyle, hem dünya çapındaki araştırıcıların biyoinformatik kaynaklara erişebilmesi sağlandı ve onların katkıları ile DNA dizi analizleri hız kazanmış oldu hem de bilgi trafiği hızlandı.

Genom Sekans Analizleri İçin Merkezileştirilmiş Kaynaklar

Kamu kaynaklı birimler, kendi altyapı destekleri ile sağladıkları veri tabanı ve yazılım destekleri ile araştırıcıların sekans verilerini kullanabilmesini sağladılar. Mesela ABD'deki Ulusal Tıp Kütüphanesi ve Ulusal Sağlık Enstitüsü (NIH), birlikte, Ulusal Biyoteknoloji Bilgi Merkezini (NCBI) kurdular. Bu kurumun internet sitesinde (www.ncbi.nlm.nih.gov) hem genomik ve ilgili konular hakkında zengin bilgiler bulunmakta, hem de veri tabanlarına ve yazılımlara linkler verilerek önemli miktardaki biyoinformatik kaynakların araştırıcılar tarafından kullanılabilmesi sağlanmıştır. Avrupa Moleküler Biyoloji Laboratuvarı, Japonya DNA Bilgi Bankası ve Çin'de, Shenzhen'deki BGI (önceki adı ile Beijing Genom Enstitüsü) gibi NCBI'ın birlikte çalıştığı genom merkezleri de benzer internet siteleri kurdular. Bu geniş kapsamlı internet sitelerine ek olarak, diğer laboratuvarların ya da kişilerin oluşturduğu internet siteleri de bu alanda hizmet vermektedir. Küçük internet siteleri, genelde, daha dar alanlarda, mesela belirli bir kanser tipinin genetik ve genomik değişimleri üzerine yapılan çalışmalar ile ilgili olarak veri tabanları ve yazılımları sunarlar.

NCBI'nın sekans veri tabanı GenBank olarak bilinir ve 2010 yılı Mayıs ayı verilerine göre bu veritabanı bünyesinde 119 milyon genomik DNA parçası ve toplamda 114 milyar baz çiftine ait sekans verisi barındırmaktadır. GenBank devamlı olarak güncellenmekte ve içerdiği veriler her 18 ayda bir neredeyse iki katına çıkmaktadır. Buradaki tüm DNA dizilerine erişmek ve üzerinde analizler yapmak mümkündür.

Bir analiz programı olan BLAST, NCBI internet sitesinde bulunabilir. Bu program, ziyaretçilerine GenBank'daki tüm genom dizilerini, nükleotid bazları seviyesinde birbiriyle karşılaştırma ve böylelikle benzer bölgeleri bulma fırsatı sunmaktadır. Başka bir program, tahmin edilen protein dizilerinin karşılaştırılmasına imkan sunar. Üçüncü bir program ise işlevi bilinen ya da şüphelenilen herhangi bir amino asit dizisi için protein sekansını tarayabilir ve hatta bu protein için 3 boyutlu modelini ve ilgili bilgilerini sizlere sunabilir (**Şekil 21.4**, bir sonraki sayfada). Hatta bir başka program nükleik asit ya da polipeptid koleksiyonundaki dizileri karşılaştırıp oluşturduğu diyagram yardımı ile bunların arasındaki söz konusu dizi temelli evrimsel ilişkiyi bir ağaç şeklinde verebilir. (Böyle bir diyagram Şekil 21.16'da gösterilmiştir.)

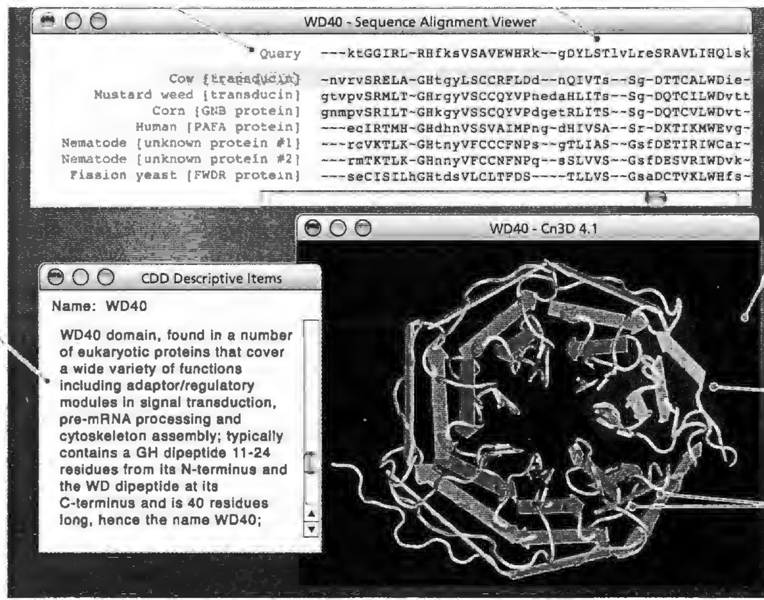
Rutgers Üniversitesi ve San Diego'daki Kaliforniya Üniversitesi, dünya çapında bir protein veri bankası sunan iki araştırma enstitüsüdür ve bu veri tabanında üç boyutlu tüm protein yapıları bulunabilir. (Bu veri tabanına www.wwpdb.org sitesinden ulaşılabilir) Buradaki üç boyutlu şekiller döndürülebilmekte ve böylelikle ziyaretçinin proteinin tüm kısımlarını görebilmesi sağlanmaktadır.

Bu konuda dünya genelinde, araştırmacıların kullanabileceği muazzam kaynaklar var. Artık, şimdi bu kaynakları kullanarak bilim insanlarının cevap aradıkları soruları irdeleyelim.

Protein Kodlayan Genlerin Tanımlanması ve Bunların İşlevlerinin Anlaşılması

Uygun bir DNA dizisi kullanarak genetikçiler, artık genlerle doğrudan çalışabilir ve klasik genetikte olduğu gibi fenotipe bakarak genotip hakkında anlam çıkartmaya çalışması gerekmez. Fakat, *revers genetik* olarak adlandırılan bu yaklaşım, yeni bir zorluk barındırır: genotipten fenotipi belirlemek. Bir veri tabanından örneğin GenBank'dan elde edilmiş uzun bir DNA dizisi verildiğinde, araştırıcı bunun üzerinden protein olarak kodlanan tüm genleri ve nihayetinde onların işlevlerini tespit etmeye çalışır. Bu süreç, **gen açıklanması** olarak bilinir.

Geçmişte gen açıklanması, araştırıcıların bireysel çabalarıyla ve sadece onların üzerinde çalıştıkları belirli genler dahilinde gerçekleştirilmekteyken günümüzde bu süreç hemen hemen bütünüyle otomasyona bağlanmıştır. En yaygın yaklaşım, depo haldeki dizi verilerinin üzerindeki transkripsiyon ve translasyonu başlatıp durduran sinyalleri, RNA bağlayıcı bölgeleri ve bunlar gibi diğer protein kodlayan gen bölgesi mar-



▲ **Şekil 21.4 İnternetten erişilebilen biyoinformatik araçları.** Ulusal Biyoteknoloji Bilgi Merkezi (NCBI) kapsamındaki internet sitesi, DNA ve protein dizileri ile diğer depolanmış bilgileri bilim insanlarına ve kamuya erişim imkanı sunmaktadır. Sitede, bir bağlantı ile ilişkili proteinlerdeki benzer domainleri bulup tanımlayabileceğiniz bir protein yapı veri tabanına (Korunmuş Domain Veritabanı, CDD) erişebilir ve yapısı belirlenmiş olanların üç boyutlu domain modellerini gösteren bir yazılım (Cn3D, "3D incele") bulabilirsiniz. Şekilde, kavun proteinindeki bir amino asit dizisi ile benzerlik gösteren protein bölgeleri ile ilgili tarama sonucu gösterilmektedir.

körlerini, bir yazılım kullanarak taramaktır. Yazılım, aynı zamanda bilindik mRNA'lara özgü kısa dizileri de taramaktadır. EST'ler ya da *ifade edilmiş dizi etiketleri* olarak bilinen bu gibi binlerce dizi, cDNA dizilerinden toplanmış ve bilgisayar veri tabanlarında kataloglanmıştır. Bu tipte analizler daha önce bilinmeyen bir protein kodlayan genin dizisini tanımlayabilir.

İnsan genlerinin neredeyse yarıya yakını, İnsan Genom Projesi başlamadan tanımlanmıştı. Fakat sekans analizleri sonucu ortaya çıkıp da daha önce bilinmeyen genler için durum neydi? Bunların tanımlaması ve işlevlerinin belirlenmesine ilişkin ipuçları, bahsettiğimiz yazılımlar kullanılarak diğer organizmalardaki bilindik genlerle karşılaştırma yapılması sayesinde elde edilmiştir. Genetik kodun çok fazla anlamsız dizi taşıması nedeniyle, DNA dizisi protein dizisine nazaran daha değişkendir. Bu nedenle proteinlerle çalışan araştırıcılar, sıklıkla, bir proteinin tahmin edilen amino asit dizisi ile diğer proteinleri karşılaştırır.

Bazen yeni keşfedilen bir dizi, işlevi iyi bilinen bir gen ya da proteinin dizisine kısmen de olsa eşleşme gösterebilir. Örneğin, tespit edilen yeni genin bir kısmının protein kinaz (bakınız Bölüm 11) gibi önemli bir sinyal proteinini kodlayan genle eşleşmesi, bize yeni genin bu kısmının da bu işlevden sorumlu olabileceğini gösterir. Diğer yandan, tespit edilen yeni gen dizisi, daha önce tespit edilmiş ancak işlevi bilinmeyen bir dizi ile de benzerlik gösterebilir. Diğer bir ihtimal ise yeni dizinin daha önceki hiçbir diziye benzemiyor olmasıdır. Örneğin, *E. coli* genomu sekanslandığında, genlerinin üçte biri daha önce hiç rastlanmamış dizilere sahipti. Bu son durumda, proteinlerin işlevi hakkındaki çıkarsamalar, bir seri biyokimyasal ve fonksiyonel çalışmaların bileşimi neticesinde gerçekleşir. Biyokimyasal yaklaşım, proteinlerin üç boyutlu yapılarını ve diğer moleküller için potansiyel bağlanma noktaları gibi özelliklerini belirlemeyi amaçlar. Fonksiyonel çalışmalar ise, genelde genin engellenmesi ya da etkisiz hale getirilmesi neticesinde fenotipin bundan ne şekilde etkilendiğini inceler. Bölüm 20'de tanıtılan RNAi, genlerin kapatılmasında kullanılan deneysel tekniklere bir örnek olarak verilebilir.

Genlerin ve Gen İfadesinin Sistemler Düzeyinde Anlaşılması

Biyoinformatik araçlarının sağladığı müthiş hesaplama gücü, hem tüm gen takımları ve etkileşimleri üzerinde yapılan çalışmalara hem de farklı türlerin genomlarının karılaştırılmasına imkan sağladı. Genomik, barındırdığı zengin öngörüler sayesinde büyüme ve gelişim, evrim, gen ifadesinin kontrolü ve genom organizasyonu gibi konular hakkında esaslı sorulara zemin hazırlamaktadır.

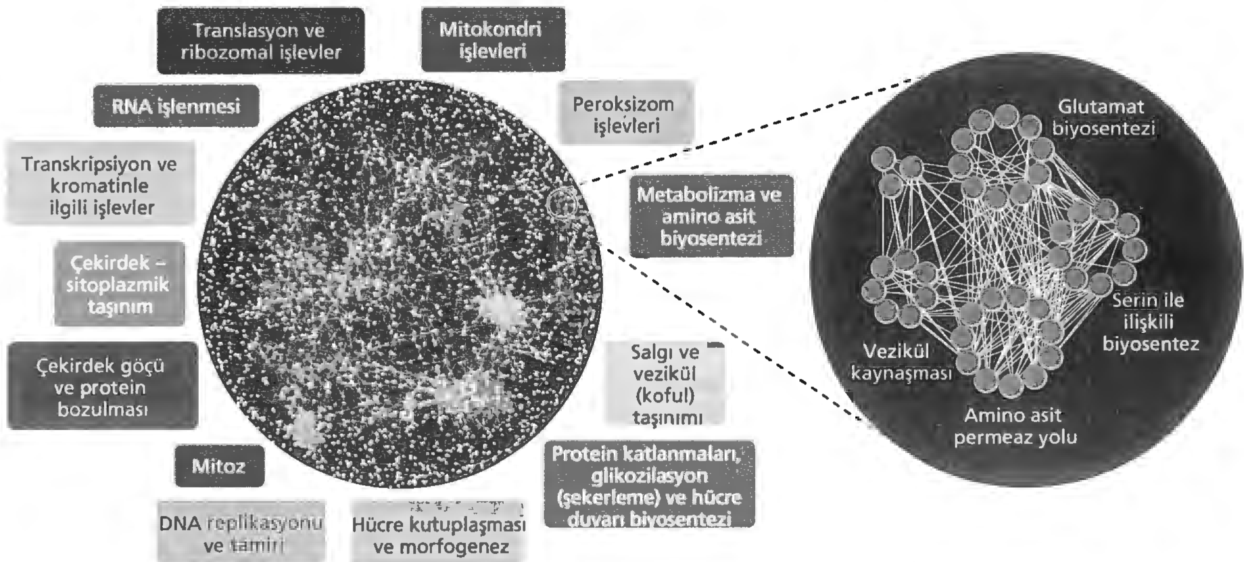
2003'te başlayan ve ENCODE (DNA elementlerinin Ansiklopedisi) olarak isimlendirilen bir araştırma projesi ile bilgilendirici bir yaklaşım ortaya konmuştur. Araştırıcılar öncelikle insan genomundaki %1'lik kısma odaklanarak bu dizideki işlevsel olarak önemli kısımları incelemeye başladılar. Protein kodlayan genler ile DNA replikasyonunu, gen ifadesini (teşvik edici ya da başlatıcı bölgeler gibi) ve kromatin modifikasyonlarını kontrol eden diziler kadar anlamsız RNA genlerini de araştırdılar. Pilot proje, zengin bir bilgi birikimi ile 2007'de tamamlandı. Kısım 18.3'de tartışılmış olan en büyük sürpriz, bölgelerin %90'ının RNA'ya çevrilmesine rağmen protein kodlayan bölgenin %2'den de düşük olmasıydı. Bu yaklaşımda elde edilen başarılı sonuçlar neticesinde, bunu izleyen iki çalışma daha yapıldı. Biri insan genomunun tümünün analizine devam etmeyle, diğeri ise iki model organizmanın *Caenorhabditis elegans* ve *Drosophila melanogaster*, genomlarının benzer biçimde analiz edilmesiyle ilgiliydi. Bu türlerin üzerinde genetik ve moleküler biyoloji ile ilgili deneylerin yapılabilmesi sayesinde, insan genomunun nasıl çalıştığına ilişkin önemli veriler elde edilebilmiştir.

Genomların dizi analizinde ve tüm gen setleri üzerine yapılan çalışmalarda elde edilen başarılar, bilim insanlarını genomların ürünü olan protein setleri (*proteomler*) üzerinde de benzer bir sistematik çalışmanın yürütülebileceği konusunda teşvik etmiştir. Bu yaklaşım, **proteomiks** olarak bilinir. Proteinleri kodlayan genlerden ziyade proteinler, hücrenin aktivitelerinin büyük çoğunluğunu bilfiil gerçekleştirirler. Bu nedenle, eğer hücrelerin ve organizmaların işleyişini anlamak istiyorsak, proteinlerin bir organizmada nerede ve ne zaman üretildikleri üzerinde çalışmalıyız.

Sistemler Nasıl Çalışır: Bir Örnek

Genomik ve proteomik, moleküler biyologların global bakış açısını genişleterek canlılar üzerinde araştırma yapma imkanı sunmaktadır. Açıkladığımız araçların kullanımı ile biyologlar, hücreden organizmaya kadarki tüm yaşam birimlerini etkileyen gen ve proteinlerin kataloglarını derlemeye başlamışlardır. Elde bu kataloglarla, araştırıcıların dikkati, artık kendi dar konularına takılmadan onların biyolojik sistemlerdeki işlevine doğru kaymaya başladı. Anımsayacağınız üzere Bölüm 1'de tüm biyolojik sistemlerin dinamik davranışlarını modellemeyi amaçlayan sistem biyolojisi yaklaşımını tartışmıştık.

Sistem biyolojisi yaklaşımının önemli bir kullanım biçimi, gen devrelerinin ve protein etkileşim ağlarının tanımlanmasıdır. Örneğin *Saccharomyces cerevisiae* mayasındaki protein etkileşim ağını haritalamak için, araştırıcılar, her seferinde bir gen çiftini yapıp çifte mutant hücrelerin yaratılması ile tüm gen çiftlerini etkisizleştirdiler. Ardından her bir çift mutant hücrenin uyumu (yaşamda kalan koloni sayına dayanarak), tek mutasyonlu olanların beklenen uyumları ile karşılaştırılmıştır. Araştırıcılar, gözlenen uyumun beklenen ile paralel olması durumunda iki genin birbiri ile etkileşmediğini, ancak gözlenen uyumun beklenenden fazla ya da az olması durumunda ise gen ürünlerinin birbirlerini etkilediklerini tespit edebilecektir. Daha sonra, bilgisayar yazılımı, etkileşimlerin benzerliğine göre genleri haritalayabilmektedir. Bu genetik etkileşimlerin ağa benzer "fonksiyon haritası" **Şekil 21.5**'te belirtilmiştir. Ancak buradaki gibi müthiş miktardaki protein-protein etkileşimlerinin ve bunların haritalanmasının gerçekleştirilebilmesi için, çok güçlü bilgisayar donanımlarının, ma-



▲ **Şekil 21.5 Protein etkileşimlerinde sistem biyolojisi yaklaşımı.** Bu protein etkileşim haritası, *Saccharomyces cerevisiae* mayasındaki 4.500 gen ürünün (daireler) arasındaki etkileşimi (çizgiler) göstermektedir. Aynı renkteki daireler haritanın etrafındaki 13 adet hücre fonksiyonunda görev alanları belirtmektedir. Büyütülmüş resimde ise gen ürünlerinin aminoasit biyosentezi, alımı ve ilgili işlevlerdeki rolünü ayrıntılı olarak göstermektedir.

tematiksel yöntemlerin ve yeni geliştirilen yazılımların kullanımı gerekmektedir. Bu nedenle sistem biyolojisi yaklaşımının gelişimi neredeyse tamamen bilgisayar teknolojisine ve biyoinformatiğe bağımlıdır.

Sistem Biyolojisinin Tıptaki Uygulamaları

Kanser Genom Atlası, geniş bir gen grubunun ve gen ürünlerinin etkileşiminin incelendiği sistem biyolojisinin diğer bir örneğini teşkil etmektedir. Ulusal Kanser Enstitüsü ve Ulusal Sağlık Enstitüsü (NIH) önderliğinde gerçekleşen bu projenin amacı, biyolojik sistemlerdeki kansere neden olan değişimlerin tanımlanmasıdır. 2007'de başlayan üç yıllık pilot projede, normal hücreler ile kanserli hücrelerin gen ifadesi örüntüleri ve gen dizilerinin karşılaştırılması yoluyla üç kanser tipinde, -akciğer, yumurtalık ve beyindeki glioblastoma kanserlerinde- ortak mutasyonların bulunması hedeflendi. Glioblastoma üzerine yapılan çalışmalar ile bazı şüphe edilen genlerin hastalıktaki rolü onaylanmış oldu; ve bununla birlikte yeni bazı genlerin de bulunması sağlanarak tedavi süreçleri için yeni olası hedefler belirlenebildi. Bu yaklaşım, belirtilen üç kanser tipinde o kadar verimli neticeler alınmasını sağladı ki, insan için öldürücü olabilen başka on kanser tipini de içine alacak şekilde genişletildi.

Sistem biyolojisinin tıbbi alanlarda gelişmeye başlayan fakat çok büyük bir kısmı henüz daha keşfedilmemiş müthiş bir potansiyeli var. İnsana ait bilinen çoğu genlerin mikroarrayını saklayan silikon ve cam "çipler" geliştirildi (**Şekil 21.6**). Kanser ve diğer pek çok sağlık sorunu yaşayan hastaların gen ifade örüntülerini analiz etmede kullanılan bu çipler sayesinde, kişilerin özgün genetik karakteri ve hastalıklarının kendine özgü yapısı dikkate alınarak tedavilerin planlanabilmesi hedeflenmektedir. Bu yaklaşım, kanser tiplerinin belirlenmesinde de mütevazı bir başarıya sahiptir.

Son olarak kişiler, kendi tıbbi kayıtlarını, yatkın oldukları hastalıkların vurgulandığı bölgeleri içeren bir DNA dizi katalogu ya da bir genetik barkod şeklinde taşıyabilirler. Hastalıkların önlenmesinde ve tedavisinde, bu şekilde DNA dizilerinin kullanıldığı bir kişiselleşmiş tıp, büyük bir potansiyele sahiptir.

Sistem biyolojisi, yeni doğmakta olan özelliklerin moleküler düzeyde çalışılabilmesi için çok etkin bir yoldur. Bölüm 1'den hatırlayacağınız gibi, yeni doğmakta olan özellikler temasına göre, biyolojik karmaşıklığın ilerleyen her bir seviyesinden ortaya çıkan yeni özellikler, alttaki seviyede yer alan yapıtaşlarının düzenlenmesi sonucu ortaya çıkar. Genetik sistemin bileşenlerinin etkileşim ve düzenlenmesini ne kadar çok öğrenebilirsek, organizmaları karayışımız da o kadar derinleşecektir. Geri kalan bölümde, genomik çalışmalardan şimdiye kadar neler öğrendiğimizi inceleyeceğiz.



◄ **Şekil 21.6 Bir insan geni mikroarray çipi.** Silikon levha üzerindeki kare içinde küçük noktacıklar olarak dizilmiş DNA'lar, insan genomundaki hemen hemen tüm genleri temsil etmektedir. Araştırmacılar, bu çipi kullanarak tüm genlerin ifade örüntülerini aynı anda analiz edebilmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 21.2

1. Günümüz genomik ve proteomik çalışmalarında internetin oynadığı rol nedir?
2. Sistem biyolojisi yaklaşımının, tek bir gen üzerinde çalışma yaklaşımından kanser çalışmaları açısından avantajlarını açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** ENCODE pilot projesinde çalışılan genom bölgelerinin %90'ından fazlasının RNA'lar şeklinde uyarlandığı bulunmuştur. Bu, protein-kodlayıcı gen sayından çok daha fazladır. Kavram 18.3'ü (ss. 364-366) tekrar edin ve bu RNA'ların nerede kullanılıyor olabilecekleri hakkında aklınıza gelen rolleri belirtin.
4. **BAĞLANTI KUR** Kavram 20.2'de (s. 411) genom-kapsamlı işbirliği çalışmalarını öğrendiniz. Bu çalışmaların, sistem biyoloji yaklaşımını nasıl kullanabileceklerini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 21.3

Genomlar gen yoğunluğu, sayısı ve boyutu bakımından değişkenlik gösterirler

2010 yılının başlarında, 1.200 genomun dizi analizi bitmiş, 5.500 genom ve 200'ü aşkın metagenom ile ilgili çalışmalar sürmekteydi. Dizi analizi tamamen bitmiş olan grupta, 1000 civarındaki genom bakterilere ve 80 tanesi de arke üyelerine aittir. Geri kalan 124 genom ise omurgasızlar, omurgalılar, bitkiler, mantarlar ve protista üyeleri gibi ökaryotlara aittir. Gittikçe artan genom dizisi verileri, henüz yeni yeni keşfedebildiğimiz çok zengin bir bilgi hazinesi oluşturmaktadır. Bu güne kadar, sekansı çıkartılmış genomların karşılaştırılmasından neler öğrenebildik? Bu bölümde büyüklük, gen sayısı ve gen yoğunluğu gibi genom özelliklerini inceleyeceğiz. Bu konuda çok fazla çeşitlilik gözlendiği ve her zaman istisnalar da olabileceği için biz burada genel özellikler üzerine odaklanacağız.

Genom Büyüklüğü

Üç domaini (Bacteria, Archaea ve Eukarya) karşılaştırdığımızda, genom boyutu bakımından prokaryot ve ökaryotlar arasında genel bir farklılık buluruz (**Tablo 21.1**). Her ne kadar bazı istisnaları bulunsa da, çoğu bakteri genomu 1 milyon ile 6 milyon arasında baz (Mb) çiftinden oluşmaktadır. Örneğin *E. coli* genomunun boyutu 4.6 Mb'dır. Arke genomları da büyük oranda bakteri genomlarının boyutundadır. (Ancak arke genomlarının çok küçük bir kısmında dizi analizleri tamam-

Tablo 21.1 Genom Boyutları ve Tahmini Gen Sayıları*

Organizma	Haploit genom büyüklüğü (Mb)	Genlerin Sayısı	Mb başına gen sayısı
Bacteria			
Haemophilus influenzae	1.8	1,700	940
Escherichia coli	4.6	4,400	950
Archaea			
Archaeoglobus fulgidus	2.2	2,500	1,130
Methanosarcini barkeri	4.8	3,600	750
Ökaryotlar			
Saccaromyces cerevisiae (maya, bir fungus)	12	6,300	525
Caenorhabditis elegans (nematode)	100	20,100	200
Arabidopsis thaliana (hardalgillerden bir bitki)	120	27,000	225
Drosophila melanogaster (meyve sineği)	165	13,700	83
Oryza sativa (pirinç)	430	42,000	98
Zea mays (mısır)	2,300	32,000	14
Mus musculus (ev faresi)	2,600	22,000	11
Ailuropoda melanoleuca (dev panda)	2,400	21,000	9
Homo sapiens (insan)	3,000	<21,000	7
Fritillaria assyriaca (zambakgillerden bir bitki)	124,000	ND	ND

*Buradaki bazı değerler genom analizleri devam ettiğinden güncellenmesi gerekebilir. Mb= milyon baz çifti. ND= belirlenmedi.

landığı için, bu tablonun değişebileceğini de aklınızda tutun.) Ökaryotik genomları ise daha büyük olma eğilimindedir: Bir hücreli bir *Saccharomyces cerevisiae* mayasının (bir fungus) genomu, 12 Mb iken, çok hücreli çoğu hayvan ve bitki genomları en azından 100 Mb'dir. Meyve sineğinin genomu 165 Mb, insanın ki ise bakterininkinin 500 -3.000 katı büyüklükte olup 3.000 Mb'dir.

Prokaryot ve ökaryotlar arasındaki bu genel fark bir kenara bırakılacak olursa, sadece genom boyutu açısından ökaryotik canlıların birbiriyle kıyaslanması, ortaya genom boyutu ile organizmanın fenotipi arasında sistematik bir ilişki koyamamaktadır. Örneğin, zambakgillerden bir çiçekli bitki türü olan *Fritillaria assyriaca*, insanınkinden neredeyse 40 kat daha büyük, 124 milyar baz çifti (124.000 Mb) uzunluğunda genoma sahiptir. Hatta daha da çarpıcı biçimde, tek hücreli bir amip olan *Polychaos dubia* genomunun 670.000 Mb büyüklükte olduğu tahmin edilmektedir. (Bu genomun dizi analizi, henüz tamamlanmamıştır.) Daha hassas bir kıyaslama olması açısından iki böcek türünü ele alırsak, cırcır böceği (*Anabrus simplex*) genomunun, *Drosophila melanogaster* genomundan 11 kat daha fazla baz çiftine sahip olduğu söylenebilir. Memeliler ve sürüngenlerde genom boyutu farklılıkları daha az iken, protista, böcekler, bitkiler ve amfibi grupları arasında bu fark çok daha geniş ölçekli olabilmektedir.

Genlerin Sayısı

Gen sayıları da prokaryotlar ve ökaryotlar arasında değişkenlik gösterir. Genel olarak Bacteria ve Archaea üyelerinde gen sayısı ökaryotlara nazaran daha azdır. Serbest yaşayan bakteri ve arke türlerinde 1.500-7.500 arasında gen bulunurken; ökaryotlarda bu sayı tek hücreli mantarlara 5.000'den başlar, bazı çok hücrelilerde ise 40.000'e kadar ulaşır (bakınız Tablo 21.1).

Ökaryot türlerinde gen sayısı, genom boyutuna kıyasla daha azdır. Tablo 21.1'e bakıldığında bir yuvarlak solucan olan *C. elegans*'ın genomu, 100 Mb büyüklüğüne olmasına karşın gen sayısının 20.000 olduğu görünebilir. Kıyaslandığında bundan daha büyük bir genoma (165 Mb) sahip olan *Drosophila*'daki gen sayısı sadece 13.700 olup yuvarlak solucanınkinin üçte ikisi kadardır.

İnsan ise taşıdığı 3.000 Mb'lık DNA ile *Drosophila* ya da *C. elegans* genomlarından 10 kat daha büyük bir genoma sahiptir. İnsan Genom Projesi öncesinde biyologlar, bilinen protein sayısını göz önüne alarak insanın 50.000 – 100.000 arasında bir gen sayısına sahip olduğunu tahmin ediyordu. Proje ilerledikçe bu tahminler pek çok kez güncellenerek aşağı doğru çekildi ve son olarak 2010'da gen sayısı 21.000 civarında kaldı. İnsanın gen sayısının, bir yuvarlak solucan olan *C. elegans* türünde olduğu gibi çok düşük miktarda olması, insanda daha fazla gen olması gerektiğini düşünen pek çok biyologu şaşırttı.

Acaba, insanlardaki (ve diğer omurgalılarda) gen sayısının yuvarlak solucanınki ile hemen hemen aynı miktarda olabilmesini sağlayan genetik özellikler nedir? Omurgalı genomunda kodlayıcı DNA dizileri, RNA transkriptlerinin seçenekli splayzı sayesinde niceliklerinden çok daha fazla kazanç elde ettirerek önemli bir avantaj kazandırır. Hatırlarsanız bu süreç sayesinde, bir genden birden fazla işlevsel protein üretilebilmektedir (Şekil 18.13). İnsandaki tipik bir gen, 10 adet ekzon bölgesi içermektedir. Kaba bir tahminle, bu çoklu ekzonlu genlerin yaklaşık %93'ü en az iki farklı şekilde splayz yapmaktadır. Bazı genler yüzlerce farklı seçenekli splayz (kesip birleştirme) ile ifade olunurken, bazılarında sadece iki seçenek olabilmektedir. Şimdiye kadar bu farklı formların hepsi tanımlanmamış olsa da, insan genomu tarafından kodlanan protein sayısının önerilen gen sayısından çok fazla olduğu kesindir.

Protein çeşitliliğini artıran diğer translasyon sonrası değişiklikler, bölünme ve farklı hücre çeşitlerinde ya da farklı gelişim evrelerinde karbonhidrat gruplarının eklenmesidir. Son olarak, düzenleyici role sahip miRNA'ların ve diğer küçük RNA'ların keşfi ile konuya yeni değişkenler de eklenmiştir (bakınız Kavram 18.3). Bazı bilim insanları, bu tipteki düzenlemelerin belirli bir sayıdaki gene sahip organizmalar için daha yüksek bir karmaşıklık düzeyini ifade ettiğini düşünmektedir.

Gen Yoğunluğu ve Şifre Vermeyen DNA

Genom büyüklüğü ve genlerin sayısına ilave olarak türler arasındaki gen yoğunluğu, diğer bir ifadeyle belirli bir boyuttaki DNA'da kaç gen olduğu da karşılaştırılabilir. Bakterilerin, arkelerin ve ökaryotların genomları karşılaştırdığımız zaman, ökaryotların genel olarak daha büyük genoma sahip olmalarına rağmen mevcut baz çiftine oranla gen sayılarının daha az olduğu görünür. Daha önce de belirttiğimiz gibi, insan genomu, pek çok bakteriye göre yüzlerce hatta binlerce kat daha fazla baz çiftine sahipken, gen sayısı bakımından sadece 5-15 kat üstündür. Bu da insandaki gen yoğunluğunun daha az olduğunu gösterir (bakınız Tablo 21.1). Bir hücreli ökaryotlar, örneğin mayalar bile bakteri ve arkelere göre daha az gen yoğunluğuna sahiptir. Bugüne kadar dizi analizi tamamlanmış olan genomlar arasında, insanlarınki ve diğer memelilerinki en az gen yoğunluğuna sahip olanlardır.

Şimdiye kadar çalışılmış olan tüm bakteri genomlarının çok az bir bölümünü, promotor gibi transkripsiyona uğramayan düzenleyici kısımlar, büyük kısmını ise protein, tRNA ya da rRNA'yı kodlayan genler oluşturur. Bakterideki protein kodlayan gen bölgeleri, başlangıcından sonuna kadar kesintisiz bir nükleotid dizisi barındırır, yani kodlanmayan bölgelerle (intronlar) kesintiye uğramaz. Buna karşın ökaryotlarda genomun çoğu, karmaşık düzenleyici dizilere sahip olduğundan, ne proteine kodlanır ne de işlevsel bir RNA'ya transkribe edilir. İnsanlarda, bakteriye nazaran 10.000 kat daha fazla kodlanmayan DNA bölgesi vardır. Çok hücreli ökaryotlarda, bu DNA kısımlarının bazıları genlerdeki intronlar olarak bulunur. Hatta intronlar, insan (27.000 baz çifti) ve bakterideki (1.000 baz çifti) genlerin ortalama boyları arasındaki farkın en temel nedeni olarak belirtilebilir.

Çok hücreli ökaryotlarda intronlara ek olarak, genlerin arasında kodlanmayan büyük miktarda DNA bölgesi bulunur. Bir sonraki bölümde insan genomundaki bu büyük parçaların yapısını ve düzenlenmesini irdeleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 21.3

1. İnsan genomu, en güncel tahmin ile, 21.000'den az gen taşımaktadır. Ancak hücrelerimizin 21.000'den çok daha fazla sayıda polipeptid ürettiğine dair kanıtlar da vardır. Bu farklılıktan sorumlu süreç ne olabilir?
2. Dizi analizi tamamlanan genomların sayısı gün geçtikçe artmaktadır. www.genomesonline.org internet adresine gidin ve orada hem tamamlanmış olan genom dizi analizlerinin listesini hem de devam eden analiz süreçlerinin listesini inceleyin. (*İpucu:* Önce "Enter GOLD" bağlantısına; sonrasında ise ek bilgi için "Published Complete Genomes" bağlantısına tıklayın.)
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Prokaryotların, ökaryotlardan daha küçük genoma sahip olmalarına neden olabilecek evrimsel süreçler neler olabilir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 21.4

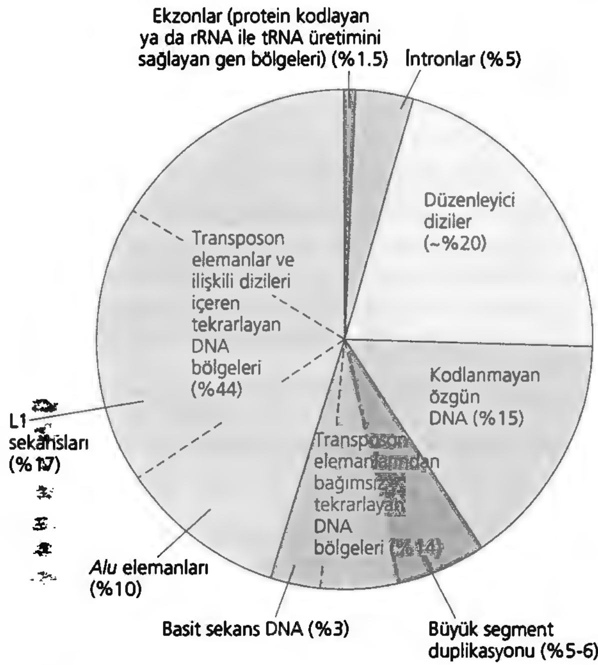
Çok hücreli ökaryotlarda fazla miktarda şifrelenmeyen DNA bölgesi ve çoklu gen aileleri bulunur

Bu bölümün çoğunda ve hatta bu ünitede, proteinleri kodlayan genler üzerinde odaklandık. Bunların kodlayıcı kısımları ve rRNA, tRNA ile miRNA gibi RNA'ları üreten kısımları, çokhücreli ökaryotlarda genomun çok küçük bir kısmını oluşturur. Buna karşın ökaryotik genomların büyük bir kısmı, ne proteine ne de RNA ürünlerine kodlanmayan DNA dizileri içermektedir. Bu kısımlara eskiden "atık DNA" da denilmekteydi. Ancak bunların, hücre içinde önemli işlevleri olduğuna yönelik pek çok kanıt halen birikmektedir. Örneğin, sıçan, insan ve fare genomlarının karşılaştırılmasıyla, bu üç türün hepsinde ortak olan 500 tane kodlamayan DNA bölgesi tespit edilmiştir. Böylesine bir durum, protein kodlayan bölgelerde bile görünmeyen ileri derece bir korumayı göstermektedir ve bu da bahsettiğimiz kodlanmayan DNA bölgelerinin genel olarak önemli işlevleri olduğunun bir göstergesidir. Bu kısımda, insan genomu örneği üzerinde, çok hücreli ökaryotlardaki genlerin ve kodlanmayan DNA bölgelerinin genomda nasıl düzenlendiğini inceleyeceğiz. Bir sonraki kısımda inceleyeceğimiz genom düzenlenmesi ise, bizlere genomların nasıl evrildiğini ve evrilmeye devam edeceğini anlatmaktadır.

İnsan genom dizisinin analizi tamamlandığında, sadece %1.5 gibi çok küçük bir kısmın, kodlayıcı bölge olduğu daha da net biçimde anlaşıldı. **Şekil 21.7**, geri kalan %98,5'lik kısmın bilinen özyapısını göstermektedir. Genler ile ilişkili olan düzenleyici diziler ve intronlar, sırayla %5 ve hemen hemen %20'lik bir kısmı oluşturmaktadır. Gerisi işlevsel genlerin arasında yer alan, gen fragmentleri ve **pseudogenler (yalancı genler)** gibi şifrelenmeyen özgün bazı DNA'yı içerir; yalancı genler, üzerlerinde çok fazla mutasyon birikmesi sonucu artık protein kodlama işlevi yapmayan önceki genlerdir. Genlerin arasındaki bölgelerde en çok yer kaplayanlar, genomda çoklu kopyalar halinde bulunan **tekrarlanan DNA**'dır. Ancak tekrarlanan bu DNA'nın (tüm insan genomunun %44'ü) yaklaşık %75'i, yer değiştirebilen (transpozon) elemanlar olarak bilinen birimlerden ve bunla ilişkili dizilerden oluşmaktadır.

Yer Değiştirebilen Elemanlar ve İlişkili Diziler

Prokaryotlar ve ökaryotların her ikisinde de genom içerisinde bir yerden diğer bir yere hareket edebilen DNA kısımları bulunmaktadır. Bunlara *yer değiştirebilen genetik elemanlar* ya da kısaca **transpozıbıl elemanlar** denmektedir. *Transpozisyon* adı verilen bu süreçte, yer değiştirebilen elemanlar hücre içindeki bir DNA bölgesinden diğerine, tıpkı rekombinas-



▲ **Şekil 21.7 İnsan genomundaki DNA dizilerinin tipleri.** Proteinleri kodlayan ya da RNA ürünlerine transkribe olan gen dizileri insan genomunun sadece %1,5'unu (pasta Tablosunda koyu mor bölüm) oluştururken, intronlar ve genler ile ilişkili düzenleyici diziler (açık mor) genomun hemen hemen çeyreğini oluşturmaktadırlar. İnsan genomunda en çok yer kaplayan bölge, kodlayıcı dizilerden ziyade tekrar eden DNA'lardır (koyu ve açık yeşil). Tekrarlanan bölgelerin sekanslanması ve analizi, en zor işlerden biri olduğundan, burada verilen oranlar genom analizleri neticesine göre küçük oynamalar ile değişebilir. Yakın bir zaman önce keşfedilen miRNA'lar gibi kodlanmayan küçük RNA'lara transkribe olan genler de kodlanmayan özgül DNA dizileri ve intronlar ile birlikte belirtilmiştir.

yonda olduğu gibi taşınır. Bu elemanlar bazen "sıçrayıcı genler" olarak da isimlendirilebilse de şunu unutmamak gerekir ki bunlar hiçbir zaman hücre DNA'sından tamamen bağlantılarını koparmazlar. Aksine, enzim ya da proteinlerin yardımıyla DNA bükülerek özgün ve yeni DNA bölgeleri bir araya getirilir.

Bu tipteki gezgin DNA parçaları hakkındaki ilk kanıt, 1940 ve 50'lerde Hint mısırı üzerine yetiştirme deneyleri yapan Amerikalı genetikçi Barbara McClintock'tan geldi (**Şekil 21.8**). Mısır soylarındaki değişimi takip eden McClintock, danelerdeki renk değişiminin bazı gezgin genetik elemanlar nedeniyle oluşabileceğini ve genlerin bozunması halinde dane renginin değişebildiğini farz etti. McClintock'un bu buluşu büyük şüphe ile karşılandı ve o dönemde göz ardı edildi. Fakat onun titiz çalışması ve öngörülü fikirleri, yıllar sonra bakterilerde bulunan yer değiştirebilen elemanlar ile kanıtlanmış oldu. Bu sayede McClintock, 1983 yılında, 81 yaşında, öncül araştırmaları nedeniyle Nobel Ödülü kazandı.

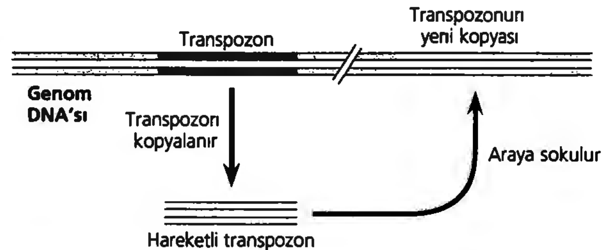


▲ **Şekil 21.8 Yer değiştirebilen elemanların mısır dane rengi üzerindeki etkisi.** Mısır danelerindeki çok renkliliği (sağda) fark ederek gezgin genetik elemanları fikrini ilk defa ortaya atan kişi Barbara McClintock'tur.

Transpozonların ve Retranspozonların Hareketi

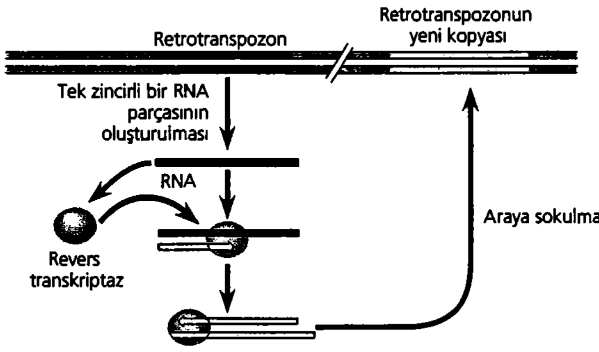
Ökaryotlardaki yer değiştirebilen elemanlar iki tiptedir. İlki, DNA üzerinde yer değiştiren **transpozonlardır**. Bunlar, parçayı orijinal yerinden uzaklaştıran bir "kes ve yapıştır" mekanizmasıyla ya da kopyasını da ardında bırakabilen bir "kopyala ve yapıştır" mekanizmasıyla hareket etmektedir (**Şekil 21.9**). İki mekanizma da, transpozonlar tarafından kodlanan *transpozaz* enzimine gereksinim duymaktadır.

Ökaryotik genomlardaki yer değiştirebilen elemanların çoğu, ikinci tipteki **retrotranspozonlardır**; bunlar, retrotranspozon DNA'nın transkripti olan bir ara RNA üzerinde yer değiştirebilen elemanlardır. Bunlar yer değiştirme esnasında, başlangıçta bir RNA parçasına transkribe olduklarından, orijinal yerlerinde her zaman bir kopyalarını bırakırlar



▲ **Şekil 21.9 Transpozon hareketi.** Transpozonların yer değiştirmesinde kes-yapıştır ya da kopyala-yapıştır (buradaki şekilde gösterilen) mekanizmalarının her ikisi de çift zincirli DNA parçası oluşturur ve bu yapı genomun arasına katılır.

? *Eğer buradaki şekilde kes-yapıştır mekanizması anlatılsaydı şekilde ne gibi değişiklikler olabilirdi?*



▲ **Şekil 21.10 Retrotranspozon hareketi.** Yer değiştirme öncelikle tek zincirli bir RNA parçasının oluşturulmasıyla başlar. Diğer basamaklar Şekil 19.8'de belirtilen retrovirüs çoğalma döngüsü ile temelde benzerdir.

(**Şekil 21.10**). Diğer bir bölgenin arasına katılabilmek için öncelikle RNA parçası, retrotranspozon tarafından kodlanan revers transkriptaz enzimi ile DNA'ya geri çevrilmelidir. (Bölüm 19'da öğrendiğiniz üzere, revers transkriptaz enzimi aynı zamanda retrovirüsler tarafından da kodlanmaktadır. Gerçi, retrovirüsler, retrotranspozonlardan evrilmiş olabilirler.) Diğer bir hücre enzimi, revers transkriptaz tarafından oluşturulan DNA'nın yeni bölgenin içerisine sokulmasını sağlar.

Yer Değiştirebilen Elemanlar ile İlişkili Diziler

Ökaryot genomu boyunca serpiştirilmiş pek çok kopya halinde transpozonlar ve bunlarla ilişkili diziler bulunmaktadır. Basit bir birim, genellikle yüzlerce ya da binlerce baz çifti uzunluğunda olup, yayılmış olan "kopyaları" birbirinin aynısı olmasa da benzerdir. Bunlardan bazıları hareketli yer değiştirebilen elemanlardır ve yer değiştirme için gerekli enzimler, kendisi dahil herhangi bir yer değiştirebilen eleman tarafından kodlanabilir. Diğerleri ise birlikte hareket kabiliyetlerini kaybetmiş olan ilişkili dizilerdir. Yer değiştirebilen elemanları ve ilişkili diziler, memeli genomlarının pek çoğunda %25-50 civarında (bakınız Şekil 21.7); bitkilerde ve amfibilerde ise çok daha da fazla yer kaplamaktadırlar. Öyle ki, bazı bitkilerdeki genom büyüklüğünün temel nedeni gen sayısındaki fazlalıktan ziyade yer değiştirebilen elemanlarının fazlalığıdır. Örneğin bu tipteki diziler, mısır genomunun %85'ini oluşturmaktadır.

İnsan ve diğer primatlarda, yer değiştirebilen elemanlarıyla ilişkili DNA'nın büyük bir kısmı *Alu elemanları* olarak bilinen benzer bir dizi ailesini içermektedir. Sadece bu diziler bile insan genomunun yaklaşık %10'unu teşkil eder. *Alu* elemanları, işlevsel yer değiştirebilen elemanların çoğundan daha kısa, yaklaşık 300 nükleotidlik dizilerden oluşmakta ve herhangi bir protein kodlamamaktadırlar. Pek çok *Alu* elemanının RNA'ya transkribe olabildiği bilinse de hücredeki işlevleri hakkında henüz bir şey bilinmemektedir.

İnsan genomunun görece daha büyük bir kısmını (%17) *LINE-1* ya da *L1* retrotranspozonları oluşturmaktadır. Bu diziler *Alu* elemanlarından çok daha uzun, yaklaşık 6.500 baz çifti uzunluğunda olup yer değiştirme sıklıkları düşüktür. Bu düşük orana ne neden olabilir? Yeni elde edilen bulgulara göre, *L1*'de bulunan bazı diziler, yer değiştirme için gerekli RNA polimeraz kademesini sekteye uğratmaktadır. Bu bulgunun peşi sıra elde edilen bir analize göre, analiz edilen insan genlerinin yaklaşık %80'inde *L1* dizileri intronların arasında tespit edilmiştir; bu da *L1*'in gen ifadesinin düzenlenmesinde rolü olabileceğini gösterir. Diğer araştırmacılara göre ise, *L1*'in sinir hücrelerinin gen ifadesi üzerinde farklılaştırıcı bir etkisinin olabileceği ve böylelikle sinir dokusu hücre tiplerindeki müthiş çeşitliliğe katkı sağladığı düşünülmektedir (bakınız Bölüm 48).

Birçok transpozon elemanı protein kodlamasına karşın, bu proteinler normal hücre işlevlerine katılmaz. Bu yüzden yer değiştirebilen elemanları çoğunlukla, diğer tekrar eden diziler gibi "kodlamayan" DNA kategorisinde incelenir.

Basit DNA Dizilerini de İçeren Tekrarlayan Diğer DNA'lar

Yer değiştirebilen elemanlarıyla ilişkili olmayan tekrarlayan DNA dizileri, muhtemelen DNA kopyalanması esnasındaki hatalardan ya da rekombinasyonlardan köken alır. Bu tipteki DNA, insan genomunun yaklaşık %14'lük kısmını oluşturmaktadır (bakınız Şekil 21.7). Bunun yaklaşık üçte biri (insan genomunun %5-6'sı), 10.000 – 300.000 baz çifti arasında değişen boyutlardaki, uzun duplikasyon birimlerinden oluşan DNA'ları içermektedir. Büyük parçalar, kromozom üzerindeki bir bölgeden yine aynısı üzerindeki diğer bir bölgeye ya da farklı bir kromozoma kopyalanmış gibidirler ve bazı işlevsel genleri içerebilirler.

Bu uzun dizilerin dağınık haldeki kopyalarına zıt olarak, **basit DNA dizileri**, birbiri peşi sıra çoklu tekrarlar halindeki sıralanan kısa dizilerden oluşur. Aşağıdaki dizi buna bir örnek teşkil eder (tek bir DNA zinciri gösterilmektedir):

. . . GTTACGTTACGTTACGTTACGTTACGTTAC . . .

Bu örnekte, tekrarlanan birim (GTTAC) beş nükleotidden oluşmaktadır. Bu tekrar birimleri, 500'e kadar nükleotid içerebilse de genellikle örnekte de olduğu gibi 15'den az sayıda nükleotid içerir. Birim 2-5 arasında nükleotid içerdiğinde seriye **kısa tekrar dizisi** ya da **STR** denir. Bölüm 20'de, genetik profillerin hazırlanmasında STR analizlerinin kullanımından bahsetmiştik. Bu dizilerdeki tekrar sayıları genomdaki konumlarına göre değişebilmektedir. Bir yerde birkaç yüz GTTAC tekrarı olabilirken diğer bir yerde bunun yarısı olabilir. STR analizleri, belirli yerler üzerinde yapılmaktadır; çünkü buralarda görece olarak daha az sayıda tekrar bulunur. Tekrar sayısı insandan insana ve hatta diploit kromozomlu olduğumuz için kişide aleller arasında bile değişebilir. Bu çeşitlilik, STR analizinden elde edilen genetik profillerde temsil edilen varyasyonu üretmektedir. Bu basit DNA dizileri, toplamda tüm genomun %3'ünü oluşturmaktadır.

Basit DNA dizilerinin çoğu, kromozomda telomer ve sentromer bölgelerine yerleşmiştir; bu da, bu tip DNA'ların kro-

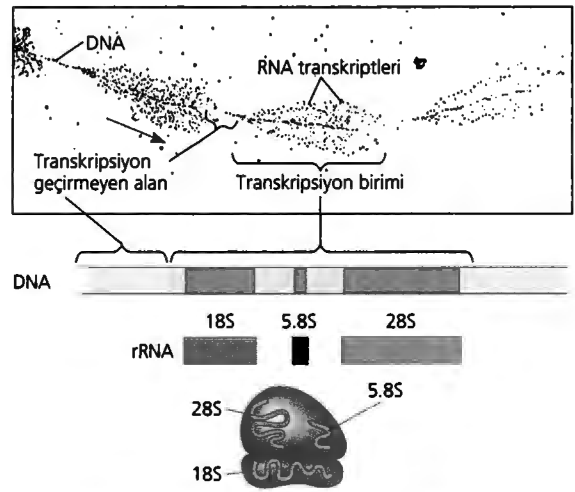
mozomlarda bir yapısal görevlerinin olduğunu akla getirmektedir. Sentromerdeki DNA, hücre bölünmesi esnasında kromatidlerin ayrılması için elzemdir (bakınız Bölüm 12). Sentromer DNA'sı aynı zamanda interfaz çekirdeğindeki kromatinin düzenlenmesine de yardımcı olabilir. Kromozom uçlarındaki telomerlere konumlanmış olan basit DNA dizileri ise her DNA çoğalması sırasında meydana gelen DNA kısalmasına karşı genleri korumaya yardımcı olur (bakınız Bölüm 16). Telomer DNA'sı ayrıca, kromozom uçlarını bozunmalardan ve diğer kromozomlarla birbirlerine yapışmaktan koruyan proteinlerin bağlandığı yerdir.

Genler ve Çoklu Gen Aileleri

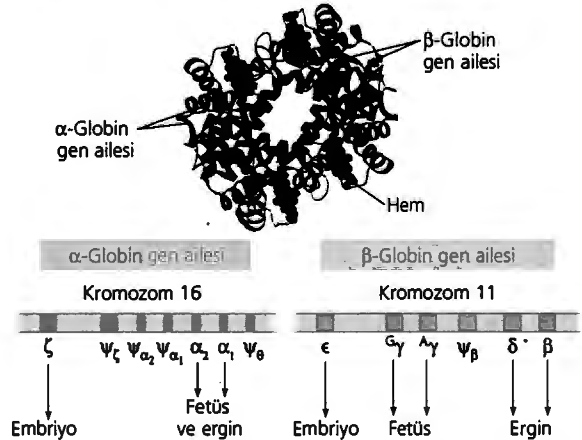
Ökaryotik genomlardaki farklı DNA dizileri ile ilgili tartışmamıza, genlere daha yakından bir göz atarak son veriyoruz. Hatırlayacaksınız ki, kodlanan yani bir proteini ya da RNA ürünlerini oluşturan DNA miktarı, tüm insan genomunun yaklaşık %1.5'luk kısmını oluşturmaktaydı (bakınız Şekil 21.7). Buna intronlar ve düzenleyici bölgeler de dahil edilirse, genlerin işlevi ile ilgili kodlayıcı ve kodlayıcı olmayan DNA bölgelerinin toplamı, tüm insan genomunun yaklaşık %25'lik kısmını oluşturur. Yani diğer bir deyişle, ortalama bir gen bölgesinin neredeyse %6'lık kısmı (%25'in %1,5'u) gen ürününde temsil edilmektedir.

Bakterilerdeki genler gibi, ökaryotik genlerin çoğu da haploid kromozom takımlarındaki tekli kopyalar şeklinde özgün olarak temsil edilmektedirler. Fakat insan, bitki ve pek çok hayvan genomunda yer alan tek başına genler, tüm genler ile ilişkili DNA miktarının yarısından da azdır. Geri kalanı, iki ya da daha çok, çoklu özdeş ya da oldukça benzer genlerin derlemesinden oluşan **çoklu gen aileleri** şeklinde düzenlenmiştir.

Özdeş DNA'ları içeren gen ailelerinde, histon proteinlerinin genleri, kayda değer bir istisna teşkil etse de, diziler genellikle ardışık biçimde kümelenmiş olup son ürünleri RNA'lardır. Bu en güzel örneklerden biri, en büyük üç rRNA molekülünü kodlayan genlerin özdeş DNA dizileridir (**Şekil 21.11a**). Bu rRNA molekülleri, çok hücreli ökaryotik genomdaki ardı sıra yüzlerce hatta binlerce tekrar eden tek bir transkripsiyon biriminin tek ya da birden çok kümelerinden transkribe olur. rRNA transkripsiyon biriminin bu denli çok kopyasının bulunması, hücreye ihtiyaç halinde milyonlarca ribozom yapabilme imkanı sağlar. Transkripsiyonun ilkin ürünü ayıklanarak, proteinler ve diğer bir tip rRNA (5S RNA) ile birleşip ribozom birimlerini oluşturacak üç rRNA molekülünün elde edilebilmesi sağlanır. Özdeş olmayan çoklu gen ailelerine verilen en klasik örnek globinleri, yani hemoglobinin α ve β polipeptid alt birimlerini içeren bir grup proteini kodlayan genlerdir. α-globinin farklı formlarını kodlayan gen ailesi, insanda 16. kromozoma, β-globini kodlayanlar ise 11. kromozoma yerleşmiştir (**Şekil 21.11b**). Her bir farklı globin alt biriminin, gelişimin farklı bir evresinde üretilmesi sayesinde, canlının gelişimi esnasındaki değişen koşullara uygun işlevsel hemoglobin üretilmesi sağlanmaktadır. Örneğin insanda embriyo ya da fetüs dönemlerindeki hemoglobin moleküllerinin



(a) Ribozomal RNA gen ailesinin bir kısmı. Üstteki TEM görüntüsü, semender genomundaki, yüzlerce kopya içinden üçünün rRNA transkripsiyon birimlerini göstermektedir. Her bir "telek" yaklaşık 100 adet RNA polimeraz molekülünün (DNA üzerindeki siyah noktalar), soldan sağa hareket ederek (kırmızı ok) çalıştığı transkripsiyon birimlerine karşılık gelmektedir. Artan sayıdaki RNA transkripti DNA'dan yayılmaktadır. TEM görüntüsü altındaki şekilde, rRNA'nın üç tipine ait genler (mavi) ile transkripte olan fakat ardından çıkartılacak olan komşu diziler (sarı) görünmektedir. Tek bir transkriptin oluşum süreci ile ribozomun ana bileşenleri olan üç tipteki rRNA'ların (kırmızı) her biri elde edilebilmektedir.



(b) İnsan α-globin ve β-globin gen aileleri. Olgun bir hemoglobin, üst şekildeki moleküler modelde görüldüğü üzere ikişer adet α-ve β- globin polipeptid alt ünitelerinden meydana gelmektedir. Alttaki şekilde ise α-ve β-globin gen ailelerinin kodlayıcı DNA bölgeleri (koyu mavi) belirtilmektedir. İşlevsel genlerin arasındaki kodlamayan DNA bölgeleri, artık protein üretimine katılmayan ve eski bir işlevsel gen türevi olan yalancı genleri (pseudogenler) (ψ; yeşil) de barındırmaktadır. Genler ve yalancı genler Yunan alfabesi ile isimlendirilirler. Bazı genler sadece embriyoda ya da fetüste ifade edilir.

▲ **Şekil 21.11 Gen aileleri.**

? *Eğer (a)'da kırmızı ok ile belirtilmemiş olsaydı, transkripsiyon yönünü nasıl belirlerdiniz?*

oksijene duyarlılığı, ergine göre daha farklıdır ve bu sayede fetüsün anneden oksijen elde etmesi kolaylaşmıştır. Globin gen ailesinde aynı zamanda birkaç tane yalancı gen de mevcuttur.

Gen ailelerindeki genlerin düzeni, biyologlara genomların evrimi konusunda öngörüler vermektedir. Bir sonraki bölümde, evrimsel süreçte farklı türlerin genomlarını şekillendiren süreçleri değerlendirmeye çalışacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 21.4

1. Memeli genomunun, prokaryotik bir genomdan daha büyük olmasına neden olan karakteristik özellikleri tartışınız.
2. Şekil 21.9 ve 21.10'da tanımlanan üç mekanizmadan hangisinde DNA parçası, özgün yerinde bir kopyasını bıraktığı gibi yeni bir bölgede de gözükebilir.
3. rRNA ve globin gen ailelerinin düzenlenişini karşılaştırınız. Her biri için bir gen ailesinin varlığının organizmaya kazandırdıklarını anlatınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 18.8'de (s. 359) üstteki her bir DNA parçasını, Şekil 21.7'deki pasta grafiğe göre sınıflandırınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 21.5

Duplikasyon, yeniden düzenlenme ve DNA'daki mutasyonlar genom evrimine katkı sağlar

EVRİM Genomik düzeydeki değişimin temeli, genom evriminin de temelini oluşturan mutasyonlardır. Öyle anlaşılıyor ki, ilkin yaşam formlarında, üreme ve hayatta kalabilmeye yetecek biçimde en asgari sayıda gen bulunmaktaydı. Eğer bu durum doğruysa, evrimin bir yönü genom miktarının artması şeklinde tezahür etmiş ve böylelikle ek genetik materyal gen çeşitlenmesinin ham maddesini oluşturmuştur. Bu bölümde öncelikle genomdaki tüm ek kopyaların ortaya nasıl çıkmış olabileceğini anlatıp ardından proteinlerin (veya RNA ürünlerinin) tamamen ya da kısmen farklılaşan işlevlere evrimleşmesine neden olan müteakip süreçleri dikkatinize sunacağız.

Tüm Kromozom Takımlarının Duplikasyonu

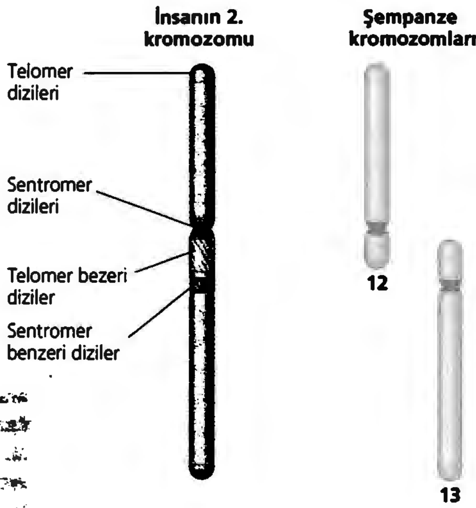
Mayozda meydana gelebilen bir kaza sonucunda bir ya da daha çok kromozom takımı oluşabilmektedir. Bu duruma poliploidi adı verilir. Her ne kadar bu tip arızlar çoğunlukla ölümcül olsa da nadiren genlerin evrimini kolaylaştırır. Bir poliploid organizmada, tek bir gen takımı canlının yaşamı için yeterli işlevi sunabilir. Bir ya da daha fazla ilave takımlar halinde bulunan genler, mutasyonların birikimi ile farklılaşabilir. Bu tipteki varyasyonlar, onları taşıyan organizmalar hayatta kalması ve üremesi ölçüsünde devamlılık arz ederler. Bu yolla, yeni işlevlere sahip genler evrilebilir. Bir hayati gen, kopyası ifade olduğu sürece, diğer kopyadaki değişim yeni bir proteinin kodlanmasına yol açarak organizmanın fenotipini değiştirebilir. Bu şekildeki mutasyonların birikiminin getirisi, çiçekli bitkilerde sıklıkla olduğu gibi (bakınız Bölüm 24), belki de yeni türlerin oluşumu şeklindedir. Poliploid hayvanlar da vardır; fakat çok nadirdirler. Örneğin, Afrika pençeli kurbağası *Xenopus laevis* tetraploid bir organizmadır.

Kromozom Yapısındaki Değişiklikler

Bilim insanları, uzun zamandan beri, şempanze ve insan atalarının son 6 milyon yıl içinde iki ayrı tür olarak farklılaştığını bilmektedir; bu süreçte bunların ortak atalarının taşıdığı kromozomlardan ikisi insan soy hattında kaynaşarak insanlarda (n = 23) ve şempanzelerde (n = 24) haploid kromozom sayısının farklılaşmasına yol açmıştır. Kromozom bantlaşma örüntüleri, şempanzedeki 12 ve 13 nolu kromozomların atasal versiyonlarının, insandaki 2 nolu kromozomu oluşturmak üzere uç uça birleştiğini göstermiştir. Güncel genom dizi analizlerinden elde edilen bilgiler ışında artık farklı türlerin kromozom düzenlenmeleri çok daha hassas bir ölçekte karşılaştırılabilmektedir. Bu bilgiler sayesinde türleşmeye neden olabilecek ve kromozomları şekillendiren evrimsel süreçler ile ilgili çıkarım yapma şansı elde edebilmekteyiz. 2005'te, insana ait 2. kromozomun dizi analizinin sonuçları, yukarıda bahsettiğimiz modele ilişkin çok güçlü kanıtlar ortaya koydu (**Şekil 21.12a**).

Daha geniş ölçekli bir diğer çalışmada, araştırıcılar insan genomunun tümünün dizisi ile fareninkini karşılaştırdılar. **Şekil 21.12b**, bu kıyaslamanın insandaki 16. kromozom yönünden farklılıklarını göstermektedir. Bu kromozomun üzerindeki büyük gen bloklarının, farenin dört ayrı kromozomunda yer alması, fare ve insan soy hatlarının evrimi sırasında, bu genlerin her bir blokta birlikte kaldığına işaret etmektedir.

Benzer karşılaştırmalar insan ve altı tane başka memeli türü üzerine de yapılarak, toplamda bu sekiz memeli türünün kromozomlarındaki yeniden düzenlenmeler yönünden evrimsel geçmişleri yeniden yapılandırılmıştır. Araştırmalar neticesinde pek çok duplikasyon ve inversiyon (mayoz rekombinasyonu sırasında DNA'nın kırılıp yanlış yere yapışması şeklinde oluşan hatalar) tespit edilmiştir. Memeli genomlarındaki bu tip vakaların sıklığının yaklaşık 100 milyon yıl önce, dinozorların yok olup memelilerin tür sayısının bir anda yükseldiği dönemde, arttığı görülmektedir. Bu ilginç çakışma neticesinde kromozomlardaki yeniden düzenlenmelerin türleşmeye yol olabileceği söylenebilir. Her ne kadar farklı düzenlemelerdeki iki birey çiftleşip yavru sahibi olsalar da mayoz düzgün gerçekleşmediğinden bunlar verimsiz döllerdir. Böylelikle kromozom düzenlemelerinin, çiftleşme başarısını engelleyerek iki populasyona farklılaştırabileceği ve böylelikle türleşmedeki ilk adımı gerçekleştirebileceği söylenebilir. (Bu konuyu Bölüm 24'te daha ayrıntılı öğreneceksiniz.)



(a) İnsan ve şempanze kromozomları. İnsandaki 2. kromozomun (solda) telomer benzeri ve sentromer benzeri dizileri, şempanzedeki 12 ve 13. kromozomlardaki (sağda) bölgeler ile eşleşmektedir. Bu, 12 ve 13. kromozomların insan atalarında birleşerek 2 nolu kromozomu meydana getirmiş olduğunu göstermektedir. Bu yeni birleşimde atasal 12. kromozoma ait sentromer işlevsel olarak kalmış, fakat 13. kromozomunki işlevini yitirmiş.(Şempanzedeki 12 ve 13. kromozomlar, bundan dolayı sırasıyla 2a ve 2b olarak yeniden isimlendirilmiştir.)



(b) İnsan ve fare kromozomları. İnsandaki 16. kromozom üzerinde yer alan büyük DNA dizileri (çizimdeki renkli bölgeler), farenin 7, 8, 16 ve 17. kromozomları üzerinde ayrı ayrı dağılmış olarak bulunur. Bu bize her bir bloktaki DNA dizilerinin, ortak atadan ayrıldıkları süreden bu yana, insan ve fare soy hatlarında bir arada korunduklarını göstermektedir.

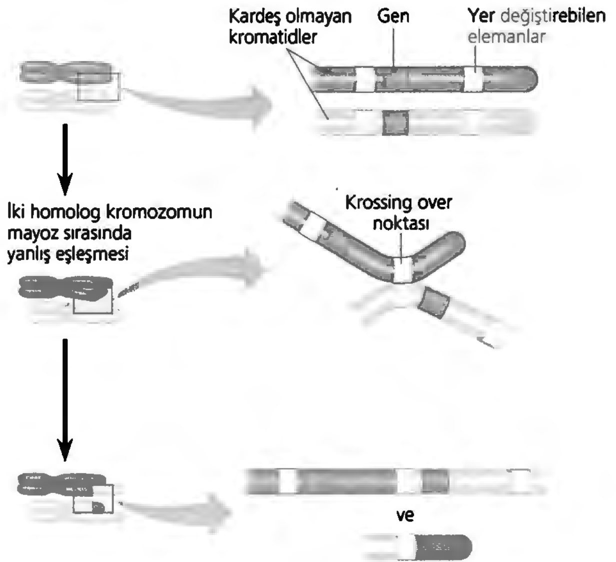
▲ **Şekil 21.12 Memeliler arasında akraba kromozom dizileri.**

Aynı çalışma, ilginç ve beklenmedik bir şekilde tıbbi önemi olan bir örüntüyü oraya çıkarttı. Kromozomların yeniden düzenlenme ile ilgili kırılma noktalarının analizi bu bölgelerin rastgele dağılmadığını, her seferinde belirli bölgelerin bu iş için tekrar tekrar kullanıldığını gösterdi. Rekombinasyon bakımından bu "etkin noktaların" insan genomunda bazı doğuştan gelen hastalıklar ile ilgili kromozom düzenlenmelerinin meydana geldiği bölgeler ile ilişkilidir. Elbette, araştırmacıların şimdiki amacı yeni bölgeler bulmanın yanında henüz tanımlanmamış hastalıklar ile ilgili ilişkilendirmeleri yapmaktır.

DNA'nın Gen-Boyutlu Bölgelerinin Duplikasyonu ve Farklılaşması

Mayozdaki hatalar, önceki bahsettiğimiz büyük parçaların yanında aynı zamanda bireysel genlerin boyutundaki küçük DNA parçalarının da kromozomda duplikasyona uğramasına neden olabilmektedir. Örneğin, mayozun profaz I evresinde meydana gelen krossing-overin eşit olmaması, belirli bir gen bakımından bir kromozomda delesyonla, diğerinde ise duplikasyonla sonuçlanabilir. **Şekil 21.13**'de özetlendiği üzere, yer değiştirebilen elemanlar, kardeş olmayan kromatidlerin krossing over yapabileceği yerlerde homolog alanlar sağlarken, diğer kromatid bölgeleri birbiriyle doğru biçimde hizalanmaz.

Ayrıca, DNA replikasyonu sırasında bir patinaj meydana gelebilir, yani, kalıp DNA'nın tamamlayıcı zincir ile yer değiştirmesi esnasında, tekrar kullanılması ya da replikasyon kompleksi tarafından atlanması durumu söz konusu olabilmektedir. Böyle bir durumda bir kısım DNA ya duplike olur ya da delesyona uğrar. Özellikle tekrar bölgelerinde bu tip hataların nasıl oluşabileceğini hayal etmek kolaydır. STR analizlerinde, basit DNA dizilerindeki tekrar birimlerinde karşımıza çıkan varyasyonların muhtemel kaynağı, bu tip hatalardır. Eşit olmayan krossing over ve DNA replikasyonu sırasındaki patinaj durumlarının globin ailesi gibi çoklu genlerde duplikasyona neden olduğuna ilişkin kanıtlar ede edilmiştir.



▲ **Şekil 21.13 Eşit olmayan krossing over yüzünden meydana gelen gen duplikasyonları.** Krossing over olayında yani mayozda bir gen (ya da bir DNA parçası) komşu genlerdeki yer değiştirebilen elemanlar yüzünden duplike olabilir. Bu tipteki homolog kromozomların kardeş olmayan kromatidleri arasındaki rekombinasyonlar, bazı genlerin bir kromozoma iki kopya halinde bulunmasına diğerinde ise hiç bulunmamasına neden olabilmektedir.

BAĞLANTI KUR *Şekil 13.11'deki (s. 259) krossing over olayının nasıl gerçekleştiğini inceleyin. Yukarıdaki orta panelde, kısımlar arasında bir hat çizerek üstteki kromatidin alt panelde ortaya çıkmasını sağlayın. Diğer kromatid için aynı şeyi yapmak için farklı renklerde kalemler kullanın.*

Gen duplikasyonları, α-globin ve β-globin gen aileleri gibi işlevleri benzer genlerin evrimine yol açabilmektedir (bakınız Şekil 21.11b). Çoklu gen ailelerindeki gen dizilerinin karşılaştırılması, genlerin ortaya çıkış düzenini gösterebilir. Globin genlerinin evrimsel geçmişini yeniden yazmaya çalışan bu yaklaşıma göre, 450-500 milyon yıl önce ortak bir atasal globin geninden duplikasyon ve değişim neticesinde α-globin ve β-globin atasal genleri ortaya çıkmıştır (**Şekil 21.14**). Bu genlerin her biri daha sonra pek çok defa duplikasyona uğramış zamanla birbirinden farklılaşarak günümüzdeki gen ailesi yapısını almıştır. Aslında, globin genlerinin ortak atası, aynı zamanda kaslardaki oksijen bağlayan protein olan miyoglobine ve bitkilerdeki leghemoglobine köken oluşturur. Bu son iki protein, monomer olarak işlev görür ve onların genleri "globin üst ailesi" içine dahil edilir.

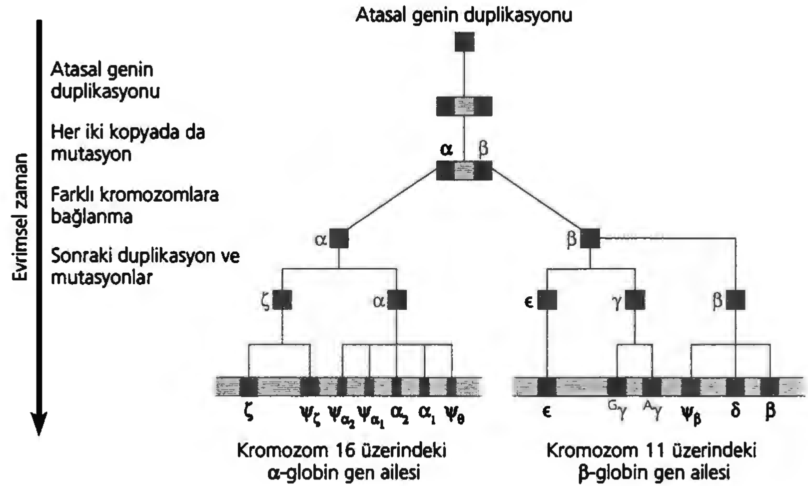
Duplikasyonlardan sonra, globin ailesi genlerinde nesiler boyu biriken mutasyonlar bu genlerdeki farklılıkların diğer bir kaynağıdır. Ana taslağımıza göre, işlevsel bir protein, örneğin α-globin proteini bir gen kopyası tarafından kodlanıyorsa, bu genin diğer kopyalarında rastgele mutasyonlar birikebilir. Pek çok mutasyonun organizmaya yan etkileri bulunurken, bazılarının hiçbir etkisi bulunmaz. Fakat çok az bir kısım mutasyon, protein ürünlerinin işlevini, organizmanın avantajına olacak şekilde değiştirebilir. Globin örneğinde farklı yaşam dönemlerinde işlev görecek yeni proteinin oksijen taşıma kabiliyeti etkilenmeden bu değişim gerçekleşmiştir. Doğal seçilim ise bu değişen genlerin populasyonda sürekliliğini sağlayarak bu değişimde rol alır.

Farklı globin polipeptidlerine ait amino asit dizilerindeki benzerlikler de duplikasyon ve mutasyon temeline dayanan bu modeli desteklemektedir (**Tablo 21.2**). Örneğin β-globinlerdeki amino asit dizileri, birbirine α-globinlerinkinden çok daha fazla benzemektedirler. Ayrıca işlevsel genlerin arasında pek çok yalancı genin bulunması da bu modele ilave bir destek sunmaktadır (bakınız Şekil 21.11b): Bu "genlerdeki" rastgele mutasyonlar evrimsel süreçte onların işlevini kaybetmelerine neden olmuştur.

Yeni İşlevlere Sahip Genlerin Evrimi

Globin gen ailesinin evriminde gen duplikasyonu ve süreç içindeki divergens, benzer (oksijen taşınımı) işlevlere sahip protein ürünlerinin oluşumunu sağlamıştır. Diğer bir yolla, duplike olmuş genin bir kopyası üzerindeki değişikliklerle yeni bir işleve sahip protein ürünleri üretilebilir. Lizozim ve α-laktalbuminden sorumlu genler, buna iyi birer örnek teşkil ederler.

Lizozim, bakteri hücre duvarını eriterek bakterilere karşı hayvanları koruyan bir enzimdir; α-laktalbumin ise memelilerde süt üretiminde rol oynayan, enzim olmayan bir proteindir. Bu iki protein, amino asit dizisi ve üç boyutlu konformasyonları bakımından birbirine çok benzerdir. Bu genlerin her ikisi de memelilerde bulunur; oysa, sadece lizozim geni kuşlarda da bulunmaktadır. Bu bulgulara göre, memeli ve kuş soy hattının ayrışmasından sonra, lizozim geni memeli hattında duplike olmuş, ancak kuşlarda değişim geçirmemiştir. Duplike



▲ **Şekil 21.14 İnsanda α-globin ve β-globin gen ailelerinin tek bir atasal globin geninden evrimleşmesine ilişkin model.**

? *Yeşil elemanlar yalancı genlerdir. Gen duplikasyonundan sonra bunların nasıl oluştuklarını açıklayın.*

Tablo 21.2 İnsan Globin Proteinleri Arasındaki Amino Asit Sekansındaki Benzerlik Yüzdesi

		α-Globinler		β-Globinler		
		α	ζ	β	γ	ε
α-Globinler	α	—	58	42	39	37
	ζ	58	—	34	38	37
β-Globinler	β	42	34	—	73	75
	γ	39	38	73	—	80
	ε	37	37	75	80	—

olmuş lizozim geninin bir kopyası, sonradan, α-laktalbumin kodlayan bir gene evrimleşmiştir; α-laktalbumin proteini, tamamen farklı bir işleve sahiptir.

Genlerin Kısımlarının Yeniden Düzenlenmesi: Ekzon Duplikasyonu ve Ekzon Karılması

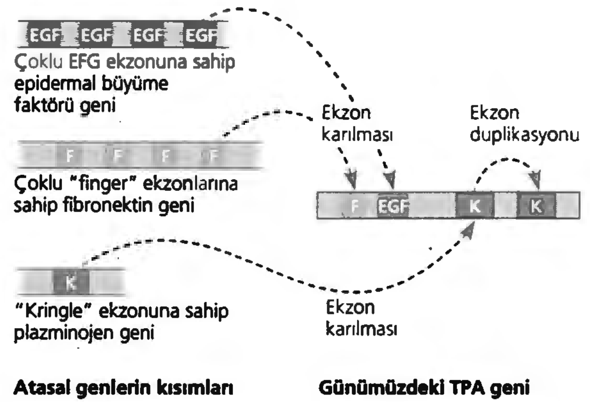
Genlerdeki DNA sekansının yeniden düzenlenmesi de genom evrimine katkı sağlar. Çok hücreli ökaryotların çoğu geninde intronların varlığı, genomdaki ekzonların duplikasyonunu ya da yeniden yerleşimini kolaylaştırmak suretiyle yeni ve potansiyel olarak faydalı proteinlerin evrimi teşvik edilmiştir. Bölüm 17'den de hatırlayacağınız gibi, ekzonlar bir proteinin fonksiyonel ya da yapısal bölgesini, bir domaini kodlarlar.

Mayoz sırasında, eşit olmayan krossing over nedeniyle genlerin bir kromozomda duplike olmasının, diğerinde ise homologdan kaybolmasının mümkün olabildiğini daha önce tartıştık (bakınız Şekil 21.13). Benzer bir süreçte, belirli bir ekzonun da bir gende duplike halde iken diğerinde kaybolması mümkündür. Duplike ekzonu taşıyan genin oluşturacağı protein, ikinci bir domaini taşıyabilir. Protein yapısındaki bu değişim onun, dayanıklılığını, bağlanma yeteneğini ya da diğer özelliklerini artıracak şekilde işlevini değiştirebilir. Az miktardaki protein kodlayan gen, ilgili ekzonların duplikasyon ve farklılaşma ile oluşmuş çoklu kopyalarına sahiptir. Buna en güzel örneklerden biri, hücreler arası matriks proteini olan kollajeni kodlayan gendir. Kollajen, tekrarlı ekzon örüntüsünün bir ürünü olarak çok yüksek derecede yinelenen amino asit dizilerinden oluşan yapısal bir proteindir.

Diğer yandan, ara sıra aynı gen üzerindeki hatta mayoz rekombinasyonundaki bir anomali nedeniyle farklı (alel olmayan) genler üzerindeki ekzonların karışıp eşleşebilmesi ihtimali de düşünülebilir. "Ekzon karılması" olarak isimlendirilen bu işlem, yeni işlevlerdeki yeni proteinlerin oluşmasını sağlayabilir. Örneğin doku plazminojenini aktive eden (TPA) geni, düşünelim. TPA, hücre dışı bir protein olup kanın pıhtılaşmasın kontrolüne yardımcı olur. Üç tipte dört domaine sahiptir ve her biri bir ekzon tarafından kodlanır. Bir ekzon, iki kopya halinde bulunur. Buradaki ekzon tipleri, diğer proteinlerde de bulunabildiğinden TPA geninin ekzon karılması ve duplikasyon ile evrildiği düşünülmektedir (**Şekil 21.15**).

Yer Değiştirebilen Elemanların Genom Evrimine Nasıl Katkı Sağladığı

Ökaryotik genomların bir kısmında yer değiştirebilen elemanlarının süreklilik göstermesi, genomu şekillendiren evrimsel süreçte önemli bir role sahip oldukları fikrini tutarlı kılmaktadır. Bu elemanlar, genom evrimine çeşitli yollarla katkı sağlayabilir. Onlar, rekombinasyonu teşvik edebilir, hücresel gen ya da kontrol elemanlarını engelleyebilir ve tüm genleri ya da tekli ekzonları yeni konumlara taşıyabilirler.



▲ **Şekil 21.15 Ekzon karılması ile yeni bir genin evrimi.** Ekzon karılması, her biri belirli bir domaini şifreleyen ekzonların yer değiştirmesini sağlayarak, epidermal büyüme faktörü, fibronektin ve plazminojen (solda) için mevcut olan genin atasal formundan doku plazminojen aktivatörü olan TPA (sağda) için yeni bir geni yaratabilir. Onun taşınmasından sonra "kringle" ekzonunun plazminojen geninden duplikasyonu, TPA geninde iki kopya halinde bulunan bu ekzonun kaynağını teşkil eder.

? *İntronlardaki yer değiştirebilen elemanların varlığı buradaki ekzon karılmasında nasıl bir kolaylık sağlamıştır?*

Benzer sekansların yer değiştirebilen elemanları, genom boyunca serpiştirilmiştir ve böylelikle krossing over için homolog bölgeler sağlayarak farklı kromozomlar arasındaki rekombinasyona olanak tanırlar. Bu tipteki rekombinasyonların çoğu, muhtemelen zararlıdır ve organizma için ölümcül sonuçlar doğurabilecek genom değişimlerine neden olabilir. Ancak evrimsel süreç göz önüne alındığında, bu tipteki sıra dışı ve nadir rekombinasyonlar bazı organizmalar için avantaj sağlayabilir. (Elbette bu değişimin gamet oluşturan bir hücrede olması yani kalıtılabilir olması gerekir.)

Yer değiştirebilen bir elemanın hareketi, pek çok sonuca neden olabilmektedir. Örneğin, eğer bu eleman, protein kodlayan dizinin ortasına "sıçrarsa", gene ait olağan transkripsiyon ürününün oluşması engellenmiş olur. Eğer bir yer değiştirebilen eleman, düzenleyici dizinin içerisine sokulursa, bu transpozisyon olayı, bir ya da daha fazla proteinin üretiminin artmasına ya da azalmasına yol açabilir. Transpozisyon, McClintock'un mısır danelerindeki pigment sentezinde işlev gören enzimlerden sorumlu genler üzerinde her iki tipte etki yaratmıştır. Bu tür değişiklikler, genellikle zararlı olsa da, uzun vadede bazıları, hayatta kalma şansını artırabilen bir fayda sağlayabilir.

Yer değiştirebilen bir eleman, transpozisyon sırasında, bir geni ya da gen grubunu genom içerisinde yeni bir konuma taşıyabilir. Bu mekanizma, muhtemelen, insanda farklı kromozomlardaki α-globin ve β-globin gen ailelerinin konumlarından ve diğer genlerin yayılımından sorumludur. Bir gendeki ekzon, rekombinasyon sırasındaki ekzon karma işlemine benzer bir mekanizmayla, başka bir genin içerisine sokulabilir. Örneğin, bir ekzon, transpozisyon olayıyla, protein kodlayan bir başka genin intronu içerisine yerleştirilebilir. Eğer yer-

leştirilen ekzon, RNA splayzı süresince RNA transkriptinde alıkonursa, sentezlenen protein ilave bir domaine sahip olacaktır ve bu olay, proteine yeni bir işlev sunabilir.

Bu bölümde tartıştığımız tüm süreçler, sıklıkla ya ölümcül olabilen zararlı etkiler yaratır, ya da hiçbir etkisi olmaz. Bununla birlikte, birkaç örnekte, kalıtılabilir faydalı olabilen küçük değişiklikler meydana gelebilir. Nesiller boyu gerçekleşen bu genetik çeşitlilik, doğal seçilim için iyi bir ham madde sunar. Genlerin ve ürünlerinin çeşitlenmesi yeni türlerin evriminde önemli bir aşamadır. Burada anlatılan şekilde genomda meydana gelen değişimlerin birikimi, her tür için aslında onların evrimsel geçmişini izleyebileceğimiz bir kayıt sunmaktadır. Bu kayıtları okuyabilmek için genomdaki değişiklikleri belirleyebilmemiz gerekir. Farklı türlere ait genomların karşılaştırılması, bizlere bunu yapabilme imkanı sunarak, genomların nasıl evrim geçirdiği konusundaki anlama yetimizi artırmıştır. Son kısımda bu konuları daha ayrıntılı olarak öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 21.5

1. Hücresel işlemlerden DNA duplikasyonuna neden olan üç hata örneğini tanımlayınız.
2. Şekil 21.15'de (solda) atasal EGF ve fibronektin genlerinde çoklu ekzon durumu nasıl meydana gelmiştir? Açıklayınız.
3. Yer değiştirebilen elemanların, genom evrimine katkı yaptığı üç yol nedir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** 2005'de İzlandalı bilim insanlarının hazırladığı bir raporda Kuzey Avrupalıların %20'sinde geniş çaplı kromozom inversiyonlarının bulunduğu tespit edilmiştir. Bu raporda, İzlandalı kadınlarda bu inversiyonların bulunmasının daha çok çocuk sahibi olmakla alakalı olduğu sonucu istatistiksel olarak daha anlamlı çıkmıştır. Bu inversiyonların sıklığının, gelecek kuşaklarda İzlanda nüfusunda ne şekilde değişebileceğini umuyorsunuz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 21.6

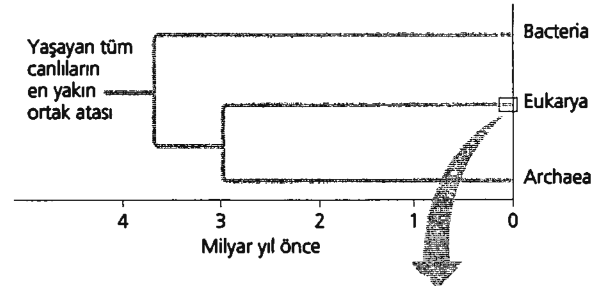
Genom dizilerinin karşılaştırılması evrim ve gelişim ile ilgili ipuçları sağlar

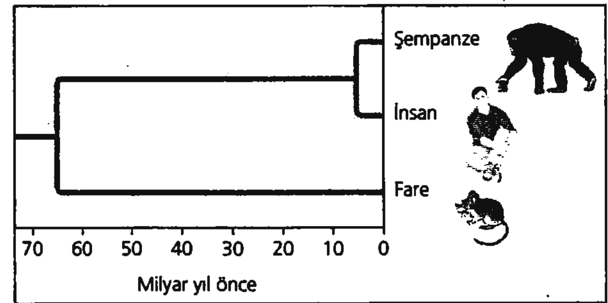
EVRİM Bir araştırmacı, biyolojinin günümüzdeki durumunu, navigasyondaki gelişmelerin ve daha hızlı gemilerin kullanıldığı 15. yüzyıl keşifler dönemine benzetmiştir. Son 25 yılda genomların sekanslarının çıkarılması ve veri toplanması noktasında çok hızlı gelişmeler yaşandı, tüm genomdaki gen aktivitelerini değerlendirebilecek yeni teknikler geliştirildi ve böylelikle genlerin ve ürünlerinin karmaşık sistemlerde nasıl çalıştığını anlamaya çalışan yaklaşımlar belirginleşti. Artık bu yeni dünyanın tam anlamıyla kenarında hazır bir şekilde bekliyoruz.

Farklı türlere ait genom dizilerinin kıyaslanması ile çok ilkelden daha güncele, yaşamın evrimsel hikayesine ilişkin pek çok bulgu ortaya çıktı. Benzer biçimde, farklı türlerdeki embriyonik gelişime odaklanan genetik programlar üzerinde yapılan karşılaştırmalı çalışmalar da günümüz dünyasındaki müthiş çeşitli yaşam biçimlerini oluşturan mekanizmaları açıklamaya başlamıştır. Bu son bölümde bu iki yaklaşım neticesinde neler öğrendiğimizi tartışacağız.

Genomların Karşılaştırılması

İki türün genleri ve genomlarının sekanslarındaki daha fazla benzerlik, onların evrimsel geçmişleri açısından da daha yakın araba olduğunu göstermektedir. Çok yakın akraba türlerin genomlarının kıyaslanması, yakın dönemdeki evrimsel gelişmelerin anlaşılmasına ışık tutarken, uzak akraba türlerin genomları, daha eski evrimsel geçmişi anlamamıza yardımcı olmaktadır. Her iki durumda da, paylaşılan ya da gruplar arasında değişmiş özelliklerin incelenmesi, yaşam formları ve biyolojik süreçler ile ilgili evrim algımızı artırmaktadır. Bölüm 1'de öğrendiğiniz türler arasındaki evrimsel akrabalıklar, bir ağaç şeklindeki diyagram (sıklıkla yana yatık) biçiminde gösterilebilir ve böyle bir şemadaki her bir dallanma noktası soyların birbirinden farklılaşma derecesini belirtir. **Şekil 21.16**'da, tartışacağımız bazı tür ve grupların evrimsel akrabalıkları gösterilmiştir. İlk olarak uzak akraba olanların karşılaştırmasını yapacağız.





▲ **Şekil 21.16 Canlıların üç domaininin evrimsel akrabalık ilişkileri.** Bu ağaç diyagramı, bakteri, arke ve ökaryotların çok eski ayrılıklarını gösterir. Ökaryot soy hattının bir kısmını kesip alan alttaki şema, üç memeli türünün daha yakın zamandaki ayrımını göstermektedir.

Uzaktan Akraba Olan Türlerin Karşılaştırılması

Hangi genlerin benzer yani daha *çok korunmuş* olduğunun belirlenmesi, birbirinden çok uzun zaman önce ayrılmış uzak akraba türlerin evrimsel akrabalıklarının netleştirilmesine yardım eder. Bakteriler, arkeler ve ökaryotlarda tüm genomun karşılaştırılması, bu grupların yaklaşık 2-4 milyar yıl önce birbirinden ayrılmış olduğunu belirtmekte ve onların canlıların en temel domainleri olduğuna öngören teoriyi kuvvetlice desteklemektedir (bakınız Şekil 21.16).

Evrimsel biyolojideki değeri bir yana, karşılaştırmalı genom çalışmaları, biyoloji ve özellikle insan biyolojisindeki bilgilerimizi artıran model organizmalar üzerindeki araştırmaların uygunluğu doğrulanmış oldu. Birbirinden uzak türlerde, çok uzun zaman önce ortaya çıkmış olan genler şaşırtıcı biçimde benzer olabilmektedir. Bu noktada örneğin, mayalardaki bazı genler, insanlarda hastalığa yol açan bazı genlere çok fazla benzerlik göstermektedir; araştırmacılar, mayalardaki karşılık gelen bu genleri çalışarak hastalık genlerinin işlevlerini anlamaya çalışmıştır. Bu çarpıcı benzerlik, birbiriyle uzaktan akraba olan bu iki türün ortak kökeninin altını çizmektedir.

Yakından Akraba Olan Türlerin Karşılaştırılması

Yakın akraba iki türün, yakın zaman önce birbirinden ayrıldığından genomlarının birbirine benzer bir düzene sahip olması beklenir. Daha önce de bahsettiğimiz gibi, bu yakın akrabalardan birinin genomunun tam olarak sekanslanması bize, onu şablon olarak kullanarak ikincisini daha hızlı bir şekilde haritalama imkanı sunar. Örneğin insan genom dizilerini kılavuz olarak kullanarak şempanze genomu hızlıca tamamlanabilmiştir.

Yakın zaman önce birbirinden ayrılan yakın akraba türlerinin genomları karşılaştırıldığında bazı gen farklılıklarına rastlanabilir. Bu nedenle iki tür arasındaki fenotipik farklılığı en kolay şekilde gösterebilecek belirli genetik farklılıklar bulunmaktadır. Bu tipteki analizlerin en heyecan verici olanı, insan genomu ile şempanze, fare, sıçan ve diğer memeli genomlarını karşılaştıran araştırmalardır. Bu türlerin hepsinde ortak olup memeli olmayanlarda bulunmayan genleri belirlemek memeli olmanın bedelini, insan ve şempanzede ortak olan ama kemirgenlerde bulunmayanlar ise mesela primat olmanın nasıl bir şey olduğunu anlamamızı sağlayabilir. Ve elbette ki, insan ile şempanze genomlarını karşılaştırmak, bu bölümün başında sorduğumuz "hangi genomik farklılıkların bir insan ya da bir şempanze oluşmasına yol açtığı?" sorusuna cevap vermede bize yardımcı olabilmektedir.

Yaklaşık 6 milyon yıl önce ayrıldıkları (bakınız Şekil 21.16) düşünülen insan ve şempanze genomlarının tüm bileşiminin analizi, bazı genel farklılıkları ortaya çıkartır. Tek nükleotid değişimi esas alındığında iki genom sadece %1.2 oranında farklılık arz eder. Ancak araştırmacılar, daha uzun DNA dizilerini incelediği zaman, onların bir ya da diğer türün genomunda büyük bölgelerin araya sokulması ya da delesyonundan dolayı %2.7'lik ilave bir fark bulmaları sürprizdi; bu araya sokulmaların (insersiyon) çoğu, duplikasyon ya da diğer tekrarlı DNA'lardır. Doğrusu, insan genomundaki duplikasyonların üçte biri, şempanze genomunda bulunmaz ve bu duplikasyon bölgelerinden bazıları insan hastalıkları ile ilişkilidir. *Alu* elemanları insanda, şempanzeye göre çok daha fazla bulunur; şempanze genomu retroviral provirüsün çok sayıda kopyasını içerirken bunlar insanlarda bulunmaz. Tüm bu gözlemler, iki genomu farklı yollara sevk eden nedenlere ilişkin ipuçları sunsa da resmin bütününü görebilmemiz henüz olası değil. Hatta genomdaki bu farklardan hangilerinin türleri ayırt eden karakterlerden sorumlu olduğunu da halen bilemiyoruz.

İki tür arasındaki fenotipik farklılıkların kökenini ortaya çıkartmak için biyologlar insan ve şempanzedeki belirli bazı gen ya da gen gruplarını çalışmakta ve hatta bunların diğer memelilerdeki eşdeğerlerini incelemektedirler. Bu yaklaşım, pek çok genin insanda, şempanze ya da fareye nazaran daha hızlı değiştiğini (evrildiğini) ortaya çıkartmıştır. Bunlar arasında, sıtmaya ve tüberküloza karşı mücadelede işlev gören genler ve beyin büyüklüğünü düzenleyen en az bir gen bulunmaktadır. Genler işlevlerine göre sınıflandırıldığında, hızlı evrimleşiyor gibi görünen genler, transkripsiyon faktörlerini kodlayanlardır. Bu buluş, transkripsiyon faktörlerinin gen ifadesini ayarlayarak bütün genetik programın düzenlemesinde anahtar rol oynaması bakımından anlam kazanmaktadır.

Transkripsiyon faktörlerinden birini kodlayan *FOXP2* geni, insan soy hattındaki hızlı değişimin kanıtı olarak gösterilmektedir. Elde edilen pek çok kanıta göre *FOXP2* geni omurgalılarda ses çıkarmada görev almaktadır. Bir kere, bu gende meydana gelen mutasyonlar, insanlarda ciddi konuşma ve lisan bozulmalarına sebep olmaktadır. Dahası, zebra ispinozu ve kanaryaların beyninde bu gen, kuşların ötmeyi öğrenmeleri sırasında ifade edilmektedir. Ancak belki de en sağlam kanıt, araştırıcıların farelerde *FOXP2* genini bozduğu ve oluşan fenotipleri analiz ettiği bir "nakavt" deneyinden gelir (**Şekil 21.17**, bir sonraki sayfada). Homozigot mutant fareler özürlü beyne sahip olup normal utrasonik seslendirmeleri almada başarısız olmuşlardır. Tek bir gen kopyası bozuk olan fareler de ses çıkarmada önemli problemler sergilemiştir. Bu sonuçlar, *FOXP2* gen ürünlerinin ses çıkarmayla ilintili olduğu fikrini desteklemektedir.

Bu analizleri genişletmek adına diğer bir araştırma grubu faredeki *FOXP2* genini, "insansı" kopyası ile değiştirdi; bu kopya şempanzelerdekinden iki amino asit bakımından farklı olup, insanın konuşabilme yetisine sahip olmasının olası sorumlusudur. Fareler her ne kadar genel anlamda sağlıklı olsalar da, hemen göze çarpmayan farklı bir ses çıkarma yeteneğine sahip olmuşlar ve beyin hücreleri insandaki konuşma ile ilgili bağlantılar gibi değişimler göstermiştir.

FOXP2 hikayesi, yaygın önemdeki biyolojik fenomenlerin ortaya çıkartılmasında farklı yaklaşımların birbirini nasıl da

▼ **Şekil 21.17** **SORGULAMA**

İnsan soy hattında hızlı evrimleşen bir genin (FOXP2) işlevi nedir?

DENEY *FOXP2* geninin insanda konuşma ve dillerin, diğer omurgalılarda ise ses çıkartmanın gelişiminde bir rolü olduğuna ilişkin, pek çok kanıt elde edilmiştir. 2005'te Joseph Buxbaum ve arkadaşları Mount Sinai Tıp Fakültesi ve başka pek çok enstitü *FOXP2*'nin işlevini test ettiler. Çalışmada, genlerin kolayca nakavt edildiği bir model organizma olan fareler, ses çıkartan omurgalıları temsilen kullanıldı. Fareler iletişim için ultrasonik cıyaklamalar (fısıltılar) çıkartır. Araştırmacılar genetik mühendisliği kullanarak farelerdeki *FOXP2* geni allellerinin her ikisini ya da birini bozdular.



Yabanıl tip: *FOXP2*'nin iki kopyası da normal | **Heterozigot: *FOXP2*'nin bir kopyası bozuk** | **Homozigot: *FOXP2*'nin iki kopyası da bozuk**

Onlar daha sonra bu farelerin fenotiplerini karşılaştırdı. İncelenen iki karakter şu şekilde belirtilebilir: beyin anatomisi ve ses çıkarma.

Deney 1: Araştırmacılar beyninden ince kesitler alarak bunları UV flüoresan mikroskobunda incelemeye imkan veren özel boyalarla boyadı.

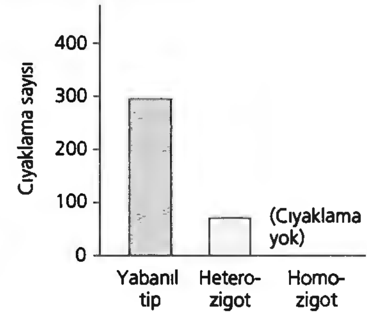
Deney 2: Araştırıcılar her yeni doğanı, annesinden ayırıp onların çıkardıkları ultrasonik cıyaklamaları kaydetti.

BULGULAR

Deney 1: *FOXP2*'nin her iki kopyasının da bozulduğu durumda, hücrelerin organizasyonunun bozulması gibi bir beyin hasarı meydana geldi. Heterozigotların fenotipindeki bu etkiler daha azdı. (Her renk farklı hücre ya da doku tipini belirtir.)



Deney2: Her iki kopyanın da bozuk olduğu durumda farelerde strese karşı ultrasonik ses çıkartma gözlenmedi. Heterozigotlarda da ses çıkarma oldukça ciddi oranda düştü.



SONUÇ *FOXP2*, farede fonksiyonel bir iletişim sisteminin gelişiminde belirgin bir role sahiptir. Bu sonuçlar kuş ve insanlarda yapılan çalışmalardan elde edilen kanıtların üzerine eklenerek *FOXP2*'nin çeşitli organizmalarda benzer şekilde hareket ettiği hipotezlerini desteklemektedir.

KAYNAK Shu et al. Altered ultrasonic vocalization in mice with a disruption in the *Foxp2* gene, *Proceedings of the National Academy of Science* 102:9643-9648 (2005).

EĞER ÖYLE İSE? Sonuçlar *FOXP2*'nin farenin ses çıkartmasında rolü olduğunu desteklediğine göre, insanda da FOXP2 proteinin konuşmada anahtar bir düzenleyici olup olmadığını merak edebilirsiniz. Size normal ve mutant insan FOXP2 proteini amino asit dizisi ile normal bir şempanze FOXP2 dizisi verilirse bu soruyu nasıl araştırırdınız? İleriki aşamada bu diziler ile fareninkini karşılaştırmanız size ne gibi ipuçları kazandırırdı?

tamamlayabildiğine mükemmel bir örnektir. *FOXP2* deneylerinde insana model olarak fareler kullanılmıştır; çünkü bu çalışmalarda insanın kullanılması, etik (ayrıca pratik) olmazdı. Fareler ve insanlar yaklaşık 65.5 milyon yıl önce birbirinden ayrılmıştır (bakınız Şekil 21.16) ve genlerinin yaklaşık %85'i ortaktır. Genetik benzerlik, onları insandaki genetik bozukluklar üzerine çalışma noktasında faydalanılabilir kılmıştır. Araştırmacılar, belli bir genetik bozukluktan etkilenen bir organ ya da dokuyu biliyorlarsa, farede onların ifade edildikleri genleri araştırabilirler.

Genomik çalışmaları, daha fazla mikrobik türe, diğer primatlara ve yaşam ağacını oluşturan çeşitli dallardaki ihmal

edilmiş türlere doğru genişletmek için daha ileri çalışmalar yoldadır. Bu çalışmalar ile evrim, ekoloji ve sağlık dahil tüm biyoloji alanlarındaki anlayışımız artacaktır.

Bir Tür İçinde Genomların Karşılaştırılması

Genomları analiz etme kabiliyetimizin heyecan uyandıran sonuçlarından bir diğeri de insandaki genetik varyasyon aralığını kavrayışımızdaki artıştır. İnsan türünün geçmişinin muhtemelen yaklaşık 200.000 yıl gibi kısa bir süreye dayanması nedeniyle, diğer türlere kıyasla insandaki DNA varyasyonları daha az miktardadır. Bizdeki çeşitliliğin çoğunun tek nükleotid polimorfizmi (SNP'ler, Bölüm 20'de tanımlandı) biçiminde olduğu, DNA dizi analizleri sayesinde bulundu. İnsan genomunda SNP'ler ortalama yaklaşık her 100-300 baz çiftinde bir gözükür. Bilim insanları, insan genomunda halihazırda milyonlarca SNP bölgesi tanımladı ve daha da bulmaya devam etmektedirler.

Bu arama sürecinde, araya katılımlar, delesyonlar (yok olmalar) ve duplikasyonlar gibi başka varyasyonlar da bulundu. En şaşırtıcı buluş ise, *kopya-sayısı varyantlarının* (*CVN*'ler) çok yaygın olarak, DNA'da standart iki kopya (her bir homolog kromozomda) halinde bulunmak yerine, bir ya da çok kopya halinde bulunuyor olmalarıdır. CNV'ler populasyon içindeki, duplike olan ya da delesyon geçiren tutarsız genom parçalarının bir neticesidir. 2010 yılında 40 insan üzerinde yapılan bir çalışma ile 8.000'in üzerinde, yani genomdaki genlerin yaklaşık %13 kadarını oluşturan CVN tespit edilmiştir. Bunlar, SNP'lerden de geniş alanları işgal ettiklerinden, karmaşık hastalıklar ve bozukluklar gibi fenotipik sonuçlardan da sorumlu olabilecekleri düşünülebilir. En azından kopya sayısı varyasyonlarının genomda bu kadar çok bulunması, "normal bir insan genomu" tabirine şüphe ile bakılmasına neden olmaktadır.

Kopya sayısı varyantları, SNP'ler ve tekrarlı DNA'lardaki STR'ler gibi varyasyonlar, insan evrimi çalışmalarında birer iyi genetik belirteç olacaktır. 2010 yılında farklı kabilelerden iki Afrikalının genomları sekanslandı: Biri Güney Afrika'nın en kalabalık nüfusuna sahip Bantu kabilesinden olan Güney Afrika insan hakları avukatı Archbishop Desmond Tatu, diğeri ise insan gruplarının bilinen en eski soy hatlarından birini temsil eden ve Afrika'daki azınlık nüfuslardan olan Namibya'daki avcı-toplayıcı Khoisan kabilesinden Gubi. Karşılaştırma sonucunda çok fazla farklılık bulundu. Daha sonra analizler, Gubi'nin genomundaki protein kodlayıcı bölgeleri, onun kabilesinden ama başka üç kişininki ile kıyaslayacak şekilde genişletildi. Bu dört genom birbirinden, bir Avrupalının bir Asyalıdan farklı olduğundan daha fazla farklıydı. Bu veriler, Afrikalı genomlarının çeşitliliğini vurgular. Bu yaklaşımı genişletmek, insanlık tarihindeki göç yollarının keşfinde ve insan populasyonları arasındaki farklılıkların incelenmesinde bizlere yardımcı olabilir.

Gelişimle İlgili Süreçlerin Karşılaştırılması

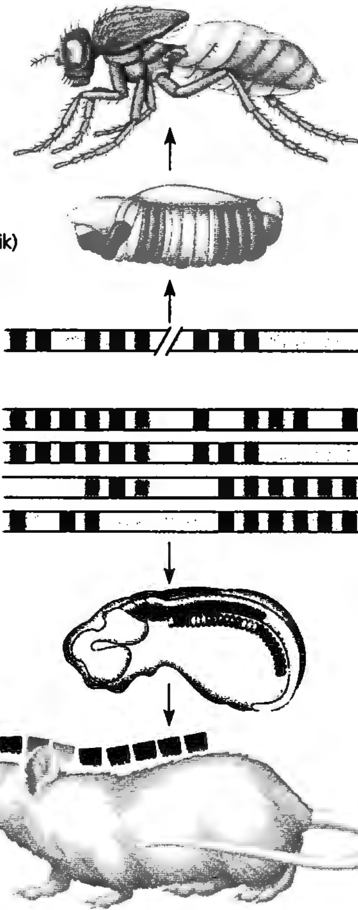
Evrimsel gelişim biyolojisi ya da diğer bir ifadeyle **evo-devo**, çok hücreli organizmaların gelişim süreçlerinin karşılaştırıldığı bir alandır. Bu alanda çalışan biyologların amacı, bu süreçlerin nasıl evrildiğini ve meydana gelen değişimlerin organizmaya etkilerinin nasıl olduğunu anlamaktır. Moleküler tekniklerin ve güncel genom veri yığınlarının işin içine katılmasıyla, çok farklı biçimlere sahip akraba türlerin genomlarındaki farklılıklar çok küçük gen dizisi ya da gen düzenlenmeleri ile sınırlı olduğunu anlamaya başladık. Bu farklılıkların moleküler temellerini keşfetmek, evrim çalışmalarına yönelik bilgimize ve yaşamın çeşitliliğinin kökenini kavramamıza yardımcı olur.

Hayvanlar Arasında Gelişimle İlgili Genlerin Yaygın Korunumu

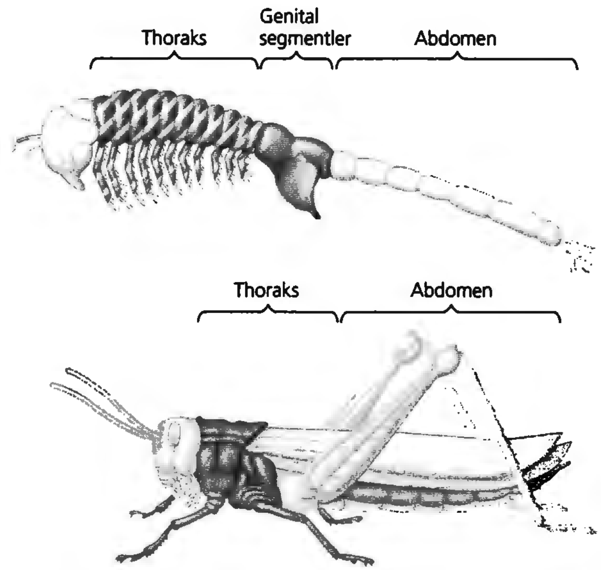
Bölüm 18'de, *Drosophila*'daki vücut segmentlerine özgü olan embriyonik gelişim (homeotik) genlerini öğrenmiştiniz (bakınız Şekil 18.20). Moleküler analizler, bu genlerin 60 amino asitlik *homeodomain* proteinlerini kodlayan, **homeobox** ismindeki 180 nükleotidlik dizileri içerdiğini göstermiştir. Benzer ya da aynı nükleotid dizileri, pek çok omurgasız ve omurgalı canlıda da embriyonik gelişim genlerinin içinde keşfedilmiştir. Meyve sineği ve insandaki bu diziler o kadar benzerdir ki, bir araştırmacı muzipçe sineklere "kanatlı küçük insanlar" diye gönderme yapmıştır. Genlerin organizasyonunda bile benzerlik bulunmaktadır: omurgalılarda, meyve sineği gelişim genlerine homolog olan genler aynı kromozom düzenlenmeleri içinde tutulmuştur (**Şekil 21.18**, bir sonraki sayfada). Homeobox taşıyan diziler, aynı zamanda bitki ve mayalar dahil çok uzak akraba ökaryotlarda da düzenleyici genlerin içinde bulunmuştur. Bu benzerliklerden yola çıkarak, homeobox DNA dizilerinin yaşamın çok erken dönemlerinde evrildiğini ve bitkiler ile hayvanlar nezdinde yeterince önemli olmaları nedeniyle yüz milyonlarca yıldır neredeyse değişmeden korundukları sonucu çıkartılabilir.

Hayvanlardaki homeotik genleri, *ho*meo*box* taşıyan genlerin kısaltılmışı olarak *Hox* genleri diye isimlendirilir. Çünkü homeotik genler bu işlevdeki diziler arasında ilk keşfedilendir. Diğer homeobox taşıyan genlerin sonradan, homeotik genlerden yani vücudun belirli bir bölgesinin gelişimini doğrudan kontrol eden genlerden olmadığı anlaşılmıştır. Ancak yine de bu genlerin çoğu, hayvanlarda en azından gelişim ile ilintilidir. Bu da onların, bu işlemlerdeki asıl önemini göstermektedir. Örneğin *Drosophila*'da homeobox genleri sadece gelişim genleri içinde değil, yumurta polaritesi geni olan *bicoid* içinde (bakınız Şekil 18.21 ve 18.22), pek çok segmentasyon geninde ve göz gelişimini düzenleyen bir ana gen içinde yer alır.

Araştırmacılar, homeoboxun kodladığı homeodomainin, bir protein transkripsiyonal düzenleyici olarak işlev gördüğü zaman proteinin DNA'ya bağlanan parçası olduğunu keşfetti-



▲ **Şekil 21.18 Fare ve meyve sineğinde homeotik genlerin korunumu.** Vücudun anteriyör-posteriyör doğrultusunun şekillenmesini kontrol eden homeotik genler, *Drosophila* ve farenin kromozomlarındaki aynı dizilerde yer alır. Burada gösterilen her bir kromozomdaki renkli bantlar homeotik genleri temsil etmektedir. Meyve sineğinde tüm homeotik genler aynı kromozom üzerindedir. Fare ve diğer memelilerde ise benzer gen setleri dört kromozoma dağılmıştır. Renk kodları hangi genlerin embriyonun ve erginin hangi bölgesi ile ilişkili olduğunu belirtmektedir. Tüm bu genler sinekte ve farede aynıyken, sadece siyah bantlar iki hayvanda yer alan daha az benzer genleri ifade etmektedir.



▲ **Şekil 21.19 Crustacea üyeleri ve böceklerde Hox geni ifadesindeki farklılıkların etkisi.** Evrimsel süreçte *Hox* genlerinin ifade örüntülerindeki değişiklikler meydana gelmiştir. Bu değişimler, Crustacea üyesi bir tuzlu su karides türü olan *Artemia* (üstte) ile böcekler içinden bir çekirgenin farklı vücut planlarına sahip olmalarından kısmen sorumludur. Şekilde renkli olarak belirtilen ergin vücut parçaları, dört *Hox* geni tarafından kontrol edilmektedir. Her bir renk, belirli *Hox* genlerini temsil etmektedir. *Artemia* thoraksındaki renkli çizgiler üç *Hox* geninin birlikte ifade edildiğini belirtmektedir.

ler. Ancak homeodomainin şekli, onu hiçbir diziye özgül olmadan herhangi bir DNA parçasına bağlanabilmesine izin verir. Bunun dışında proteinin içerdiği diğer birimler, proteinin düzenleyeceği genleri belirleyebilmekte ve diğer transkripsiyon faktörleri ile etkileşimleri neticesinde protein DNA'daki özgül aktive edicileri (enhensır) tanıyabilir. Homeodomainleri içeren proteinler muhtemelen, gelişim genlerinin transkripsiyonunu açıp kapatarak gelişimi düzenlemektedirler. *Drosophila* ya da diğer hayvan türlerinin embriyosunda, farklı kombinasyondaki homeobox genleri farklı kısımlarda aktiftir. Düzenleyici genlerin bu şekilde zaman ve mekanda değişerek seçilimli ifadesi, vücut kalıbının oluşumunda temel teşkil eder.

Gelişim biyologları, homeotik genlerin yanında gelişimden sorumlu diğer genlerin de türden türe yüksek oranda korunduğunu bulmuşlardır. Bunlar, sayısız miktardaki sinyal yolu bileşenlerini kodlayan geni içermektedirler. Farklı hayvan türleri arasında gelişim genlerindeki bu inanılmaz benzerlikler akıllara bir soru getirir: Nasıl olur da bu kadar farklı şekillere sahip olan canlılar, aynı genler sayesinde birbirlerinden farklılaşabilir?

Halen devam eden çalışmalar bu soruya çeşitli cevaplar önermekte. Bazı durumlarda, belirli genlerdeki düzenleyici dizilerdeki küçük değişimler, vücut şeklinde büyük değişimler ile sonuçlanan gen ifadesi değişimlerine neden olabilmektedir. Örneğin, *Hox* genlerinde meydana gelen gen ifadesi değişimleri, böcekler ve Crustacea mensuplarının bacak taşıyan segment sayısındaki varyasyonu açıklayabilmektedir (**Şekil 21.19**). Ayrıca yeni araştırmalar, *Hox* geni ürünlerinin farklı türlerde hemen göze çarpmayan bir biçimde, yeni genleri aktive edecek veyahut aynı genlerin az ya da çok miktarlarda ifade olmalarını sağlayacak tipte farklı etkileri olabileceğini öne sürmektedir. Diğer durumlarda, benzer genler farklı organizmalarda farklı gelişimsel süreçleri yöneterek çeşitli vücut şekillerinin oluşumuna neden olmaktadır. Örneğin fare

ya da böcekten çok farklı bir vücut planına sahip segmentsiz bir hayvan olan denizkestanesinin larva ve embriyo dönemlerinde pek çok *Hox* geni ifade edilmektedir. Sahillerde rastlayabileceğiniz denizkestanesi erginleri iğnelik gibi bir kabuğa sahiptir (bakınız Şekil 8.4). Onlar, uzun yıllardır klasik embriyoji çalışmalarında kullanılan organizmalar arasındadırlar (bakınız Bölüm 47).

Hayvan ve Bitki Gelişiminin Karşılaştırılması

Bitki ve hayvanların en yakın ortak atası muhtemelen milyonlarca yıl önce yaşamış olan bir hücreli bir ökaryotik canlıydı. Bu yüzden gelişim süreçleri birbirinden bağımsız olarak, farklı çok hücreli organizma soy hatlarında evrilmiş olmalıdır. Bitkilerde, hayvanların gelişiminde çok önemli bir yer işgal eden hücre morfogenetik hareketlerini sınırlayan sağlam hücre duvarları evrilmiştir. Bunun yerine bitkilerde morfogenez, hücre bölünme düzlemlerinin farklılaşmasına ve seçilimli hücre genişlemesine dayanır. (Bölüm 35'de bu süreci öğreneceksiniz.) Bu farklılıklara rağmen bitki ve hayvan gelişiminin moleküler mekanizmasında, bir hücreli ortak atadan kalma bazı benzerlikler vardır.

Hayvan ve bitkilerin her ikisinde de gelişim, transkripsiyon düzenleyicisi yığınların hassas bir dengede genleri açıp kapamalarına dayanmaktadır. Örneğin küçük bir çiçekli bitki olan *Arabidopsis thaliana* üzerine yapılan bir çalışma, çiçek parçalarının ışınsal örüntüsünün, tıpkı *Drosophila*'daki anteriyör-posteriyör ana eksenin transkripsiyon elementleri ile düzenlenmesine benzediğini göstermektedir. Ancak bu işlemi yöneten genler, belirgin biçimde hayvanda ve insanda farklıdır. *Drosophila*'daki ana düzenleyici anahtarın az bir kısmı homeobox taşıyan *Hox* genleriyken, *Arabidopsis* benzer işler için çok farklı bir gen grubu, *Mads-box* genleri barındırır. Ayrıca homeobox içeren genler bitkilerde ve *Mad-box* genleri hayvanlarda da bulunmasına karşın, bu genler, hiçbir durumda bir grubun gelişiminde göstermiş olduğu ana rolü diğerinin gelişiminde göstermez. Bunlar da, bitki ve hayvanlardaki gelişim programlarının farklı şekilde evrimleşmiş olabileceği varsayımını destekleyen moleküler kanıtlardır.

Genetik ünitesinin bu son bölümünde genom bileşiminin nasıl çalıştığını ve farklı türlere ait genomların karşılaştırılmasının onların evrimini anlamada nasıl yardımcı olduğunu öğrendiniz. Ardından gelişim programlarının karşılaştırılmasıyla, aslında moleküler ve hücresel mekanizmalar nezdinde vücut planlarının şekillenmesinin nasıl da benzer olduğunu; fakat gelişimi yöneten genlerin organizmalar arasında değişebileceğini gördük. Genomlar arasındaki benzerlikler yeryüzündeki yaşamın ortak bir atası olduğunu işaret etmektedir. Fakat farklılıklar da, bu denli yüksek canlı çeşitliliğinin evrilmesine sebep olması açısından önemlidir. Kitabın geri kalan kısmında bakış açımızı, moleküller, hücreler ve genlerden organizma seviyesindeki çeşitliliğe çevireceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 21.6

1. Makakın (bir maymun) genomu, fare genomuna mı yoksa insan genomuna mı daha çok benzer olmasını beklersiniz? Neden?
2. Hayvanlarda gelişimi yöneten homeotik genlere yardım eden homeobox adı verilen DNA dizileri, sinekler ve farelerde ortaktır. Bu benzerliklere rağmen bu canlıların neden bu kadar farklı olduklarını açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** İnsan genomunda, şempanzeye oranla üç kat daha fazla *Alu* elemanı bulunur. Bu ilave *Alu* elemanları insan genomunda nasıl oluşmuş olabilir? Bu iki türün birbirinden ayrılmasında, bunların bir rolleri olabileceğini öngörün.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

21 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 21.1

Yeni yaklaşımlar genom sekanslama işlerinin ilerleyişini hızlandırmıştır (s. 427-429)

- 1990'da başlayan **İnsan Genom Projesi** üç aşamalı yaklaşımı kullanır. **Linkaj haritalamada** genomdaki genler ile diğer kalıtılmış markörlerin düzeni ve bunların görece mesafeleri rekombinasyon sıklığına göre belirlenebilir. Diğeri, **fiziksel haritalama**, DNA parçalarının çakışma noktalarını kullanarak parçaları düzenler ve markörlerin arsındaki baz çifti mesafesini belirler. Son olarak genom dizisinin eldesi için düzenlenmiş parçalar sekanslanır.
- Tüm genom shotgun yaklaşımında, genomun tümü sekanslanmak üzere, üst üste binen küçük parçalara bölünür ve bilgisayar programı yardımı ile tüm dizi montajlanır. Haritalama bilgisinin olması dahilinde doğru montajlama işi kolaylaşır.

? *Tüm genom shotgun yaklaşımı genom sekanslama projelerinde neden yaygın olarak kullanılmaya başlamıştır?*

KAVRAM 21.2

Bilim insanları genomu ve bunun fonksiyonlarını analiz etmede biyoinformatik kullanırlar (s. 429-432)

- İnternetteki web siteleri, genom dizisi veri tabanlarına, analitik araçlara ve genomla ilişkili bilgilere merkezi erişimi sağlar.
- Genom dizilerinin bilgisayar analizi, **genlerin tanımlanması (gene annotation)** yani protein kodlayan dizilerinin tanımlanması ve fonksiyonlarının belirlenmesine yardım eder. Genlerin fonksiyonlarının belirlenmesinde, bilinen genler ile yeni bulunmuş bilinmeyen genlerin dizilerinin karşılaştırılması ve bilinmeyen fonksiyona sahip genlerin deneysel olarak etkisizleştirilmesiyle bunun fenotipe olan etkilerinin gözlenmesi gibi yöntemler kullanılır.
- Sitem biyolojisinde, bilim insanları bilgisayar tabanlı **biyoinformatik** araçlarını kullanarak genomları karşılaştırır ve genom setleri ile proteinleri bütün bir sistem olarak ele alır (**genomik** ve **proteomik**). Çalışmalar geniş çaplı protein etkile-

şimlerinin analizlerini, işlevsel DNA elemanlarını ve tıbbi koşullara genlerin katkılarını içerir.

ENCODE pilot projesinin en kayda değer bulgusu nedir? Proje başka türleri de içerecek şekilde neden genişletilmiştir?

KAVRAM 21.3

Genomlar gen yoğunluğu, sayısı ve boyutu bakımından değişkenlik gösterirler (s. 432-434)

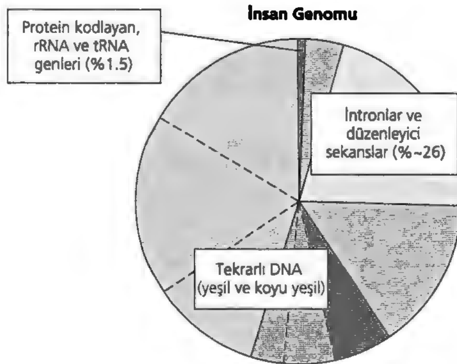
	Bacteria	Archaea	Eukarya
Genom büyüklüğü	Çoğu 1-6 Mb		Çoğu 10-4,000 Mb, fakat çok azı biraz daha büyük
Gen sayısı	1,500–7,500		5,000–40,000
Gen yoğunluğu	Ökaryotlardakinden daha fazla		Prokaryotlardakinden daha düşük (Ökaryotlar içindeki düşük yoğunluk, genom boyutu ile bağlantılıdır.)
İntronlar	Protein kodlayan genlerde yok	Bazı genlerde var	Bir hücreli ökaryotlar: var, fakat sadece bazı türlerde yaygın Çok hücreli ökaryotlar: çoğu gende var
Diğer kodlanmayan DNA	Çok küçük		Fazla miktarda olabilir; genellikle çok hücreli ökaryotlardaki kodlanmayan daha fazla tekrarlı DNA

Genom büyüklüğü, gen sayısı ve gen yoğunluğunu, üç domainde (a) ve ökaryotlar arasında (b) karşılaştırın.

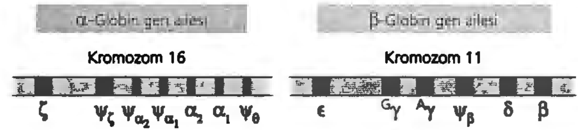
KAVRAM 21.4

Çok hücreli ökaryotlarda fazla miktarda şifrelenmeyen DNA bölgesi ve çoklu gen aileleri bulunur (s. 434-438)

- İnsan genomunun sadece %1.5'u protein kodlar ya da rRNA'lar ve tRNA'lara dönüşür. Gerisi, işlevleri bilinmeyen **yalancı genler** ve **tekrarlı DNA** kısımlarını içeren kodlanmayan DNA'dır.



- Çok hücreli ökaryotik canlılarda tekrarlı DNA'nın en yaygın tipini **yer değiştirebilen elemanlar** ve bunla ilişkili diziler oluşturur. Ökaryotlarda yer değiştirebilen elemanların iki tipi vardır: Bir aracı DNA üzerinden hareket eden **transpozonlar** ve daha yaygın olan ve RNA üzerinde hareket eden **retrotraspozonlar**.
- Diğer tekrarlı DNA'lar, binlerce ardışık tekrarlı kodlanmayan kısa dizileri (**STR**'leri de içeren **basit sekans DNA**) içerir ve bu diziler özellikle sentromer ile telomerde yaygın olarak bulunarak muhtemelen kromozomda yapısal rol alır.
- Ökaryotik genler her bir haploitte bir kopya olacak şekilde olsa da, diğer bazı genler (bazı türlerde çoğu) insan globin gen ailesi gibi, ilişkili genlerden teşekkül eden aile üyeleri gibidir.



Yer değiştirebilen elemanların insanda kodlanmayan DNA bölgesinde yaygın olarak bulunmasının nedenini açıklayınız?

KAVRAM 21.5

Duplikasyon, yeniden düzenlenme ve DNA'daki mutasyonlar genom evrimine katkı sağlar (s 438-442)

- Hücre bölünmesinde meydana gelen kazalar neticesinde bazen tüm kromozom takımının da bir kısmının ilave kopyaları oluşabilir; ve bu kromozom setlerindeki dizi değişimlerinin birikimi farklılaşmalara neden olabilir.
- Genomdaki kromozom organizasyonu, türler arasında karşılaştırılabilir ve bunlar evrimsel ilişkiler hakkında bilgi sağlar. Bir tür içinde kromozomların yeniden düzenlenmesi ile yeni türlerin oluşabileceği düşünülür.
- Globin gen ailesi tek bir atasal globin geninden duplikasyon ve ayrışma neticesinde alfa ve beta tiplerine evrilmiştir. Sonrasında yine duplikasyon ve rastgele mutasyonlar sonucu hepsi oksijen bağlayıcı mevcut globin genlerini oluşturmuştur. Duplike olan bazı genler ise o kadar çok yabancılaşır ki kodladıkları protein bile değişir (örneğin lizozim ve α-laktalbumin).
- Evrimsel süreçte, ekzonların gen içinde ya da genler arasında yeniden düzenlenmesiyle benzer ve/veya farklı genlerin ekzonların çoklu kopyalarının birikmesine neden olur.
- Yer değiştirebilen elemanlarının hareketi ya da aynı kopyalar arasındaki rekombinasyon, ara sıra organizmanın avantajına olan yeni dizi kombinasyonları meydana getirebilir. Bu tipteki mekanizmalar, genlerin işlevini, ifadesini ya da düzenlenmesini değiştirebilir.

Kromozom düzenlenmeleri, yeni türlerin oluşumuna nasıl sebep olabilir?

KAVRAM 21.6

Genom dizilerinin karşılaştırılması evrim ve gelişim ile ilgili ipuçları sağlar (ss. 442-447)

- Çok uzak akraba ya da yakın akraba türlerin genomlarının karşılaştırılması, uzak ya da yakın evrimsel geçmiş hakkında faydalı bilgiler sunabilir. İnsan ve şempanze genomları, araya katılmalar, delesyonlar ve duplikasyonlardan kaynaklı hemen hemen %4'lük bir fark gösterir. Özgül genlerdeki (örneğin konuşmayı etkileyen FOXP2) nükleotid varyasyonları farklı türlere özgü karakterler ifade edebilir. Tek nükleotid polimorfizminin (SNP'ler) ve kopya sayısı varyantlarının (CNV'ler) türe ait bireyler arasında analiz edilmesiyle bu türlerin evrimleri hakkında bilgi edilebilir.

- Evrimsel gelişim (**evo-devo**) biyologları, homeotik genlerin ve başka bazı genlerin hayvanlarda gelişim ile alakalı olduklarını ve evrimsel olarak çok çeşitli türlerde bile oldukça iyi korunmuş **homeobox** dizileri bölgesini içerdiklerini göstermişlerdir. Mayalarda ve bitkilerde de benzer diziler bulunur. Hayvanlar ve bitkilerde, embriyonik gelişimde bir dizi transkripsiyon düzenleyicisi, gelişimle ilgili genleri açıp kapatır. Ancak gelişim sürecini yöneten benzer genler, uzak akrabalıktan dolayı bitki ve hayvanlarda farklıdır.

? *Yakın akraba türlerin genomlarının kıyaslanması ile ne tipte bilgiler elde edilebilir? Ya uzak akrabalardan?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Biyoinformiatik, aşağıdakilerden hangisini kapsamaz?
   a. DNA dizilerini hizalayan bilgisayar programları kullanmak
   b. Türdeki protein etkileşimlerinin analizi
   c. Farklı test tüplerindeki DNA'ları birleştirilmesi için moleküler biyolojiyi kullanma
   d. Genom analizleri için bilgisayar programlar geliştirme
   e. Biyolojik sistemlerin anlam kazanması için matematiksel araçlar kullanmak

2. Retrotranspozonların bir karakteri de
   a. RNA kalıbı kullanarak DNA sentezleyen bir enzim kodlamaktır.
   b. sadece hayvan hücrelerinde bulunmalarıdır.
   c. genellikle kes-yapıştır mekanizması ile hareket etmeleridir.
   d. bir gamet populasyonundaki görünen genetik varyasyonun önemli bir bölümünde paylarının oluşudur.
   e. çoğalmalarının retrovirüslere bağımlı olmasıdır.

3. Homeotik genler,
   a. hayvanın belirli bir anatomik yapısını ifade eden genlerin kontrolünü sağlayan transkripsiyon faktörlerini kodlarlar.
   b. sadece Drosophila ve eklembacaklılarda görünürler.
   c. homeobox domainini içeren tek gen grubudur.
   d. sineklerdeki anatomik yapının oluşumunu sağlayan proteinleri kodlarlar.
   e. bitki gelişimindeki örüntüden sorumludurlar.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Ökaryotik iki proteinin ortak bir domaini olmasına rağmen geri kalan kısımları çok farklıdır. Bu benzerliğe aşağıdaki süreçlerden hangisi neden olmuş olabilir?
   a. gen duplikasyonu
   b. RNA splayzı
   c. ekzon karılması
   d. histon modifikasyonu
   e. rastgele nokta mutasyonları

5. **ÇİZİNİZ** Aşağıda, şempanze, orangutan, goril, rhesus makakları, fare, ve insana olmak üzere altı türe ait FOXP2 proteini amino asit dizilerinden dört parça (tek harf kodu ile yazılmış, bakınız Şekil 5.16) bulunmakta. Bu parçalar, belirtilen türlerdeki FOXP2 proteininin tüm farklılıklarını içermektedir.

   1. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
   2. ATETI...PKSSE...TSSTT...NARRD
   3. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
   4. ATETI...PKSSD...TSSNT...SARRD
   5. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
   6. VTETI...PKSSD...TSSTT...NARRD

   Fosforlu kalem kullanarak türler arasındaki amino asit farklılıklarını boyayın. Sonra da yandaki kolondaki ilgili soruları cevaplayın.

   (a) Şempanze, goril ve rhesus makaklarının dizileri (C, G, R) birbirinin aynıdır. Hangi sıra bu diziye karşılık gelir?
   (b) İnsandaki dizi, C, G, R'dekinden iki amino asit bakımından farklıdır. Hangi sıra insana karşılık gelir? İki farklılığın altını çizin.
   (c) Orangutan dizisi C, G, R'dekinden tek bir amino asit bakımından (alanin yerine valin bulunur), insandan ise üç amino asit bakımından farklıdır. Hangi sıra bu orangutan dizisine karşılık gelir?
   (d) Fare ile C, G, R arasında kaç amino asit bakımından fark bulunur? Faredeki farklı olan amino asiti(ler) daire içine alın. Peki, insanla arasında kaç tane fark vardır? Daire içine alın.
   (e) Primatlar ve kemirgenler 60 - 100 milyon yıl arasında, insan ile şempanze ise yaklaşık 6 milyon yıl önce bir dönemde birbirinden ayrılmıştır. Bu bilgiyi de aklınızda tutarak fare ile C, G, R arasındaki farklar ile insan ile C, G, R arasındaki farkları karşılaştırmanız ne gibi bir çıkarsama yapmanızı sağlar?

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

6. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Hayvanların embriyonik gelişimi ile ilgili homeobox içeren genler gibi önemli gen grupları evrimsel süreçte iyi korunmuşlardır. Bu da demek oluyor ki bu genler, başka genlere göre farklı türlerde daha benzerdir. Bunun sebebi nedir?

7. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   İnsan genomundaki SNP'leri haritalayan bilim insanları, SNP gruplarının, 5.000'den 200.000'e kadar farklı baz çifti boyutundaki haplotip blokları şeklinde birlikte kalıtıldığını fark etmişlerdir. SNP'lerin her bir haplotip için en faza 4-5 farklı kombinasyonu bulunmaktadır. Şimdiye kadar öğrendiklerinizi de işin içine katarak kafanızda bu gözlem ile ilgili bir açıklama oluşturun.

8. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Yaşamın genetik temeli Kalıtılabilir bilginin DNA şeklinde olması yaşamın devamını olası kılar. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), protein kodlayan genlerdeki ve düzenleyici DNA'daki mutasyonların evrime katkı sağladığını açıklayın.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

ÜNİTE

Evrimin Mekanizmaları

Geerat J. Vermeij

ile söyleşi

Hollanda'da doğan Geerat Vermeij ("ver-may" olarak telaffuz edilir), 3 yaşında görme yeteneğini kaybetti. Princeton ve Yale'den mezun olmaya azmetti ve o şimdi Kaliforniya Üniversitesi, Davis'de seçkin bir profesördür. Jeoloji Bölümünün bir üyesidir; ama yine de biyoloji üzerine- hem günümüzde yaşayan hem de soyu tükenmiş denizel yumuşakçaların yapısı, evrimi ve ekolojisi – odaklanmıştır. Birçok yayını çok geniş ilgi alanlarını yansıtmasına karşın o özellikle uzun-soyu tükenmiş yumuşakçalar ve onların avcıları arasındaki evrimsel "silahlanma yarışı" ve daha genel olarak evrimde organizma etkileşimlerinin rolleri konusundaki çalışmasıyla çok iyi bilinir. (Onun kitaplarından birisi olan Nature: An Economic History, evrimin prensiplerinin ekonominin prensipleriyle ilişkisi üzerinedir; o aynı zamanda biyografi de yazmıştır, Privileged Hands: A Scientific Life.) Dr. Vermeij, çok sayıda ödül almıştır; bunlar arasında MacArthur Ödülü ve Ulusal Bilim Akademisinden Daniel Giraud Elliot Madalyası yer alır. Onun UC Davis'deki ofisi, kapsamlı bir kütüphaneye, denizel kabuklar ve fosillerinden oluşan büyük bir koleksiyona sahiptir. Jane Reece ve Michael Cain onunla ofisinde konuştu.



Biyolojiye ilgi duymaya ilk olarak nasıl başladınız?

Hatırlayabildiğim kadar geriye gittiğimde yani ilk çocukluk dönemlerimde her zaman doğa öykülerini severdim. Hollanda'da çocuk olduğum zaman, çam kozalakları ve tohumları, deniz kıyısındaki ve yapraklar üzerindeki kabuklar hoşuma giderdi. Dışarıdaki tüm ambiyansı severdim! Aynı zamanda ebeveynlerim çok iyi gözlemcilerdi; ve onlar dünyayı bana tanıtmak için çok zaman harcarlardı ve mümkün olduğu kadar çok miktarda dokunmama izin verirlerdi. Amerika'ya 9 yaşında geldiğim zaman, kendimi tamamıyla farklı bir çevrede buldum. Yaşadığımız yer olan New Jersey'de çok sayıda sarmaşığın, gürültülü cırcır böceklerinin, ağustosböceklerinin ve oldukça değişik kuşların yer aldığı vahşi ormanlar vardı; ben bu ortamı geride bırakmış olduğum ortamdan çok farklı buldum ve kendi kendime bunun nasıl olduğunu sormaya başladım.

Dördüncü sınıfta olduğum zaman, Florida'dan sınıfa denizel kabuklar getiren çok iyi bir öğretmenim vardı. Ve ben bu kabukları inceledim ve kabuklara aşık oldum. Ve yine, bunların Hollanda'da toplamış olduklarımdan niçin böylesine farklı olduklarını merak ettim. Onlar çok güzeldi ve biçimleri mükemmeldi; dış ve iç yüzeyleri arasında harika zıtlıklar vardı. Ben vurulmuştum. Ve ondan sonra bilimsel bazı şeyler yapacağımı biliyordum.

Sizin çalışmalarınızın çoğu denizel yumuşakçalar üzerinde yoğunlaşmış. Bu hayvanlar hakkında lütfen bize bilgi verin.

Yumuşakçalar, salyangozları, midyeleri, mürekkepbalıklarını, ahtapotları ve daha az bilinen birçok grubu kapsar. 100.000 civarında yaşayan türe sahiptirler; ve soyu tükenmiş olan on binlerce fosil formunun olduğunu bilmekteyiz. Bu fosillerin yaşı, hesaplandığında en azından 540 milyon yıl öncesine kadar gitmektedir. Yumuşakçalar, canlıların soy ağacında büyük bir hayvan grubudur. Karada, tatlısularda ve denizlerde bulunurlar; hayal edebildiğiniz her şeyi yaparlar- en üst düzeyde avcı olanlardan (mürekkepbalıkları gibi) süzüntüyle beslenenlere, herbivorlara, döküntü yiyicilere ve parazit olanlara kadar. Orijinal olarak, yumuşakçaların hepsi vücuttaki belli başlı organları örten bir çeşit mantoya sahiptir. Bu hayvanlar, muhtemelen, kabuksuz küçük bir organizma olarak start aldılar; fakat kabuk evrimsel olarak daha sonra ortaya çıktı. Bazıları evrimsel süreçte kabuklarını kaybetmesine karşın, yaşayan yumuşakçaların çoğu, kabuğa sahiptir.

Çalıştığınız kabukları nasıl teşhis ediyorsunuz?

Tamamıyla dokunarak. Bildiğiniz gibi kabuklar, büyüklük, biçim ve tekstür bakımından farklılık gösterir; onların hepsi parmaklar sayesinde kolaylıkla ayırt edilebilir; ve aynı şey fosiller için de doğrudur. Kabuklar, benim gibi kör bir insanın çalışması için çok uygundur.

Yıllardır devam eden araştırmanızda cevabını bulmaya çalıştığınız belli başlı sorular nelerdir?

Sorular, kariyerim boyunca değişmiştir; fakat kapsayıcı olanlar olmuştur. Burada ele aldığımız canlıların farklı tüm soy hatlarının – sadece yumuşakçalar değil tüm canlıların- adaptasyon yolları nelerdir? Canlıların maruz kaldığı koşullar zaman içerisinde nasıl değişmiştir? Canlılar, zaman içerisinde bu koşullardan nasıl etkilenmiştir? Canlıların geçmişiyle ve bu geçmişin nasıl biçimlendiği konusunda çok yakından ilgilendim.

Sizin sorularınızı cevaplamak için, yumuşakçalar neden iyi bir araştırma konusudur?

Yumuşakçalar, birçok büyük avantaja sahiptir. Elbette, kişisel olarak benim için onlar erişilebilirdir. Onların çoğu hızlı hareket etmez- mürekkepbalıkları ve ahtapotlar istisna oluşturur. Kabuklarını elle incelemek son derece kolaydır; ve fosil bilimcilerin bakış açısından önemli olarak, bu kabukların çok iyi fosil kaydı bırakan mineralleşen sert nesneler olmasıdır. Bu, dev avantajdır. Yumuşakları zaman süreci içerisinde her yönüyle sadece geriye doğru izlemekle kalmayız, fakat aynı zamanda kabuğun nasıl çalıştığı hakkında çok fazla şey bildiğimizden soyu tükenmiş hayvanların -bu hayvanlar yüz milyonlarca yıl önce yaşamış olsalar bile- nasıl hayvanlar olduğunu çözümleyebiliriz.

Fosiller, DNA kanıtlarından elde edilemeyen ne tür evrimsel sezgiler sağlar?

İlk olarak, ben ve birlikte çalıştığım arkadaşlarımın evrimsel ağaçların dallanmasındaki sıralamaları oluşturmada DNA sekanslarını kullandığımızı söylemeliyim. Fakat bu evrimsel soy hatlarının *ne zaman* doğmaya başladığını tahmin etmek için, yaşını bildiğimiz fosillerle bu soy ağacının kalibrasyonunu yapmamız gerekir. Ayrıca, DNA'yı sadece canlılardan ve yakın zamana ait az sayıda fosilden elde edebilirsiniz; böylece, eğer yeterince geriye doğru gidecek olursanız artık yaşam sürmeyen ve onun için de DNA kanıtları basitçe elde edilemeyen birçok soy hattı bulursunuz. Ve bu hayvanlar çoğunlukla, yaşayan hayvanlarda hiçbir zaman görmediğimiz özellik kombinasyonlarına sahiptir. Fosiller bize, atasal organizmaların neye benzedikleri konusunda çok iyi fikir verir; bunu yaşayan organizmaların DNA sekanslarından elde edemezsiniz. Onun için, eğer canlıların soy ağacındaki ilkin dalları yeniden oluşturmaya çalışıyorsanız fosiller çok yardımcı olacaktır.

Sizin araştırmanız evrimin mekanizmalarıyla nasıl ilişkilidir?

Önemli bir soru. Geçmişte gerçekte ne olduğunu tanımlama ile zaman içerisindeki evrimsel olaylardan sorumlu olan mekanizmalar

arasındaki ayrımı yaparım. İşimizin çoğu tanımlamayla ilgilidir, geçmişte ne olduğunu ve soyu tükenmiş hayvanların neye benzediğini açıklar. Fakat biz, aynı zamanda, fenomenden sorumlu olan mekanizmaları belirlemeye çalışırız. Göz önüne alındığında ben, hem uyumsal özellikler üzerinde ve hem de hayvanlar ve bitkiler ve çevreleri arasındaki uyum üzerinde çalışırım; özellikle organizmaların çevrelerine uyum yapmış olduğu mekanizmalarla ilgilenirim. Bu, basitçe bir doğal seçme değildir; aynı zamanda, orada barınan bitkiler ve hayvanlar tarafından çevrenin değişikliğe uğratılmasıdır.

İşinizin nasıl gittiği hakkında bilgi verir misiniz?
Dünya çapında birçok arazi çalışması yaptım. Arazide yumuşakçaları gözlemledim ve bazen de onlarla deneyler yaptım. Yumuşakçaların avcılarını da içeren çevreleriyle nasıl ilişkide olduklarını anlamak istedim. Onların nasıl yaşadıklarıyla ilgilendim –örneğin, nasıl hızlı hareket ettikleriyle- ve onların performans düzeylerini, orada dünyayı onlar için zor kılan ajanların performansıyla karşılaştırmaya çalıştım.

Son zamanlarda müze koleksiyonları için daha fazla zaman harcadım. Aynı zamanda çok büyük bir araştırma koleksiyonunu korumaktayım; bu örneklerin çoğu, yıllardır kendim tarafından toplanmıştır. Bu koleksiyonların hepsi, farklı evrimsel gruplarda yer alan organizmaların biçimlerinin ne olduğunu öğrenmede ciddi öneme sahiptir. Aynı zamanda ziyaret ettim ve diğer bilim insanlarından öğrendim. Aynı zamanda bilgi ve fikir sentezi yapmayı ve onları bir araya getirmeyi sevdiğimden çok miktarda kitap okudum. Yapmış olduğum belirli bir işi, daha büyük bir kapsam içerisine yerleştirebilmek için, konuları biyolojiden jeolojiye, ekonomiye ve tarihe değişen çok çeşitli yüzlerce makale okudum. Bilim insanı olarak, hiçbir zaman yeteri kadar okumuş olamazsınız.

Bu tür çalışma yaptığınız zaman, ister örneklerden oluşan koleksiyon üzerinde olsun ister arazide ya da kütüphanede, her zaman muhteşem sürprizlerle karşılaşabilirsiniz – sizin o ana kadar hiç görmemiş olduğunuz özelliklere sahip bir kabukla ya da hakkında hiçbir şey bilmediğiniz bir kitap ile karşılaşabilirsiniz. Benim için her gün böyle.

Evrimin "silahlanma yarışı" hakkında yazmışsınız. Bununla ne demek istiyorsunuz, ve üzerinde çalışmış olduğunuz hayvanlarda bu nasıl sergilenmiştir?
Yaşayan tüm şeyler, kaynaklar için rekabetle ve aynı zamanda avlanmayla karşı karşıya kalır; burada bir hayvan bir başka hayvanı ya da diğer bir hayvanın vücut parçasını yer. Üzerinde çalıştığım hayvanlar çoğunlukla hızlı hareket etmez, ve avlanmanın tipik sonuçlarından biri, av olan hayvanlarda kabuk şeklinde bir zırhın gelişmesidir; yumuşakça kabuğu, muhtemelen ilk olarak zırh olarak ortaya çıkmıştır. Fakat, avcılar kendi aralarında rekabet sayesinde daha güçlü hale geldikçe, etkin bir kabuk için performans kriterleri de artmıştır. Günümüzde, çok sayıda avcı türün bulunduğu tropikal sığ su ortamlarında yaşam sürdürmek için yumuşakçalar, çok iyi gelişmiş kabuğa gereksinim duyar -kalın duvarlı, yüzeyleri tümsekli, dar açıklıklı ve diğer birçok özelliğe sahip bir kabuk. Gerçektende jeolojik zaman süreci içerisinde eğer kabuk mimarisine bakacak olursanız, habitatı mümkün olduğu kadar sabit tuttuğunuzda, bu koruyucu özelliklerin bazılarının (örneğin, dar açıklık) sadece günümüze daha yakın evrimsel soy hatlarında bulunduğunu görürüsünüz; bu özellikler, yumuşakça tarihinin ilk birkaç yüz milyon yıllık dönemi içerisinde görünmez. Bu arada, yumuşakça savunmasının üstesinden gelmenin yollarını her türlüsü, avcılarda gelişmiştir. Avcı türler, daha kuvvetli ve daha güçlü çeneler ya da pençeler geliştirmiştir. Onlar, kabuğun duvarında delik nasıl açılacağını "öğrenmiştir". Onlar, daha büyük avı yutar ya da sarmalar. Bu bize silahlanma yarışı olduğunu bildirir, yani hem kabuk mimarisinde ve hem de avcıların saldırı yöntemlerinde gelişmelerin ilerlediğine işaret eder.

"Bu tür çalışmalar yaptığınızda..... her zaman muhteşem sürprizlerle karşılaşırsınız... Benim için her gün böyle"

Silahlanma yarışına ilave olarak evrimsel tarihi etkileyen diğer ekolojik etkileşim çeşitleri nelerdir?
Rekabet ve avlanma, temel etkileşimlerdir ve kaçınılmazdır; fakat yaşam tarihi başından itibaren, aynı zamanda, bir işbirliği hikayesidir. Böyle düşünmemin nedeni basittir: İşbirliği yaparak, kendi kendinize yapamayacağınız şeyleri yapabilirsiniz. Böylece işbirliği yapma ya da bazı karşılıklı yararlanma çeşitleri, rekabete karşı harika bir yoldur. Biyoloji, kesinlikle, farklı türlerin bireyleri arasında karşılıklı yarar sağlamaların olduğu sosyal hayvanlar örnekleriyle doludur. İşbirliği, bir anlamda, bir bütün olarak yaşamın gelişen bir özelliğidir. Organizmaların bir başkasıyla olan etkileşimi onlara, bireysel elemanların sahip olmadığı özellikler kazandırır. Örneğin, bir arada yaşayan alg ve mantardan oluşmuş olan liken, bu birliktelikteki her bir iştirakçinin sahip olduğu özelliklerden farklı özelliklere sahiptir.

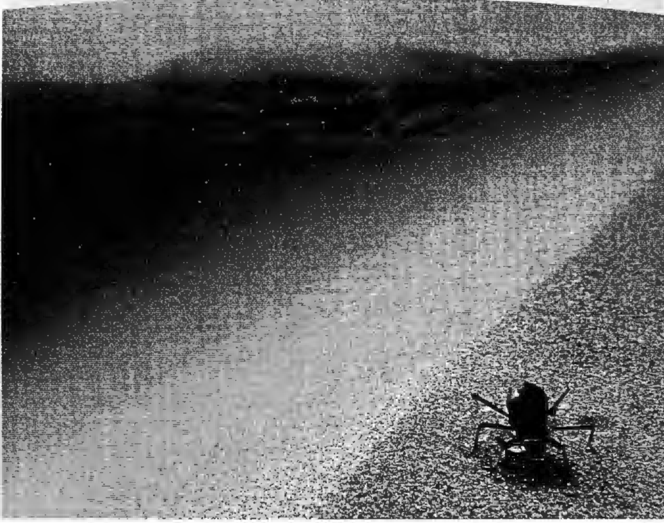
Evrimsel tarih üzerine ekolojik etkileşimlerin etkileri hakkında söylediğiniz şeyler, Darwin'in ana fikirleriyle nasıl uyuşur?
Darwin, inanılmaz derecede akıllı bir adamdı. Onun haklı olduğu birçok şeyden bir tanesi, doğal seçmeydi; ve organizmalarla onların fiziksel çevreleri arasındaki etkileşimlerle ortaya çıktığı gibi çoğunlukla organizmaların diğer organizmalar ile etkileşimi sonucunda ortaya çıkmaktadır. Doğal seçme, ölenler üzerine kurtulanların seçiminde işlev gören belirsiz bir vasıta değildir.

Evrimi anlamak, insanlar için neden önemlidir?
Birçok neden vardır. Evrim anlayışının, tıpta ve tarımdaki pratik önemi kesindir. Fakat evrim anlayışı bize, yaşamımızın arta kalan kısmıyla daha yakından bağlantı sağlar. Aynı zamanda insanların, tüm bilimsel teoriler gibi evrim teorisini de anlaması önemlidir; teoriler, doğal olayları açıklayan ve onları tahmin edebilen gerçekler ve açıklamalar bütünüdür. Evrime karşı gösterilen direncin çoğu, evrimin kendileri için her nasılsa yaşamı anlamsız ya da amaçsız kıldığı şeklinde fikre sahip olan insanlardan gelmektedir. Ben bunu, anlam ve amaç evrimin belirmiş bir özelliğidir şeklinde cevaplıyorum! Bizim kendi sorumluluğumuz yaşamı anlamlı kılmaktır.



Geerat Vermeij (sağda), Michael Cain (ortada) ve Jane Reece ile birlikte

Değişiklik Taşıyan Soylar: Darwin'in Canlılar Hakkındaki Görüşü



▲ **Şekil 22.1 Bu kınkanatlı, çölde nasıl yaşayabiliyor, ve ne yapıyor?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

22.1 Darwin'in devrimi, genç Dünya'da değişmeyen türlerin yaşadığını savunan geleneksel görüşe meydan okudu

22.2 Değişiklik taşıyan soylar, doğal seçme yoluyla canlıların adaptasyonlarını, yaşam birliğini ve çeşitliliğini açıklar

22.3 Evrim, çok güçlü ve fazla miktarda bilimsel kanıtla desteklenmektedir

GENEL BAKIŞ

En Güzel Sonsuz Formlar

Bir kınkanatlı türü olan *Onymacris unguicularis,* Güneybatı Afrika'nın Namib çölü kıyısında yer alan, sisin yaygın olduğu; ancak yağmurun hemen hemen hiç yağmadığı arazilerde yaşar. Yaşamak için gereksinim duyduğu suyu elde etmede bu böcek, insana oldukça tuhaf gelen "amuda kalkma" davranışına güvenmektedir (**Şekil 22.1**). Kınkanatlı başını aşağıya doğru eğerek, kumullara doğru sisi sürükleyen rüzgarla yüz yüze gelir. Sisten gelen nem damlaları, kınkanatlının vücudu üzerinde toplanır ve böceğin ağzının içine doğru akar.

İlginç olan, bu baş aşağı duran kınkanatlının, aynı zamanda, 350.000'den daha fazla sayıda tür içeren çok fazla çeşitlilik gösteren bir grubun üyesi olmasıdır. Gerçekten de, hemen hemen bilinen her beş türden birisi kınkanatlıdır. Bu kınkanatlı böceklerin hepsi, üç çift bacak, sert bir dış yüzey ve iki çift kanat gibi ortak özellikleri paylaşırlar. Fakat, aynı zamanda bu böceklerin her biri diğerinden farklıdır. Bu kadar fazla kınkanatlı nasıl ortaya çıktı; ve onlar arasındaki benzerliklere ve farklılıklara yol açan nedir?

Baş aşağı duran kınkanatlı ve onun yakın akrabaları, canlılar hakkındaki üç anahtar gözlemi ortaya koymaktadır:

- Canlıların yaşamak için çevrelerindeki koşullara çarpıcı şekilde uyum sağlamış olduğunu*
- Canlıların pek çok paylaşılan özelliği (birlik) olduğunu
- Canlıların çok zengin çeşitliliğe sahip olduğunu

Charles Darwin yüzeli yıl önce, bu geniş üç gözlem için bir bilimsel açıklama geliştirdi. Darwin, *Türlerin Kökeni* isimli eserindeki hipotezini yayınladığında, evrimsel biyoloji çağı adı verilen bir bilimsel devrimi başlattı.

Şimdilik, **evrimi,** *değişiklik taşıyan soylar* olarak tanımlayacağız. Bu ifadeyi Darwin, Dünya'daki birçok türün, günümüzde yaşayan türlerden çok farklı olan atasal türlerin soyları olduğunu önerirken kullanmıştır. Bölüm 23'de daha sonra tartışılacağı gibi evrim, daha dar anlamda olmak üzere bir populasyonun genetik yapısında kuşaktan kuşağa değişikliğin ortaya çıkması şeklinde de tanımlanabilir.

Tanımlamanın geniş ya da dar olmasına bakılmaksızın biz evrimi, birbiriyle ilişkili fakat birbirinden farklı iki şekilde ele alabiliriz: model (tarz) olarak ve süreç olarak. Evrimsel değişimin *modeli* (*tarzı*), biyoloji, jeoloji, fizik ve kimya gibi çeşitli bilim dallarından gelen veriler tarafından açığa çıkarılır. Bu veriler gerçeklerdir-yani, doğal dünya hakkındaki gözlemlerdir. Evrim *süreci,* gözlemlenen değişim modelini üreten mekanizmalardan oluşur. Bu mekanizmalar, bizim gözlemlediğimiz doğal olayların doğal nedenlerini gösterir. Gerçektende birleştirici bir teori olarak evrimin gücü, yaşayan dünya hakkında yapılmış diziler halindeki gözlemleri birbirine bağlama ve onları açıklamadaki yeteneğidir.

Bilimdeki tüm genel teorilerde olduğu gibi, evrim teorisi konusunda bildiklerimizin yeni gözlemlerin ve deneysel sonuçların açıklanmasında yeterli olup olmadığını test etmeye devam edeceğiz. Bu ve bundan sonraki bölümde evrimleşme tarzı ve süreci hakkında bildiklerimizi biçimlendiren keşiflerin nasıl devam ettiğini inceleyeceğiz. Önce, Darwin'in adaptasyonları, birliği ve yaşamın "en güzel sonsuz formları" şeklinde adlandırdığı çeşitliliği açıklamadaki arayışının kökenine ineceğiz.

*Burada ve bu kitap boyunca, *çevre* terimi, bir organizmanın çevresindeki fiziksel koşulları ve diğer organizmaları kast etmektedir.

1790

1795
Hutton kendisinin gradualizm prensibini önerir.

1798
Malthus, "Populasyonların Prensibi Üzerine Denemeler" isimli eserini yayınlar.

1809
Lamarck, kendi evrim hipotezini yayınlar.

1809
Charles Darwin, doğdu.

1812
Cuvier, omurgalı fosilleri ile ilgili kapsamlı çalışmasını yayınlar.

1830
Lyell, *Jeolojinin Prensiplerini* yayınlar.

1831–36
Darwin, HMS *Beagle* ile dünya etrafında seyahat eder.



Galápagos Adalarında yaşayan deniz iguanası

1844
Darwin, değişiklik taşıyan soylar üzerine denemesini yazar.

1858
Wallace, Malaya Takımadalarındaki türleri çalışırken kendisinin doğal seçme hipotezini Darwin'e gönderir.

1859
Türlerin Kökeni, yayınlanır.

THE ORIGIN OF SPECIES

1870

▲ Şekil 22.2 **Entelektüel açıdan Darwin'in fikirleri.**

KAVRAM **22.1**

Darwin'in devrimi, genç Dünya'da değişmeyen türlerin yaşadığını savunan geleneksel görüşe meydan okudu

Darwin'i Dünya ve oradaki yaşam hakkında egemen olan görüş ile mücadeleye ne yöneltti? Darwin'in devrimsel önerisi zaman içerisinde gelişti ve hem kendi gezisinden hem de başkalarının çalışmalarından etkilendi (Şekil 22. 2). Göreceğimiz gibi, onun fikirleri, derin tarihsel köklere sahipti.

Doğanın Cetveli ve Türlerin Sınıflandırılması

Darwin doğmadan uzun süre önce, bazı Yunan filozofları, canlıların zamanla kademeli olarak değişmiş olabileceğini ileri sürmüştü. Fakat büyük ölçüde erken Batı biliminin etkisi altında kalmış bir filozof olan Aristotle (M.Ö. 384-322), türlerin tespit edilmiş olduğu (değişmez) görüşündeydi. Doğadaki gözlemleri sayesinde Aristotle, canlılar arasında belirli "akrabalıkları" tespit etti. Aristo, tüm canlı formlarının, karmaşıklığı gittikçe artacak şekilde olmak üzere bir cetvel üzerinde ya da merdiven üzerinde sıralanabileceği sonucuna vardı, daha sonra buna *scala naturae* ("doğanın cetveli") adını verdi. Her canlı formu, mükemmel ve daimi olup bu merdiven üzerinde kendisine tahsis edilmiş basamağa sahipti.

Bu fikirler, yaratılışı savunan Eski Ahit ile tutarlıdır; bu görüşe göre türler Tanrı tarafından bireysel olarak tasarlanmıştır onun için mükemmeldir. Birçok bilim insanı 1700'lü yıllarda, canlıların sıklıkla çevrelerine dikkat çekici biçimde uyum yapmış olmalarını, Yaratıcının her bir türü belirli bir amaç için dizayn etmiş olduğunun kanıtı olarak yorumladı.

İsveçli bir hekim ve botanikçi olan bilim insanı Carolus Linnaeus (1707-1778), kendi deyimi ile "yüce Tanrının zaferi için", canlılardaki çeşitliliği araştırmak üzere çalışmalar yaptı. Linnaeus, türleri isimlendirmek için (örneğin insan için *Homo sapiens*) halen günümüzde de kullanılan ve iki kısımdan oluşan ya da *binomial* olan sistemini geliştirdi. Linnaeus, *scala naturae*'daki doğrusal hiyerarşiye zıt olarak, sınıflandırmada iç içe yuvalanma sistemini benimsedi; bu gruplama sisteminde benzer türleri kapsamı gittikçe artan genel kategoriler içerisine yerleştirdi. Örneğin, benzer türler

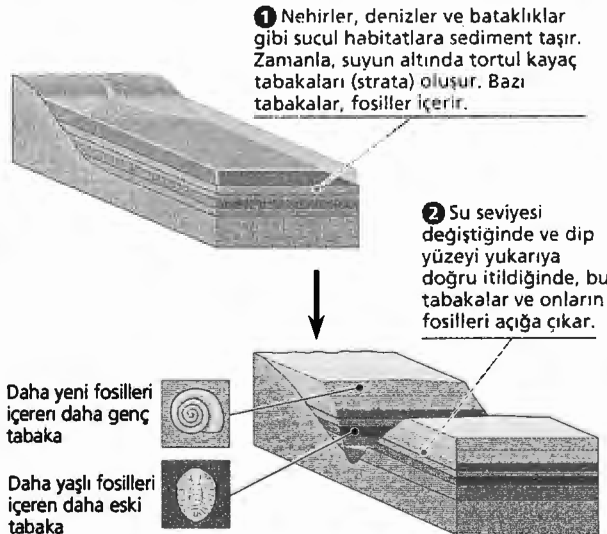
aynı cins içerisinde, benzer cinsler aynı familya içerisinde vb. gruplandırılır (bakınız Şekil 1.14).

Linnaeus'ye göre benzer türlerin bir araya toplanması, herhangi bir evrimsel akrabalık ilişkisine işaret etmekten ziyade onların yaratılış tarzına dayanmaktaydı. Fakat bir yüzyıl sonra Darwin, bu sınıflandırmanın evrimsel akrabalık ilişkilerine dayandığını iddia etti. O aynı zamanda, bilim insanlarının Linne'nin sistemini kullanmak suretiyle, sıklıkla canlılar arasındaki akrabalık ilişkilerini yansıttıklarını kaydetti.

Zaman İçerisinde Değişimin Olması Hakkındaki Fikirler

Darwin, geçmişte yaşamış canlıların bıraktıkları izler ve kalıntılar olan **fosiller** üzerinde çalışan bilim insanlarının çalışmalarından son derece memnundu. Fosillerin, çoğu, denizlerin, göllerin, bataklıkların tabanına çöken kum ve çamurdan oluşmuş tortul kayaçlar içerisinde bulunur (**Şekil 22.3**). Yeni tortu tabakaları daha eski olanların üstünü kaplar ve onları, **strata** denen kayacın katmanları (tekili, *stratum*) şeklinde sıkıştırır. Belirli bir katmandaki fosiller, o tabaka oluştuğu zamanda dünyada yayılış gösteren bazı canlıların bulunduğuna ilişkin işaretler sağlar. Erozyon, daha sonra, daha üstte yer alan (daha genç) katmanı aşındırarak ya da oyarak daha derine gömülmüş olan (daha eski) katmanları açığa çıkarabilir.

Fosil bilimi olan **Paleontoloji**, büyük ölçüde, Fransız anatomist George Cuvier (1796-1832) tarafından geliştirildi. Cuvier, Paris yakınındaki katmanları incelediğinde, daha yaşlı katmanlarda bulunan fosillerin günümüzde yaşayan canlılara daha az benzerlik gösterdiğini kaydetti. O, aynı zamanda, bir katmandan bir sonraki katmana geçince yeni türler ortaya çıkarken diğerlerinin gözden kaybolduğunu gözlemledi. O, canlılık tarihinde topluca yok olma olaylarının yaygın olarak gerçekleşmiş olması gerektiği sonucuna vardı. Gerçi Cuvier, evrim fikrine emin bir şekilde karşıydı. Gözlemlerini açıklamak için, bu farklılıklara geçmişte aniden ortaya çıkan ve günümüzdekinden farklı işleyen mekanizmaların neden olduğu görüşünü, yani **katastrofizm** prensibini savundu. Cuvier, katmanlar arasındaki her bir sınırın, o dönemde orada yaşayan canlı türlerinin çoğunu ortadan kaldıran büyük sel baskınları gibi bir felaket dönemine karşılık geldiğini düşündü. O, bu periyodik felaket olaylarının genellikle yerel alanlarla sınırlı kaldığı ve tahrip olmuş bölgelerin, diğer alanlardan bu alanlara göç eden türler tarafından yeniden işgal edildiğini ileri sürdü.



▲ Şekil 22.3 **Fosil taşıyan tortul tabakaların oluşumu.**

Buna zıt olarak, diğer bilim insanları, büyük değişikliklerin yavaş ancak sürekli işleyen süreçlerin birikimli etkisiyle meydana geldiğini ileri sürdü. 1795'te İskoçyalı Jeolog James Hutton (1726–1797), Dünya'nın jeolojik özelliklerinin günümüzde halen daha işleyen tedrici mekanizmalara bakarak açıklanabildiğini ileri sürdü. Örneğin, O, ırmaklar tarafından kayaçların derinlemesine aşındırılmasıyla kanyonların meydana getirildiğini, denizel fosillerin gömülü olarak bulunduğu tortul kayaçların, karalardan aşındırılarak ırmaklarla denizlere taşınan partiküllerden oluşturulduğunu öne sürdü. Darwin döneminin önde gelen Jeologu İskoç isimli Charles Lyell (1797-1875), Hutton'un fikirlerini, kendi **uniformitarianizm** prensibiyle birleştirdi; bu prensip, değişim mekanizmalarının zaman içerisinde her zaman varlığını sürdürdüğüne işaret etmektedir. Lyell, aynı jeolojik süreçlerin geçmişte olduğu gibi günümüzde de aynı hızda çalıştığını öngördü.

Hutton ve Lyell'in fikirleri, Darwin'in düşüncelerini oldukça fazla etkiledi. Darwin, eğer jeolojik değişim ani olmaktan ziyade yavaş fakat sürekli olan faaliyetler sonucunda ortaya çıkıyorsa, o zaman, Dünya'nın birkaç bin yıl olarak geniş ölçüde kabul gören yaşının daha büyük olması gerektiğini kabul etti. Örneğin, bir nehrin erozyonla bir kanyon oluşturması çok uzun zaman alacaktı. O, benzer şekilde, yavaş ve göze çarpmadan işleyen süreçlerin önemli biyolojik değişiklikler meydana getirebileceğini daha sonra anladı. Bununla birlikte, Darwin, yavaş yavaş değişim fikrini biyolojik evrime uygulayan ilk kişi değildi.

Lamarck'ın Evrim Hipotezi

On sekizinci yüzyıl boyunca bazı doğa bilimciler (Darwin'in dedesi olan Erasmus Darwin dahil), çevre koşulları değiştiğinde canlıların evrim geçirdiğini ileri sürdüler. Fakat Charles Darwin'den önceki bilim adamlarından sadece Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) canlıların zaman içerisinde *nasıl* değişim geçirdiklerini açıklamaya yönelik bir mekanizma önerdi. Ne yazık ki Lamarck, fosillerdeki evrimsel değişim tarzı hakkındaki görüşleri ve canlıları çevreleriyle eşleştirerek yapmış olduğu tanımlamalardan ziyade öncelikle evrimin nasıl olduğunu açıklamak için önerdiği yanlış mekanizma ile hatırlanmaktadır.

Lamarck, kendisinin evrim teorisini 1809'da, Darwin'in doğduğu yıl yayınladı. Lamarck , yaşayan türleri fosil formlar ile karşılaştırarak, birçok soy hattının ortaya çıktığını ve bunların her birinin, daha yaşlılardan daha genç fosillere oradan da günümüzdeki türlere giden kronolojik seri oluşturduğunu buldu. O, o zamanlar yaygın olarak kabul edilen iki prensibi kullanarak bulgularını açıkladı. İlki, *kullanılma ve kullanılmama* fikriydi; buna göre, aşırı kullanılan vücut kısımları daha büyük



▲ **Şekil 22.4 Sonradan kazanılmış özellikler, kalıtılamaz.** Bu bonzai ağaç, budama ve biçimlendirme uygulanarak cüce kalması için büyümesi "terbiye" edilmiştir. Ancak, bu ağaçtan alınan tohumlar çimlendirilecek olursa normal büyüklükte yavrular gelişecektir.

ve güçlü olurken kullanılmayanlar körelmekteydi. Lamarck'ın bahsettiği birçok örnek arasında, zürafanın daha yüksek dallar üzerindeki yapraklara ulaşmak için boynunu gererek uzatması yer alır. *Kazanılmış karakterlerin kalıtılması* olarak bilinen ikinci prensip, bir organizmanın yaşamı boyunca kazanmış olduğu değişikliklerin, bu organizmanın yavrularına aktarılabildiğini ifade etmektedir. Lamarck, günümüzde yaşayan zürafaların kaslı uzun boyunlu olmalarını, zürafaların boyunlarını daha yükseklere uzatmak için gererek, kuşaklar boyunca zamanla gelişmiş olduğunu sandı.

Lamarck, evrimin olduğunu kabul etmekteydi; çünkü, canlıların daha kompleks olmaya iten doğuştan gelen bir dürtüye sahip olduğunu varsaymaktaydı. Darwin bu fikri reddetti; fakat, O da kısmen, kazanılmış karakterlerin kalıtımı yoluyla, evrimsel sürece varyasyon sunulduğunu düşündü. Ancak bugün, genetik konusundaki bilgilerimiz bu mekanizmayı çürütmektedir: Bir bireyin yaşamı boyunca kullanmak suretiyle edindiği özelliklerin, Lamarck tarafından önerildiği şekilde, kalıtılmadığını deneyler göstermektedir (**Şekil 22.4**).

Lamarck, kendi döneminde, türlerin evrim geçirdiklerini kabul etmeyen, özellikle Cuvier tarafından çok fazla eleştirilmekteydi. Ancak, geçmişi düşündüğümüzde, Lamarck'ın, canlıları çevreleriyle eşleştirmek suretiyle canlılardaki değişimi, tedrici evrimsel değişimle açıklayabildiğini görmekteyiz. Ayrıca, O, bu değişimin nasıl olduğuna ilişkin test edilebilir bir açıklama önermiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 22.1

1. Hutton ve Lyell'in fikirleri, Darwin'in evrim hakkındaki düşüncelerini nasıl etkiledi?
2. **BAĞLANTI KUR** Kavram 1.3'de (ss.19-20) bilimsel hipotezlerin test edilebildiklerini ve çürütülebildiklerini okudunuz. Bu kriterleri uygulayacak olursanız, Cuvier'in fosil kayıtlarla ilgili açıklamaları ve Lamarck'ın evrim hipotezi, bilimsel midir? Her bir durum için cevabınızı açıklayın.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 22.2

Değişiklik taşıyan soylar, doğal seçme yoluyla canlıların adaptasyonlarını, yaşam birliğini ve çeşitliliğini açıklar

On dokuzuncu yüzyılın başlangıcında, genellikle, türlerin ortaya çıkmasından itibaren değişmeden kaldığına inanılıyordu. Türlerin sürekliliği konusunda bir takım şüphe bulutları bir araya toplanmaya başlıyordu; fakat, hiç kimse, ufukta patlayacak fırtınayı önceden tahmin edememişti. Charles Darwin, yaşama devrimci bakış için nasıl paratoner oldu?

Darwin'in Araştırması

Charles Darwin (1809-1882), İngiltere'nin batısında yer alan Shrewsbury'de doğdu. Bir çocuk olarak bile, doğaya çok fazla ilgisi vardı. Doğa ile ilgili kitaplar okumadığı zaman, balık tutuyor, avcılık yapıyor ve böcek topluyordu. Darwin'in babası seçkin bir doktordu; doğa bilimcileri için iyi bir gelecek görmediğinden onu Edinburgh'taki tıp fakültesine gönderdi. Charles, tıpı sıkıcı ve anestezi günlerinden önce yapılan ameliyatları korkunç buldu. O, tıp fakültesinden çıktı ve Cambridge Üniversitesi'ne kaydolarak rahip olmaya niyetlendi. (O dönemde İngiltere'de fen ile uğraşan bilim insanlarının çoğu ruhban sınıfına aitti).

Darwin, Cambridge'de botanik profesörü olan Peder John Henslow'un denetiminde çalışmaya başladı. Darwin, mezun olduktan kısa bir süre sonra, profesör Henslow onu Kaptan Robert FitzRoy'a tavsiye etti. Kaptan Robert FitzRoy, HMS *Beagle* isimli araştırma gemisini, dünyanın çevresini dolaşmak için planlanan uzun bir yolculuğa hazırlıyordu. Darwin, kendine düşen payı ödeyecek ve genç kaptana tercüman olarak hizmet edecekti. Kendisi de başarılı bir bilim insanı olan FitzRoy, Darwin'i kabul etti; çünkü o, hem yetenekli bir doğa bilimciydi hem de kaptan ile aynı sosyal sınıftandı ve yaklaşık aynı yaştaydı.

Beagle ile Yolculuk

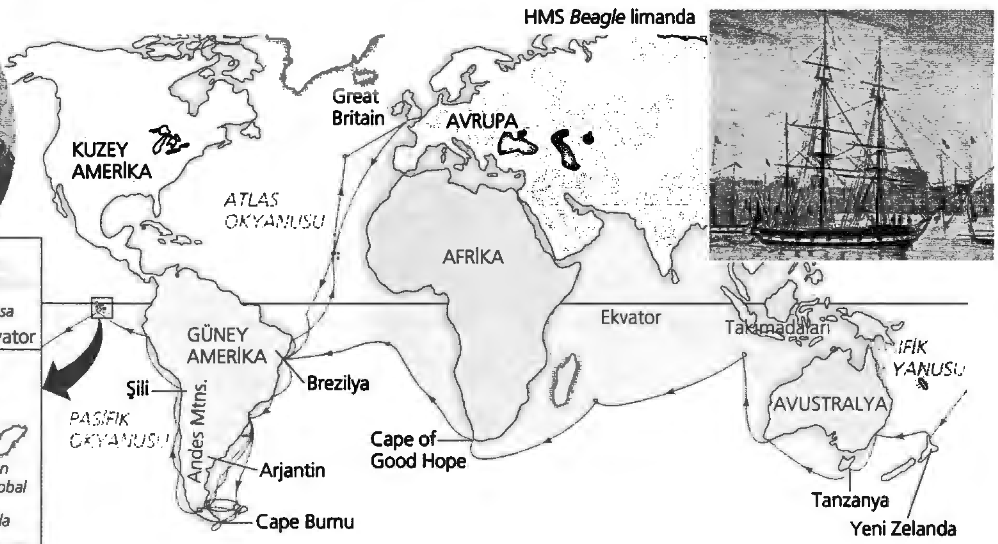
Darwin, *Beagle* ile yolculuğuna Aralık 1831'de İngiltere'den başladı. Bu yolculuğun ana görevi, Güney Amerika kıyılarının az bilinen haritasını çıkartmaktı. Gemi tayfası, deniz kıyısını gözden geçirirken, Darwin, zamanının çoğunun sahilde, Güney Amerika'ya ait binlerce bitki ve hayvan örneğini toplama ve gözlemede geçiriyordu. O, Brezilya'nın nemli ormanlarına, Arjantin'in geniş otlaklarına, And dağlarının yüksek zirveleri gibi oldukça çeşitlilik gösteren ortamlara bitkilerin ve hayvanların çok iyi uyum yapmasını sağlayan özellikleri kaydetti.

Darwin, Güney Amerika'nın ılıman bölgelerindeki bitki ve hayvanların Avrupa'nın ılıman bölgelerinde yaşayan türlerden daha ziyade Güney Amerika'nın tropiklerinde yaşayan türlere daha yakından benzerlik gösterdiğini gözlemledi. Ayrıca, onun bulduğu fosiller, burada yaşamakta olan güncel türlerden belirgin olarak farklı olmasına karşın, görünüşleriyle Güney Amerikalıydı ve kıtanın yaşayan canlılarıyla benzerlikleri çok açıktı.

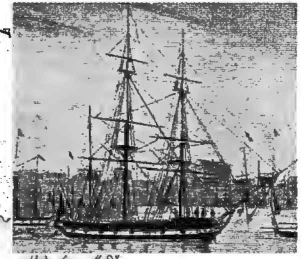
Darwin'in yolculuktan döndükten sonra, 1840'daki resmi







HMS *Beagle* limanda



▲ **Şekil 22.5 HMS *Beagle*'ın yolculuğu.**

Darwin, aynı zamanda, zamanının çoğunu jeoloji konusunu düşünerek geçirdi. Deniz tutması nöbetlerine rağmen Beagle yolculuğu sırasında Lyell tarafından yazılan *Jeolojinin Prensipleri* isimli eseri okudu. O, şiddetli bir deprem Şili kıyılarını sarstığında, meydana gelen jeolojik değişimi bizzat gördü; ve bu olayın ardından kıyı boyunca kayaçların birkaç feet yukarıya doğru itilmiş olduğunu gözlemledi. And dağlarının yüksek kısımlarında okyanusta yaşayan canlı fosillerinin bulunması, Darwin'e fosil içeren kayaçların, benzer birçok deprem sayesinde yükseltilmiş olmalı fikrini çağrıştırdı. Bu gözlemler, onun Lyell'den öğrenmiş olduklarını kuvvetlendirdi: Fiziksel kanıt, Dünyanın sadece birkaç bin yıl yaşında olduğuna ilişkin geleneksel görüşü desteklemiyordu.

Darwin'in türlerin coğrafik yayılışına olan ilgisi, *Beagle*'ın Galápagos'ta durmasıyla daha da uyarıldı. Galápagos Adaları, Güney Amerika'nın 900 km batısında ekvator yakınında yer alan, bir grup volkanik adadır (**Şekil 22.5**). Darwin, burada karşılaştığı alışılmadık canlı türleriyle büyülendi. Onun toplamış olduğu kuşlar, Bölüm 1'de bahsedilen ispinozlar ve birkaç çeşit alaycı kuş türünü içermekteydi. Bu alaycı kuş türleri birbirlerine çok benzemelerine karşın, farklı türler olduğu anlaşılıyordu. Bazıları, belirli adalara özgünken diğerleri birbirine komşu iki ya da üç adada yaşamaktaydı. Üstelik, Galápagos'taki hayvanlar Güney Amerika'nın anakarası üzerinde yaşayan türlere benzerlik göstermesine karşın, Galápagos türlerinin çoğu dünyada başka hiçbir yerden bilinmemekteydi. Darwin, Galápagos'a Güney Amerika'dan gelen canlıların yerleşerek koloni oluşturduklarını ve daha sonra da çeşitlenerek değişik adalardaki yeni türleri oluşturduklarını varsaydı.

Darwin Dikkatini Adaptasyon Üzerinde Topladı

Darwin, *Beagle* yolculuğu sırasında çok sayıda **adaptasyon** örneğini gözlemledi. Adaptasyon, canlıların belirli bir ortamda yaşama ve üreme şansını artıran kalıtsal özellikleridir. Daha sonra o, gözlemlerini yeniden değerlendirdiğinde çevreye adaptasyonu ve yakından ilişkili süreçler olarak yeni türlerin doğuşunu algılamaya başladı. Yeni bir tür, farklı bir çevreye uyum nedeniyle gelişen adaptasyonların gittikçe birikmesiyle, atasal bir formdan ortaya çıkabilir miydi? Darwin'in yolculuğundan yıllar sonra yapılan çalışmalardan biyologlar, bu olayın Galápagos ispinozlarının çeşitlenmesinde gerçekleştiği sonucuna vardılar (bakınız Şekil 1.22). İspinozların çeşitlilik gösteren gagaları ve davranışları, yaşadıkları adalardaki mevcut olan özgül yiyeceklere uyum sağlamıştır (**Şekil 22.6**). Darwin, evrimi anlamak için bu şekildeki adaptasyonların nasıl ortaya çıktığını açıklamanın gerekli olduğunu anladı. Onun **doğal seçme** merkezli adaptasyonların nasıl meydana geldiğine ilişkin açıklamalarını daha ayrıntılı inceleyeceğiz. Doğal seçme denilen süreçte, belirli kalıtsal özelliklere sahip olan bireyler bu özelliklerinden *dolayı* diğer bireylere göre daha yüksek oranda yaşama ve üreme eğiliminde olacaktır.

Darwin, 1840'lı yılların erken dönemlerinde, hipotezinin temel özelliklerini çalışmıştı. Bu fikirlerini 1844'de kağıda döktü ve değişiklik taşıyan soylar ve altında yatan mekanizma olarak doğal seçme şeklinde uzun bir deneme yazdı. Ancak, fikirlerini yayınlamakta halen daha isteksizdi; çünkü, görünüşe göre koasa neden olacaktı. Bu süre içerisinde, Darwin, hipotezini destekleyen kanıtları toplamaya devam etti. 1850'li yılların ortalarında fikirlerini Lyell'e ve birkaç diğer kişiye açıkladı. Lyell, kendisini evrim konusunda henüz ikna olmuş hissetmemesine karşın, yine de Darwin'in başka birileri aynı sonuca varıp ilk olarak yayınlanmasından daha önce, bu konu ile ilgili yayınını yayınlamasını tavsiye etti.

Haziran 1858'de Lyell'in tahmini doğrulandı. Darwin, Malaya Takımadalarının Güney Pasifik Adalarında çalışan bir İngiliz doğa bilimci olan Alfred Russel Wallace'tan







(a) Kaktüs-yiyici. Kaktüs yer ispinozunun (*Geospiza scandens*) uzun ve keskin gagası, kaktüs çiçeklerini ve etli meyvesini yırtıp yemesine yardım eder.

(b) Böcek-yiyici. Yeşil çalı bülbülü ispinozu (*Certhidea olivacea*), dar ve sivri gagasını böcekleri yakalamada kullanır.

(c) Tohum-yiyici. Büyük yer ispinozu (*Geospiza magnirostris*), bitkilerden yere düşen tohumları kırmaya uyum yapmış büyük gagaya sahiptir.

▲ **Şekil 22.6 Galápagos ispinozlarındaki gaga varyasyonunun üç örneği.** Galápagos adaları, birbiriyle yakından akraba olan bir düzineden daha fazla sayıda ispinoza ev sahipliği yapmaktadır; bunlardan bazıları sadece tek bir adada bulunur. Onlar aralarındaki en çarpıcı farklılık, özgül beslenme biçimine uyum sağlamış olan gagalarında görülür.

BAĞLANTI KUR *Şekil 1.22'yi (s.17) gözden geçiriniz. Yukarıda gösterilen diğer iki türden hangisi, kaktüs-yiyici ispinoza daha yakın akrabadır (yani, hangisi onunla zaman olarak daha yakın ortak atayı paylaşmaktadır)?*

(1823-1913) bir doküman aldı (bakınız Şekil 22.2). Wallace, Darwin'inkiyle hemen hemen aynı olan doğal seçme hipotezini geliştirmişti. O, Darwin'den makaleyi değerlendirmesini ve eğer yayınlamaya değer ise Lyell'e göndermesini istemişti. Darwin de buna uyarak Lyell'e şunları yazdı: "Sizin dedikleriniz son derece doğru çıktı..... ben hiç bir zaman bundan daha çarpıcı bir rastlantı görmedim....... böylece, benim makalemin orijinalliği ve kıymeti her ne ise, mahvolacak". Lyell ve bir meslektaşı, Wallace'nin makalesini Darwin'in yayınlanmamış 1844 tarihli denemesinden çıkartılarak alınan alıntılarla birlikte, 1 Temmuz 1858'de Londra'daki Linne Cemiyeti'ne (Linnaean Society) sundu. Darwin, *Doğal Seçme Yoluyla Türlerin Kökeni* (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection*) isimli eseri (genellikle *Türlerin Kökeni* olarak anılır) çabucak tamamladı ve kitabı bir sonraki yıl yayınladı. Wallace, bu konudaki fikirlerini yazarak, yayınlanmak için gönderen ilk kişiydi. O, Darwin'e hayrandı ve Darwin'in doğal seçme fikrini çok kapsamlı bir şekilde geliştirmiş olduğunu düşündü. Bu nedenle teorinin ana mimarı olarak Darwin bilinir.

On yıl içerisinde Darwin'in kitabı ve onu savunanlar, çoğu bilim insanını, canlı çeşitliliğinin evrimin ürünü olduğuna ikna etmişti. Önceki evrimcilerin başaramadığını Darwin, oldukça mantıklı akla yatkın bilimsel mekanizma ve çığ gibi artan kanıtlar sunmak suretiyle başardı.

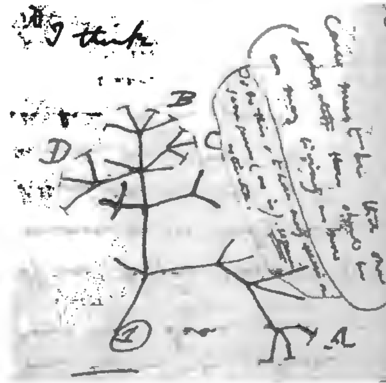
Türlerin Kökeni

Darwin, kitabında, doğal seçme sayesinde değişiklik taşıyan soylarla ilgili kanıtları bir araya getirerek, doğa hakkındaki genel üç gözlemi aşağıdaki gibi listeleyerek açıkladı: yaşam birliği, yaşam çeşitliliği, organizmalar ve çevreleri arasındaki eşleşme.

Değişiklik Taşıyan Soylar

Darwin, *Türlerin Kökeni*'nin ilk baskısında, *evrim* kelimesini hiçbir zaman kullanmadı (ancak kitabın son kelimesi, "evrimleşmedir"). O, daha ziyade, kendi görüşünü özetleyen *modifikasyonlu (değişiklik taşıyan) soy*, cümlesini kullandı. Canlıların birçok karakteri paylaşması, Darwin'in, canlılar içerisinde bir birliğin olduğunu algılamasına yol açtı. O, bu yaşam birliğini, tüm organizmaların uzak geçmişte yaşamış olan bir atadan köken almış olmalarına bağladı. O, aynı zamanda, atasal organizmalardan köken alıp çeşitli habitatlarda milyonlarca yıldan beri yaşayan soyların, çeşitli modifikasyonlar ya da çeşitli yaşam tarzlarına uyumlarını sağlayan adaptasyonlar biriktirdiklerini düşündü. Darwin, uzun bir zaman periyodu içerisinde, modifikasyonlu soylar nihayetinde bizim bugün gördüğümüz zengin canlı çeşitliliğine yol açacağını düşündü.

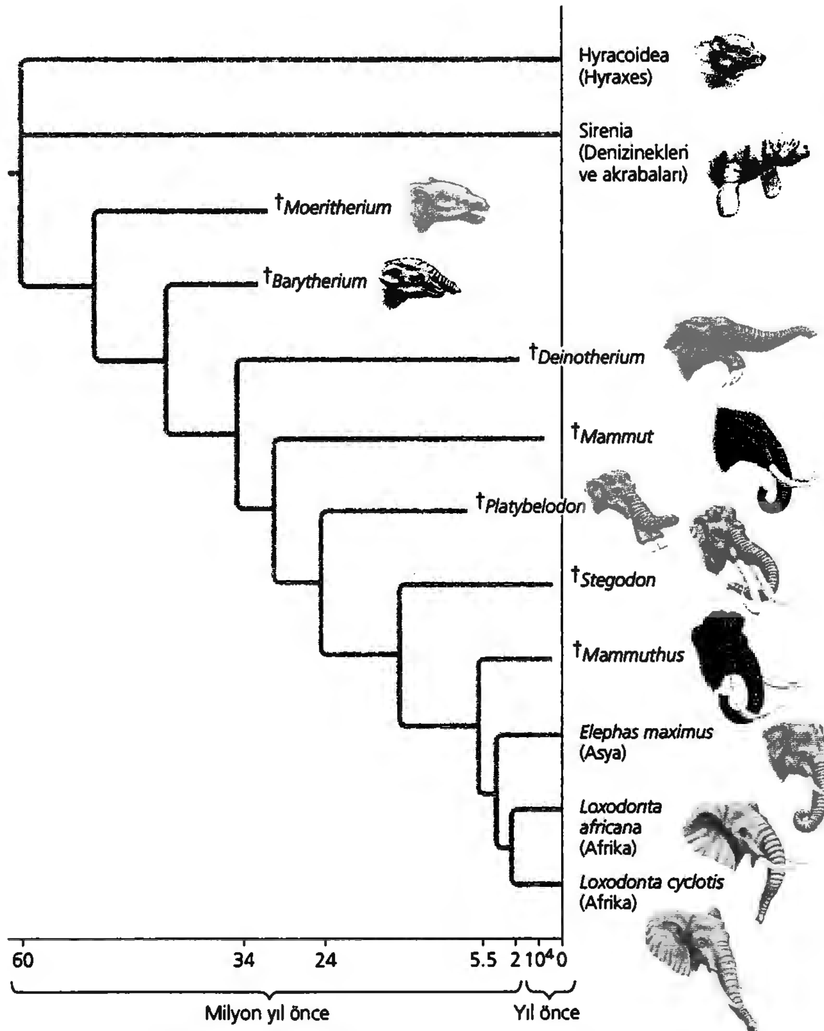
Darwin'in görüşüne göre canlıların tarihi ortak bir gövdeden çıktıktan sonra en genç filizlerin uçlarına doğru gittikçe katlanarak dallanan bir ağaç gibidir (**Şekil 22.7**). Filizlerin uçları, günümüzde yaşayan organizmaların çeşitliliğini temsil etmektedir. Bu ağacın her bir çatalı, bu çataldan sonradan dallanacak olan tüm evrimsel soy hatları için en yakın ortak atayı temsil eder. Örneğin, fillerin yaşayan üç türünü düşünün: Asya fili (*Elephas maximus*) ve Afrika filleri (*Loxodonta africana* ve *L. cyclotis*). Bu birbiriyle yakından ilişkili olan türler, birbirlerine çok benzerdirler; çünkü, onlar, **Şekil**



◄ **Şekil 22.7 "Öyle düşünüyorum ki..."** 1837'de çizilmiş bu taslakta Darwin, evrimin dallanmış modelini öngördü.

22.8'deki ağaç diyagramında görüldüğü gibi, nispeten yakın zamanda ortak atalarından dallanıncaya kadar aynı soy hattını paylaşmışlardır. Fillerle ilişkili yedi soy hattının, son 32 milyon yıllık süre içerisinde ortadan kalkmış olduğunu not ediniz. Sonuç olarak, filler ve onların günümüzdeki en yakın akrabaları olan Hyracoidea üyeleri ve denizinekleri arasındaki boşluğu dolduran, günümüzde yaşayan hiçbir tür mevcut değildir. Bu şekilde ortadan kalkmalar yaygındır. Gerçekte, evrimsel dalların çoğu, hatta ana dallar bile, ölü uçlarla sonlanmıştır. Bilim insanları, şimdiye kadar yaşamış olan tüm türlerin %99'unun soyu tükenmiş olduğunu tahmin etmektedir. Şekil 22.8'de olduğu gibi, soyu tükenmiş türlerin fosilleri, aralarındaki boşlukları "doldurmak" suretiyle günümüzde yaşayan grupların çeşitlendiğini belgelemektedir.

Linnaeus, sınıflandırmadaki uğraşlarında, bazı canlıların bazı canlılara diğerlerine göre daha yakından benzerlik gösterdiğini fark etmişti; ancak, bu benzerliklerin nedenini evrime bağlamamıştı. Bununla birlikte, O, büyük çeşitlilik gösteren organizmaların "gruplar içerisinde alt gruplar" (Darwin'in ifadesi) şeklinde gruplandırılabileceğini tanımladığından, Linne'nin hiyerarşik sistemi, Darwin'in hipotezi ile mükemmel bir şekilde uyuştu. Darwin'e göre, Linnaeus'nin hiyerarşik sistemi, canlıların soy ağacının dallanma hikayesini yansıtmaktadır; bu soy ağacında bulunan organizmalar, ortak atadan gelmeleri nedeniyle farklı seviyelerde birbirleriyle akrabalık ilişkisine sahiptir.



▲ **Şekil 22.8 Değişiklik taşıyan soy.** TFillerin ve akrabalarının bu evrimsel ağacı, temel olarak fosillere dayandırılmıştır; yani anatomilerine, tabakalarda ortaya çıkma sırasına ve coğrafik yayılışlarına göre. Soyların çoğu dallarının ortadan kalkmayla sonlandığını not ediniz (bunlar hançer semboluyla †gösterilmiştir). (Zaman çizgisi, ölçekli değildir).

? *Burada gösterilen evrimsel ağaca dayanarak, Mammuthus (yünlü mamutlar), yaşamakta olan Asya ve Afrika filleri, yaklaşık olarak ne zaman en yakın atayı paylaşmışlardır?*

Yapay Seçme, Doğal Seçme ve Adaptasyon

Darwin, evrimin gözlemlenebilir modellerini açıklamak için doğal seçme mekanizmasını önerdi. O, en kuşkucu okurlarını ikna etmek için tartışmasını büyük bir ustalıkla gerçekleştirdi. İlk olarak, evcilleştirilmiş bitki ve hayvanların ıslahında izlenen seçici yetiştirmenin bilinen örneklerini tartıştı. İnsanlar, **yapay seçme** denen olay ile istenilen özelliklere sahip bireyleri seçip aralarında çiftleştirme yapmak suretiyle birçok nesil sonra bu türleri değişikliğe uğratmayı başarmıştır (**Şekil 22.9**). Yapay seçme sonucu olarak, tahıllar, çiftlik hayvanları ve evde beslenen hayvanlar, yabanıl atalarına çoğunlukla çok az benzerlik gösterir.

Darwin, benzer sürecin doğada da işlediğini iddia etti. O, tartışmasını iki gözlem üzerine oturttu ve bundan iki sonuç çıkardı:

Gözlem # 1: Bir populasyonun üyeleri, genellikle, kalıtsal özellikleri bakımından değişiklik gösterir (**Şekil 22.10**).

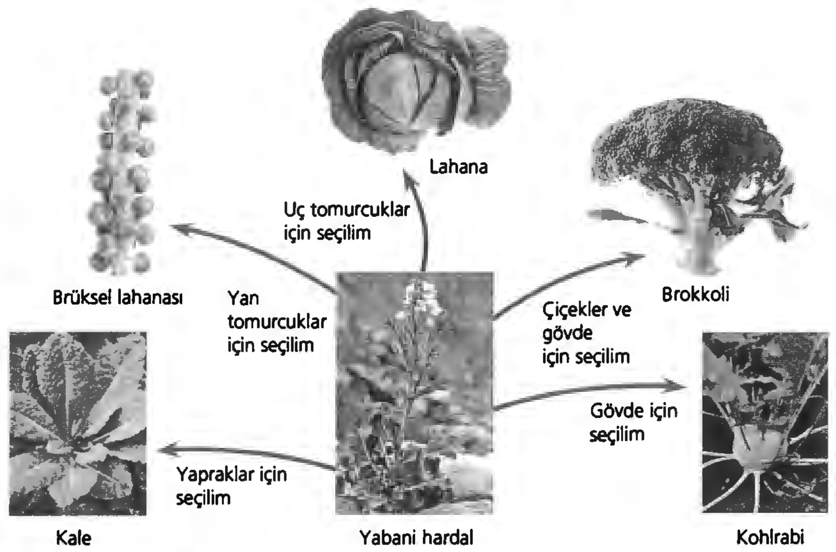
Gözlem # 2: Tüm türler, çevrenin destekleyebileceğinden daha fazla sayıda yavru meydana getirebilir (**Şekil 22.11**) ve bu yavruların çoğu yaşamayı ve üremeyi başaramaz.

Çıkarsama#1: Verilen bir çevrede yaşama ve üreme olasılığını artırıcı kalıtsal özelliklere sahip olan bireyler, diğer bireylere göre daha fazla miktarda yavru meydana getirme eğilimindedirler.

Çıkarsama # 2: Bireylerin hayatta kalma ve üreme yeteneklerinin birbirine eşit olmaması, populasyonda elverişli özelliklerin kuşaklar boyunca birikmesine yol açacaktır.

Darwin, canlıların "aşırı çoğalma" kapasitesi ve doğal seçme arasında önemli

▶ **Şekil 22.9 Yapay seçme.** Bu farklı sebzeler, bir yabani hardal türünden seçilimle ortaya çıkmıştır. Üreticiler, bu bitkinin değişik kısımlarındaki varyasyonlara seçilim uygulayarak, çeşitlilik gösteren bu sonuçları elde etmiştir.





▲ **Şekil 22.10 Bir populasyondaki varyasyon.** Bu Asya uğurböceği populasyonundaki bireyler, renk ve nokta deseni bakımından değişiklikler gösterir. Eğer varyasyonlar, (1) kalıtılabilme özelliğine sahipse ve (2) uğurböceğinin hayatta kalma ve üreme yeteneğini etkiliyorsa, doğal seçme bu varyasyonlar üzerine etki edebilir.



▶ **Şekil 22.11 Yavruların aşırı çoğalması.** Tek bir kurtmantarı milyarlarca yavru üretebilir. Eğer bu yavrular ve onların soyları, ergin evreye kadar yaşasaydı, onlar çevredeki yer yüzeyini halı gibi kaplayacaktı.

bir bağlantının olduğunu gördü. O, bir ekonomist olan Thomas Malthus tarafından yazılan bir denemeyi okuduktan sonra bu bağlantıyı yapmaya başladı. Malthus, hastalıklar, kıtlık ve savaş gibi insanlara ızdırap veren olayların çoğunun, insan populasyonlarının mevcut besinlerden ve diğer kaynaklardan daha hızla artan potansiyeline sahip olmasının kaçınılmaz sonucu olarak geliştiğini kabul etti. Darwin, aşırı çoğalma kapasitesinin, tüm türlerin özelliği olduğunu anladı. Bırakılan çok sayıda yumurtanın, yeni doğmuş bireylerin, yayılan tohumların çok küçük bir bölümü gelişimlerini tamamlayarak kendi döllerini meydana getirebilmektedir. Geri kalanlar, diğer canlılar tarafından yenmekte, donmakta, açlıktan ölmekte, hastalığa yakalanmakta, çiftleşememekte ya da çevrenin tuzluluk ve sıcaklık gibi fiziksel koşullarına hoşgörü gösterememektedir.

Bir canlının kalıtılabilir özellikleri, sadece kendi performansı etkilemez aynı zamanda onların yavrularının çevresel zorluklarla nasıl iyi mücadele edeceklerini de etkiler. Örneğin, bir canlı, yavrularının avcılardan kaçmasında, yiyecek elde etmesinde ya da fiziksel koşulların tölere edilmesinde avantaj sağlayan bir özelliğe sahip olabilir. Bu tür avantajlar, yaşayan ve üreyen yavru sayısını artırdığı zaman, tercih edilen elverişli özellikler gelecek kuşaklarda daha yüksek sıklıkla görülmeye başlanacaktır. Böylece, avcılar, besin kıtlığı ya da olumsuz fiziksel koşullar gibi faktörlerden kaynaklanan doğal seçme, populasyonda hoş görülen elverişli özelliklerin oranında zamanla artışa yol açabilir.

Böyle değişiklikler ne kadar hızlı gerçekleşir? Darwin, eğer yapay seçme göreceli olarak kısa zaman süresi içerisinde çarpıcı değişiklikler meydana getirebiliyorsa, o zaman doğal seçme de, birkaç yüz kuşak geçtiğinde türlerde önemli modifikasyonlar yapabileceği sonucuna vardı. Hatta bazı kalıtılabilir özelliklerin avantajı diğerlerine göre önemsiz olsa bile avantajlı varyasyonlar populasyonda gittikçe birikecek, daha az elverişli olan varyasyonlar ise azalacaktır. Zamanla, bu süreç, elverişli adaptasyonlara sahip bireylerin frekansını artıracak, organizma ve çevreleri arasındaki uyumu saflaştıracaktır (bakınız Şekil 1.20)

Doğal Seçme: Özet

Şimdi doğal seçmenin ana fikirlerini tekrarlayalım:

- Doğal seçme, kalıtılan bazı özelliklere sahip bireylerin bu özelliklerinden dolayı diğerlerine göre daha yüksek oranda ürediği ve yaşadığı bir süreçtir.
- Doğal seçme, zaman içinde, organizma ve çevreleri arasındaki uyumu artırabilir (**Şekil 22.12**).
- Eğer çevre değişirse ya da eğer bireyler yeni bir çevreye gidecek olursa, doğal seçme bu yeni koşullara uyumla sonuçlanabilir; bazen de yeni türler ortaya çıkarabilir.

Bir ince fakat önemli nokta, doğal seçmenin bireysel organizmalar ve onların çevreleri arasındaki etkileşimlerle olmasına karşın, *bireyler evrim geçirmez.* Ancak populasyonlar, zaman içerisinde evrim geçirir.

İkinci anahtar nokta, doğal seçme, bir populasyondaki bireyler arasında farklılık gösteren sadece bu kalıtsal özellikleri çoğaltabilir ya da azaltabilir. Böylece, bir özellik kalıtılabilir özellik olsa bile eğer populasyondaki tüm bireyler, bu özellik için genetik bakımdan özdeşse, doğal seçme yoluyla evrimleşme meydana gelemez.

Üçüncü olarak, çevre faktörlerinin yerden yere ve zamandan zamana değiştiğini hatırlayınız. Bir yerde ve belirli bir zamanda olumlu olan bir özellik, bir başka yerde ya da zamanda faydasız -hatta zararlı- olabilir. Doğal seçme her zaman çalışır, fakat hangi özelliklerin tercih edilerek korunacağı yaşayan ve çiftleşen türün içinde bulunduğu koşullara bağlıdır.

Bundan sonra, Darwin'in doğal seçme yoluyla evrimleşme görüşünü destekleyen geniş boyutlu gözlemleri inceleyeceğiz.

(a) Malezya'da yaşayan çiçek peygamberdevesi



(b) Borneo'da yaşayan yaprak peygamberdevesi



▲ **Şekil 22.12 Evrimsel adaptasyonun bir örneği olarak kamuflaj.** Peygamberdevesi denen böcek türleri, farklı ortamlarda evrimleşmiş oldukça çeşitlilik arz eden biçim ve renklere sahiptir.

? *Bu peygamberdeveleri, bu bölümün Genel Bakış kısmında sunulan canlılar hakkındaki üç anahtar gözlemi-yani, canlı ve çevreleri arasındaki eşleşme, birlik ve çeşitlilik- nasıl gösterdiklerini açıklayınız.*

KAVRAM KONTROLÜ 22.2

1. Değişiklik taşıyan soylar kavramı, hem yaşam birliğini hem de yaşam çeşitliliğini nasıl açıklar?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer And dağlarının yüksek kesimlerinde yaşayan soyu tükenmiş bir memeli hayvan fosili keşfettiyseniz, bu fosilin günümüzde Güney Amerika'nın vahşi ormanlarında yaşayan bir memeliye mi yoksa Afrika dağlarının yüksek kesimlerde yaşayan günümüz memelilerine daha çok benzerlik gösterdiğini tahmin edersiniz? Açıklayın.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 14.4 ve 14.6'yı (ss.265 ve 267) gözden geçirerek genotip ve fenotip arsındaki ilişkiyi inceleyiniz. Belirli bir bezelye populasyonunda beyaz fenotipe sahip çiçeklerin doğal seçme tarafından hoş görüldüğünü varsayalım. Populasyondaki *p* allelinin frekansının zamanla nasıl değişeceğini tahmin ediniz; ve nedenlerinizi açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 22.3

Evrim, çok güçlü ve fazla miktarda bilimsel kanıtla desteklenmektedir

Darwin, *Türlerin Kökeni*'nde, değişiklik taşıyan soy kavramını destekleyen bir seri kanıt sıraladı. Onun da kolayca kabul ettiği gibi halen daha, anahtar kanıtlardan yoksun örnekler vardı. Örneğin, Darwin, çiçekli bitkilerin kökenine "iğrenç gizem" olarak gönderme yaptı; ve daha önceki organizma gruplarının yeni grupları nasıl verdiğini gösteren fosillerin yokluğuna çok üzüldü.

Son 150 yılda yapılan yeni keşifler, Darwin'in saptamış olduğu boşlukların çoğunu doldurmuştur. Örneğin, çiçekli bitkilerin kökeni çok daha iyi anlaşılmıştır (bakınız Bölüm 30); ve yeni organizma gruplarının kökenini belirten birçok fosil keşfedilmiştir (bakınız Bölüm 25). Bu bölümde, evrimleşme modelini belgeleyen ve gerçekleşen süreçleri aydınlatan dört çeşit veri üzerinde duracağız: evrimleşmenin doğrudan gözlemleri, homoloji, fosil kayıtlar ve biyocoğrafya.

Evrimsel Değişmenin Doğrudan Gözlemleri

Biyologlar, bilimsel binlerce çalışmada evrimsel değişimin olduğunu belgelemiştir. Bu ünite boyunca çok sayıda çalışmayı inceleyeceğiz, ancak burada sadece iki örneğe göz atalım.

Ortama Sokulan Bitki Türlerine Cevap Olarak Doğal Seçme

Bitki yiyen ve herbivor olarak adlandırılan hayvanlar, çoğunlukla, birincil besin kaynakları üzerinden etkin bir şekilde beslenmelerine yardım eden adaptasyonlara sahiptir. Herbivorlar, alışılmış besin kaynaklarından farklı özelliklere sahip bitki türleri üzerinde beslenmeye başlarlarsa ne olur?

Doğada böyle bir soruyu çalışma fırsatını, çeşitli bitkilerin meyveleri içerisindeki tohumlar üzerinde beslenen içi boş iğne şeklinde ağız parçalarının yer aldığı"gagalarını" kullanan *Jadera haematoloma* (bir hemipter türü) sağladı. Bu hemipter türü, güney Florida'da yerli bir bitki türü olan balon asmasının (*Cardiospermum corindum*) tohumları üzerinde beslenmektedir. Fakat, orta Florida'da balon asmaları oldukça nadirdir. Bunun yerine bu böcek türü, buraya yakın zamanda Asya'dan sokulmuş sarısalkım ağacı (*Koelreuteria elegans*) üzerinde beslenmektedir.

Böceklerin gaga boyu, meyvenin içerisindeki tohumun bulunduğu derinliğe yetişecek kadar uzunluğa sahip olduğunda böcekler çok etkin bir şekilde beslenirler. Sarısalkım ağacının meyveleri yassı üç loba sahiptir ve tohumları, yerli balon asmasının yuvarlak dolgun meyvelerindekine göre meyve yüzeyine daha yakındır. Utah Üniversitesinde çalışan araştırmacılar, sarısalkım ağacı üzerinde beslenen populasyonda doğal seçmenin, balon asması üzerinde beslenen populasyondakine göre, *daha kısa* gaga oluşumu ile sonuçlanacağını tahmin ettiler (**Şekil 22.13**). Gerçektende, sarısalkım ağacı üzerinde beslenen populasyonda gaga uzunlukları daha kısadır.

Araştırmacılar, bu böcek türünün Louisiana, Oklahoma ve Avustralya'ya sokulan bitkiler üzerinde beslenen populasyonlarındaki gaga uzunluğunun evrimi üzerine de çalışmalar yaptı. Bu alanların her birindeki ortama sokulmuş olan bitkilerin meyveleri, yerli bitkinin meyvelerinden daha büyüktür. Böylece, araştırmacılar, bu bölgelerde ortama dışarıdan sokulmuş bitki türleri üzerinde beslenen populasyonlarda, doğal seçmenin *daha uzun* gaganın evrimleşmesiyle sonuçlanacağını tahmin etmişlerdir. Yine, alanda yapılan çalışmalardan toplanan veriler, bu tahmini onaylamaktadır

Bu böcek populasyonunda gözlemlenen adaptasyonlar, önemli sonuçlar içermekteydi: Örneğin Avustralya'da gaga uzunluğundaki artış, ortama sokulmuş türlerin tohumları üzerinde beslenen böceklerin başarısını hemen hemen iki kat artırmıştır. Ayrıca, tarihsel veriler, sarısalkım ağacının orta Florida'ya bilimsel çalışmalar başlamadan sadece 35 yıl önce sokulduğunu gösterdiğinden bu sonuçlar, doğal seçmenin yabanıl bir populasyonda hızlı evrimleşmeye yol açabildiğini kanıtlamaktadır.

▼ Şekil 22.13 SORGULAMA

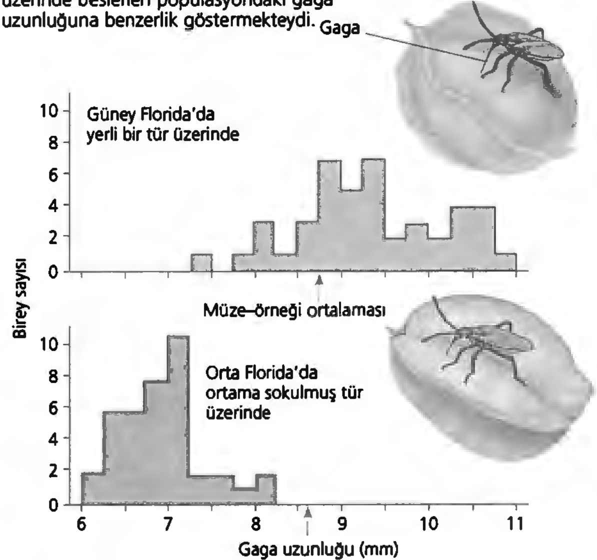
Bir populasyonun besin kaynağındaki bir değişiklik, doğal seçmeyle evrimleşmeye yol açabilir mi?

ALAN ÇALIŞMASI Hemiptera takımından bir böcek türüne (*Jadera haematoloma*) ait olan bireylerin "gaga" uzunlukları, böceklerin yedikleri tohumların meyve içerisinde bulunduğu derinlikle iyi bir şekilde uyuştuğunda, böcekler çok etkin biçimde beslenirler. Scott Carroll ve arkadaşları, bu böceğin güney Florida'da bulunan ve yerli balon asması üzerinde beslenen populasyonunda böceklerin gaga uzunluklarını ölçtü. Onlar, aynı zamanda, orta Florida'da bulunan ve buraya sonradan sokulmuş olan ve balon asmasındakine göre daha yassı meyvelere sahip olan sarısalkım ağacının meyveleri üzerinden beslenen populasyondaki böceklerin gaga uzunluklarını da ölçtü. Daha sonra, araştırmacılar, bu ölçümleri, henüz sarısalkım ağacı ortama sokulmadan önce iki alandan da toplanmış olan müze örneklerinin gaga uzunluğu ölçümleriyle karşılaştırdı.



Balon asması meyvesine gagasını sokmuş olan böcek

BULGULAR Sonradan ortama sokulmuş olan bitki türü üzerinde beslenen populasyondaki böceklerin gaga uzunlukları; yerli bitki üzerinde beslenen populasyondaki böceklerin gaga uzunluklarından daha kısaydı. Çünkü, yerli bitki türündeki tohumlar, meyvede daha derine gömülüydü. Her bir populasyondan alınmış müze örneklerindeki ortalama gaga uzunluğu (kırmızı ok ile gösterilmiştir), yerli bitki türü üzerinde beslenen populasyondaki gaga uzunluğuna benzerlik göstermekteydi.



SONUÇ Müze örnekleri ve günümüze ait veriler, bu böceğin besin kaynağının boyutundaki bir değişmenin, doğal seçme yoluyla evrimleşme sayesinde gaga büyüklüğünde de değişime yol açtığını göstermektedir.

KAYNAK S.P. Carroll and C. Boyd, Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history, *Evolution* 46: 1052-1069 (1992).

EĞER ÖYLE İSE? Bu böceğin, balon asması meyveleri üzerinde beslenen populasyondan alınan yumurtalar, sarısalkım ağacı meyveleri üzerinde yetiştirilirse (ya da bunun tersi), ergin böceklerin gaga uzunlukları, yumurtaların elde edildiği hangi populasyondaki gaga uzunluklarıyla eşleşecektir. Bu sonuçları yorumlayınız.

İlaca Dirençli Bakterilerin Evrimi

Devam etmekte olan ve insanları çarpıcı bir şekilde etkileyen bir doğal seçme örneği, ilaca dirençli patojenlerin (hastalığa yol açan organizmalar ve virüsler) evrimidir. Bu patojenlerin dirençli suşları çok çabuk çoğaldığından, bu durum, bakteri ve virüslerle ilgili önemli bir problemdir.

Bir bakteri olan *Staphylococcus aureus*'ta ilaç direncinin evrimini düşünün. Yaklaşık üç kişiden biri bu türü, derileri üzerinde ya da burun boşluklarında hiçbir olumsuz etki gös-

termeksizin barındırmaktadır. Ancak, bu türün methicillin-dirençli *S. aureus* (MRSA) olarak bilinen bazı genetik varyeteleri (suşları), korkunç patojendir. Geçtiğimiz on yılda, klon USA300 gibi MRSA'nın tehlikeli formlarında alarm verici artışlar görülmüştür; bu suş, "et-yeme hastalığına" ve potansiyel olarak öldürücü olan enfeksiyonlara neden olabilir (**Şekil 22.14**). Klon USA300 ve MRSA'nın diğer suşları böyle tehlikeli hale nasıl geldi?

Hikaye, penisilin ilk ve yaygın olarak kullanılan antibiyotik olduğu zaman, 1943'te başladı. O zamandan beri, penisilin ve diğer antibiyotikler milyonlarca hayat kurtarmıştır. Ancak, 1945'e kadar, hastanelerde görülen *S. aureus* suşlarının %20'den daha fazlası penisiline direnç kazanmıştı. Bu bakteriler, penisilini parçalayabilen penisilinaz enzimine sahipti. Araştırmacılar, penisilinazı yıkabilen antibiyotikler geliştirerek buna karşılık verdiler; fakat, bazı *S. aureus* populasyonları, her yeni ilaca karşı birkaç yıl içerisinde direnç geliştirdi.

1959'da doktorlar, daha güçlü antibiyotik methicillini kullanmaya başladı; fakat, iki yıl içerisinde *S. aureus*'un methicillin-dirençli suşları ortaya çıktı. Bu methicillin dirençli suşlar, nasıl ortaya çıktı? Methicillin, bakterilerin hücre duvarlarının sentezinde kullandığı bir proteini etkisiz kılarak etkili olmaktadır. Bununla birlikte, *S. aureus* populasyonlarının ilaç tarafından etkilenen üyelerinin ne kadar güçlü varyasyonlar sergilediği görülmektedir. Özellikle bazı bireyler, methicellinden etkilenmeyen farklı bir proteini kullanarak hücre duvarlarını sentezleyebilmektedir. Bu bireyler, methicillin ile karşılaştıklarında yaşamlarını sürdürebilmekte ve diğerlerine göre daha yüksek hızda çoğalmaktadır. Zamanla, bu dirençli bireyler, çoğalarak daha yaygın hale gelmekte ve MRSA'nın yayılmasına yol açmaktadır.

Başlangıçta, MRSA, methicillinden farklı çalışan antibiyotikler tarafından kontrol edilebiliyordu. Fakat bazı MRSA suşları birçok antibiyotiğe dirençli olduğundan, bu iş gittikçe zorlaşmaya başlamıştır. Bunun nedeni, büyük olasılıkla, bakterilerin kendi türünün üyeleriyle ve başka türlerin üyeleriyle gen alış-verişi yapabilmesidir (bakınız Şekil 27.13). Böylece, günümüzdeki çoklu-ilaç direncine sahip suşlar, gen alış-verişi yoluyla farklı antibiyotiklere direnç kazanmış olan MRSA suşlarından zaman içerisinde ortaya çıkmış olabilir.

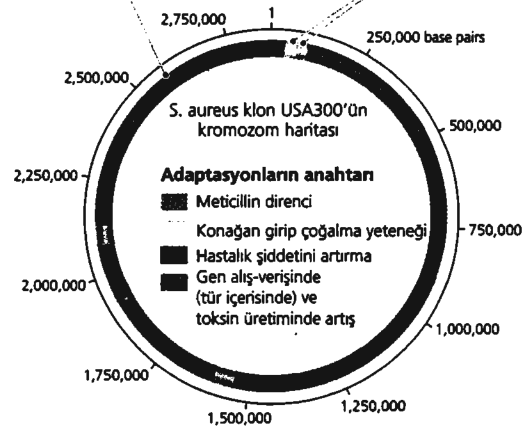
Jadera haematoloma ve *S. aureus* örnekleri, doğal seçme hakkında iki önemli noktayı vurgulamaktadır. Birincisi, doğal seçme, yaratıcı bir mekanizma değil düzeltici bir süreçtir. Bir ilaç, dirençli patojenler *yaratmaz*; populasyonda zaten mevcut olan dirençli bireyleri *seçer*. İkincisi, doğal seçme zamana ve yere bağlılık gösterir. Doğal seçme, şimdiki yerel çevrede bulunan, genetik olarak çeşitlilik gösteren bir populasyondaki avantaj sağlayan karakterleri koruyabilir. Bir durumda yarar sağlayan şey, bir başka durumda yararsız hatta zararlı olabilir. *Jadera haematoloma* adı verilen böcek türünün belirli populasyonlarındaki gaga uzunluğu, yenilen tipik meyvenin büyüklüğü ile uyum sağlayacak şekilde artış göstermektedir. Bununla birlikte, belirli bir meyve büyüklüğü için uygun olan gaga uzunluğu, böcek farklı büyüklükte bir meyve üzerinde beslenmeye başladığında dezavantajlı olabilir.

▼ Şekil 22.14

ETKİ

MRSA'nın Yükselişi

Methicillin dirençli Staphylococcus aureus (MRSA) enfeksiyonlarının çoğuna, son zamanlarda görülmeye başlayan klon USA300 suşu neden olmaktadır. Birçok antibiyotiğe dirençli ve son derece bulaşıcı olan bu suş ve onun yakın akrabaları, öldürücü, deri, akciğer ve kan enfeksiyonlarına yol açar. Araştırmacılar, bu bakterinin özellikle virulant (öldürücü) özelliklerini şifreleyen USA300 genomunun anahtar bölgelerini belirledi.



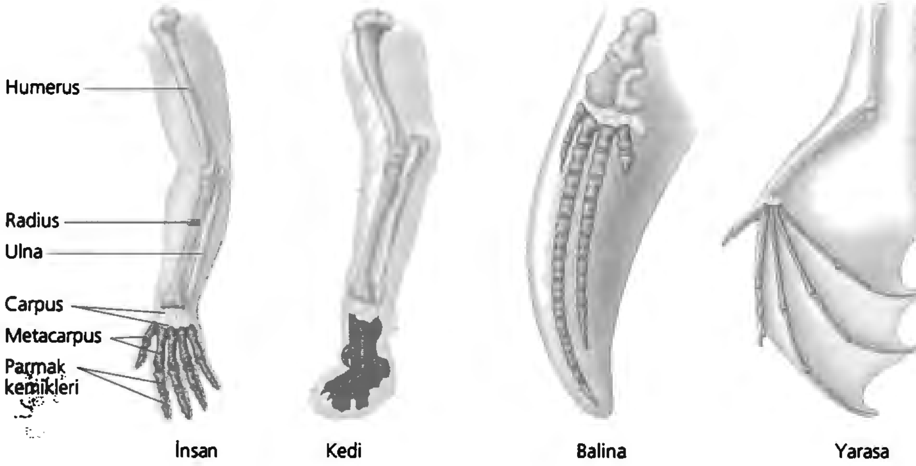
NEDEN ÖNEMLİ Son birkaç on yıllık süre içerisinde, MRSA enfeksiyonları, dikkat çekici boyutta artış gösterdi ve Birleşik Devletlerdeki yıllık ölüm vakasının binde onu bu nedenledir. İlaç direncinin evrim geçirerek devam etmesi ve MRSA enfeksiyonlarının tedavisinde güçlükle sonuçlanmaktadır. MRSA suşlarının hastalara nasıl yerleştiği ve hastalığa nasıl yol açtığı konusunda devam eden çalışmalar, bilim insanlarının MRSA ile savaşacak ilaçlar geliştirmesine yardım edebilir.

EK OKUMA MRSA hakkında genel bilgi, Hastalıkları Kontrol ve Önleme Merkezinde (www.cdc.gov/mrsa) ve G. Taubes, The bacteria fight back, *Science* 321:356-361(2008) isimli yayında bulunabilir.

EĞER ÖYLE İSE? *S. aureus*'u hedef alan ilaçları geliştirme çabaları, ve MRSA'nın çoğalmasını yavaşlatan fakat öldürmeyen ilaçları geliştirme çabaları devam etmektedir. Doğal seçmenin nasıl çalıştığını esas alarak ve bakteri türlerinin genleri alış-veriş yaptığı gerçeğini de düşünerek, bu stratejilerinin her birinin neden etkili olabileceğini açıklayınız.

Homoloji

Evrim için ikinci tip kanıtlar, farklı canlılar arasındaki benzerliklerden gelir. Daha önce tartışmış olduğumuz gibi, evrim, değişiklik taşıyan soyların sürecidir: Atasal organizmada bulunan özellikler, atasal organizmanın soyları, farklı çevre koşullarıyla yüz yüze geldiğinde değiştirilmiştir (doğal seçme tarafından). Sonuç olarak, ilgili tür, henüz işlevi farklılaşmış olsa da temel benzerlikleri olan özelliklere sahip olabilir. Ortak atadan kaynaklanan benzerlikler, **homoloji** olarak bilinir. Bu bölümde, test edilebilir öngörüler yapmada kullanılabilen ve diğer türlü, bilmece durumunda kalacak olan gözlemleri açıklamada kullanılan homoloji kavramını anlatacağız.



◀ **Şekil 22.15 Memelilerin ön üyeleri: homolog yapılar.** Farklı işlevlere uyum sağlamış olmalarına karşın, memelilerin hepsinin ön üyeleri, aynı temel iskelet elemanlarından yapılmıştır: bir büyük kemik (mor), iki küçük kemiğe bağlanmıştır (turuncu ve taba renkli), onlar birkaç küçük kemiğe bağlanmıştır (altın sarısı), bunlar da metacarpal kemiklere bağlanmıştır (yeşil), bu kemikler ise yaklaşık olarak beş parmağa bağlanmıştır (mavi).

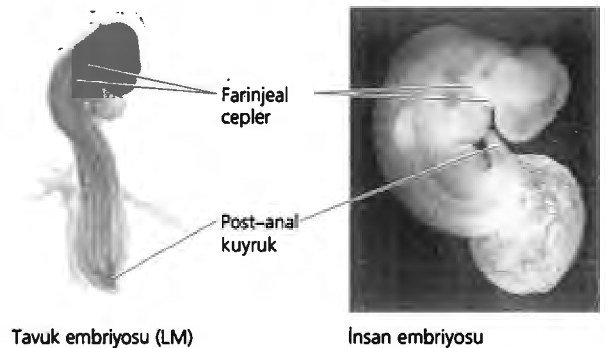
Anatomik ve Moleküler Homolojiler

Evrimin yeni bir biçim verme süreci olarak görünümü, bizim, yakın akraba türlerin benzer özellikleri paylaşması gerektiği şeklinde bir tahmin yapmamıza yol açar. Ebetteki, yakın akraba türler, onların akrabalık ilişkilerini belirlemede kullanılan özellikleri paylaşırlar; fakat, onlar aynı zamanda diğer birçok özelliği de paylaşmaktadır. Bu paylaşılan özelliklerin bir kısmı, evrim bağlamı dışında çok az anlam ifade etmektedir. Örneğin, insanların, kedilerin, balinaların ve yarasaların yer aldığı tüm memelilerin ön üyeleri, ağırlık kaldırma, yürüme, yüzme ve uçma gibi çok değişik işlevler yapmalarına karşın, omuzlarından parmakların ucuna kadar aynı kemik dizilim planına sahiptir (**Şekil 22.15**). Eğer bu yapılar her bir türde yeniden ortaya çıkmış olsaydı, böyle çarpıcı anatomik benzerliklerin olması, çok uzak ihtimal olacaktı. Daha doğrusu, farklı memelilerin kollarının, ön bacaklarının, yüzgeçlerinin ve kanatlarının iskeletleri **homolog yapılardır**. Bu yapılar, onların ortak atasında mevcut olan yapısal içerikteki varyasyonları göstermektedir.

Farklı hayvan türlerindeki embriyonik gelişimin erken evrelerini karşılaştırmak suretiyle, ergin bireylerde gözlenmeyen ilave anatomik homolojiler ortaya çıkarılabilir. Örneğin, tüm omurgalı embriyoları, gelişimlerinin bazı noktalarında, anüsün gerisinde uzanan bir kuyruğa sahiptir, ve gırtlak kısmında farinjeal cepler bulunmaktadır (**Şekil 22.16**). Gırtlak kısmındaki bu homolog cepler, sonunda, çok farklı işlev gören yapılara gelişirler; örneğin balıklarda solungaç olarak, insanda ve diğer memelilerde gırtlak ve kulağın kısımları olarak farklılaşırlar.

En ilginç homolojilerin bazıları, organizma için herhangi bir önemi olmayan, "kalıntı halindeki" bu gereksiz **körelmiş yapılardır**. Körelmiş yapılar, bir zamanlar atasal organizmalarda önemli işlevler görmüş olan yapıların kalıntılarıdır. Örneğin, bazı yılanların iskeletlerinde, yürüyen atalarının kalça kemeri ve bacak kemikleri körelmiş olarak varlığını sürdürmektedir. Bir diğer örnek, mağara balıklarının kör olan türlerinde pullar altına gömülmüş olan göz kalıntılarıdır. Eğer yılanlar ve kör mağara balıkları, diğer omurgalı hayvanlardan ayrı bir kökene sahip olmuş olsaydı bu körelmiş yapıları görmeyi beklemeyecektik.

Biyologlar, canlılar arasındaki benzerlikleri moleküler düzeyde de gözlerler. Tüm canlılar DNA ve RNA'dan oluşan aynı temel genetik dili kullanır ve genetik kod zaten evrenseldir. Böylece, büyük olasılıkla, ortak atadan gelen tüm türler bu kodu kullandı. Fakat moleküler homolojiler, paylaşılan kodun ötesine uzanmaktadır. Örneğin, insanlar ve bakteriler gibi birbirine benzemeyen organizmalar, çok uzak atadan kalıtılarak gelen genleri paylaşmaktadır. Bu homolog genlerin bazıları, yeni işlevler kazanmışken protein sentezinde (bakınız Şekil 17.17) kullanılan ribozomal alt birimleri kodlayan genler gibi diğerleri orijinal işlevlerini korumuştur. Akraba türlerde homolog genler tamamıyla işlevsel olsa bile, organizmalar için işlevini yitirmiş genlere sahip olma durumu yaygındır. Körelmiş yapılardaki duruma benzer şekilde, öyle görünüyor ki, böyle işlevsel olamayan "yalancı genlerin", mevcut olabilmesi, onların ortak atada bulunmasından dolayıdır.



▲ **Şekil 22.16 Omurgalı embriyolarındaki anatomik benzerlikler.** Embriyonik gelişimlerinin bazı evrelerinde omurgalıların hepsi, anüsün gerisinde konumlanmış bir kuyruğa (postanal kuyruk olarak anılır) ve farinjeal (gırtlak) ceplere sahiptir. Böyle benzerliklerin olmasını, soyların ortak atadan gelmiş olması açıklar.

Homolojiler ve "Evrimsel Ağaç Düşüncesi"

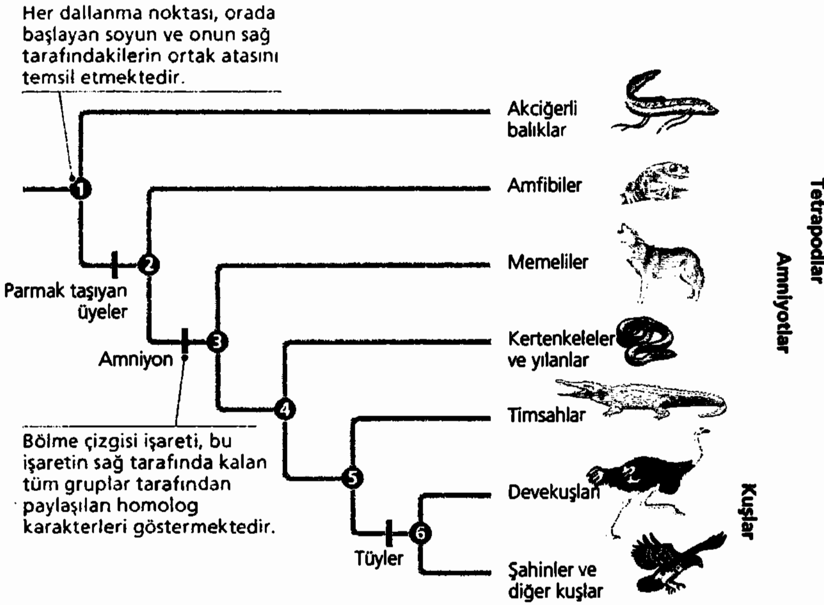
Genetik kod gibi bazı homolog özellikler, çok derinlerdeki atasal geçmişe kadar uzandığından, tüm canlılar tarafından paylaşılmaktadır. Buna zıt olarak daha yakın zamanda ortaya çıkmış homolog özellikler, sadece küçük bir canlı grubu içerisinde paylaşılır. *Tetrapodları* (Yunancada *tetra,* dört, ve *pod,* ayak) düşünün, omurgalılar grubu amfibilerden, memelilerden ve sürüngenlerden (kuşları içine alır-bakınız Şekil 22.17) oluşur. Dört üyelilerin hepsi, parmaklı üyelere (bakınız Şekil 22.15) sahiptir; oysa diğer omurgalılar sahip değildir. Böylece, homolog özellikler iç içe yuvalanma örüntüsü meydana getirir: Tüm canlılar, en derin tabakayı paylaşır; artarda gelen her küçük grup, daha büyük gruplarla paylaştıklarına sahip olduğu kendi homolojilerini ekler. Bu iç içe yuvalanma modeli, ortak atadan gelen değişiklikler taşıyan soylardan gelmesini beklediklerimizle tam tamına uyuşmaktadır.

Biyologlar sıklıkla, ortak atadan gelen soy modelini ve meydana gelen homolojileri **evrimsel ağaç** ile gösterirler. Evrimsel ağaç, canlı grupları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini yansıtan bir diyagramdır. Evrimsel ağaçların nasıl yapıldığını Bölüm 26'da ayrıntılı olarak inceleyeceğiz; fakat şimdilik, böyle ağaçları nasıl kullanacağımızı ve yorumlayacağımızı düşünelim.

Şekil 22.17, dört üyelilerin ve onların en yakın yaşayan akrabaları olan akciğerli balıkların evrimsel ağacıdır. Bu diyagramda her dallanma noktası, kendisinden tüm türlerin türemiş olduğu ortak atayı göstermektedir. Örneğin, akciğerli balıklar ve tüm dört üyeliler, ortak ata ❶'den türemiştir; oysa memeliler, kertenkeleler, timsahlar ve kuşlar, ata ❸'den türemiştir. Beklendiği gibi, ağaç üzerinde görülen üç homoloji – parmaklı üyler, amniyon (koruyucu embriyonik zar) ve tüyler- yuvalanma modeli oluşturur. Parmaklı üyeler, ortak ata ❷'de mevcuttur, bu nedenle o atadan türeyenlerin hepsinde (dört üyeliler) bulunmaktadır. Amniyon sadece ata ❸'de mevcuttur, onun için bu özellik sadece bazı dört üyeliler (memeliler ve sürüngenler) tarafından paylaşılır. Tüyler sadece ortak ata ❻'da mevcuttur; onun için sadece kuşlarda bulunur.

"Evrimsel ağaç düşüncesini" daha ayrıntılı incelediğinizde memelilerin Şekil 22.17'de kuşlara göre amfibilere daha yakın konumlanmış olduğunu göreceksiniz. Sonuç olarak, memelilerin kuşlara göre amfibilere daha yakından akraba olduğu sonucunu çıkarabilirsiniz. Ancak, gerçekte memeliler, amfibilerden ziyade kuşlara daha yakın akrabadır; çünkü memeliler ve kuşlar daha yakın zamandaki ortak atayı (ata ❸) paylaşırken, memeliler ve amfibiler daha uzak atayı (ata ❷) paylaşmaktadır. Ata ❷, kuş ve amfibilerin de günümüze en yakın ortak atasıdır, bu durum, memelileri ve kuşları amfibilere eşit olarak akraba yapar. Son olarak, Şekil 22.17'deki evrimsel ağacın, gerçek tarihleri değil, evrimsel olayların göreceli olarak zamanlamasını gösterdiğini not ediniz. Böylece ata ❷'nin ata ❸'den daha önce yaşamış olduğu sonucunu çıkarabiliriz; fakat, ne zaman olduğunu bilemeyiz.

Evrimsel ağaçlar, türemiş canlı soyları hakkında şimdilik bildiklerimizi özetleyen hipotezlerdir. Bu akrabalık ilişkilerine olan güvenimiz, herhangi diğer hipotezlerde olduğu gibi, destekleyici verilerin gücüne bağlıdır. Şekil 22.17'deki durumda, ağaç, hem anatomik ve hem de DNA sekansı verilerini içeren birbirinden bağımsız veri setleriyle desteklenmektedir. Sonuç olarak, biyologlar, bu ağacın evrimsel geçmişi tam olarak yansıttığından emindir. Bölüm 26'da göreceğiniz gibi, bilim insanları, böyle iyi-desteklenmiş evrimsel ağaçları, canlılar hakkında özgül ve bazen de sürpriz tahminler yapmak için kullanabilirler.

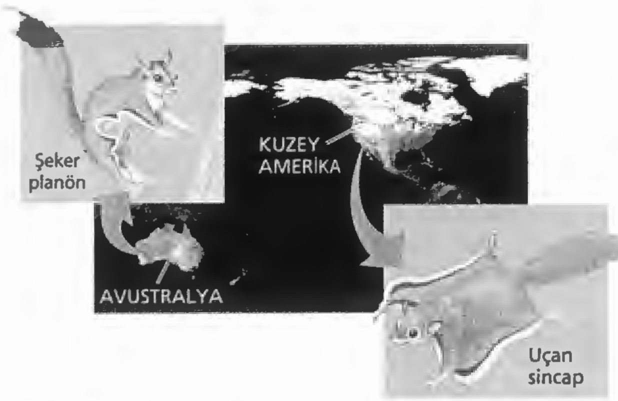


▲ **Şekil 22.17 Ağaç planlama: bir evrimsel ağaçta sağlanan bilgi.** Dört üyeliler ve onların yaşayan en yakın akrabaları olan akciğerli balıklar için hazırlanmış bu evrimsel ağaç, anatomik ve DNA sekansı verileri üzerine dayandırılmıştır. Mor çubuklar, her biri sadece bir kez ortaya çıkmış olan üç önemli homolojinin ortaya çıktığına işaret etmektedir. Kuşlar, köken almış oldukları sürüngenler içersinde yuvalanmıştır; onun için, "sürüngen" dediğimiz canlı grubu, teknik olarak kuşları da içermektedir.

? *Timsahlar kertenkelelere mi kuşlara mı daha yakın akrabadır? Cevabınızı açıklayınız.*

Benzerliğin Farklı Nedeni: Konvergent Evrim"

Yakından akraba olan canlılar, ortak ata nedeniyle özellikleri paylaşmasına karşın, uzaktan akraba canlılar, **konvergent evrim** denen farklı bir nedenden dolayı birbirlerine benzerlik gösterebilir. Konvergent evrim, farklı soy hatlarında benzer özelliklerin birbirinden bağımsız olarak evrimidir. Çoğu Avustralya'da yaşayan keseli memelileri düşünün. Keseli memeliler, büyük çoğunluğu Avustralya'da yaşar ve diğer memeli grubundan – Eutheria (pla-



▲ **Şekil 22.18 Konvergent evrim.** Havada süzülerek uçma yeteneği, birbirinden uzaktan akraba olan bu iki memeli hayvan türünde, birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.

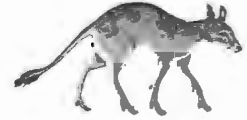
sentalı memeliler)- farklıdırlar. (Plasentalı memeliler, embriyonik gelişimlerini rahim içerisinde tamamlar; oysa keseli memeliler, embriyo olarak doğarlar ve gelişimlerini vücut dışındaki bir cep içerisinde tamamlarlar). Avustralya'da yaşayan bazı keseliler (Marsupialia), yüzeysel benzer adaptasyonlarıyla plasentalı memelilere benzerlik gösterir. Örneğin, Avustralya'da ormanlarda yaşayan bir keseli hayvan olan şeker planör, Kuzey Amerika'daki ormanlarda yaşayan plasentalı memeli hayvan olan uçan sincaplara yüzeysel olarak büyük benzerlik gösterir (**Şekil 22.18**). Fakat, şeker planör, kendisini keseli yapan pek çok karaktere sahiptir ve hem kangurulara hem de Avustralya'nın diğer keselilerine uçan sincaplar ve diğer plasentalı memelilerden çok daha yakın akrabadır. Bir kez daha, evrim anlayışımız, bu gözlemleri açıklayabilir. Onlar farklı atalardan bağımsız olarak evrimleşmiş olmalarına karşın, bu iki memeli, benzer çevrelere benzer şekilde uyum sağlamıştır. Türlerin, konvergent evrimden dolayı paylaştıkları özellikler arasındaki benzerliklere homolog değil **analog** denir. Analog özellikler, ortak atayı değil benzer işlevi paylaşırlar; oysa homolog özellikler, ortak atayı paylaşır ve benzer işlevi paylaşması şart değil.

Fosil Kayıtları

Evrim için kanıtların üçüncü tipi, fosillerden gelir. Bölüm 25'de ayrıntısıyla tartışıldığı gibi, fosil kayıtları, geçmişteki canlıların günümüzde yaşayan canlılardan farklı olduğunu ve birçok türün ortadan kalkmış olduğunu göstermek suretiyle evrimleşmeyi belgeler. Fosiller aynı zamanda, çeşitli canlı gruplarında ortaya çıkmış olan evrimsel değişiklikleri de gösterir. Olası yüzlerce örnekten birini verecek olursak, araştırmacılar fosil dikence balığındaki pelvik kemiğin büyüklüğünün bir takım farklı göllerde zamanla büyük ölçüde indirgendiğini saptadılar. Bu değişikliğin tutarlı doğası, pelvik kemiğin büyüklüğündeki indirgenmenin doğal seçme tarafından yönetilmiş olabileceğini akla getirmektedir.

Fosiller, canlıların yeni gruplarının kökenlerini aydınlatabilir. Buna bir örnek, balinaları, yunusları ve fokları içeren memeli takımı olan Cetacea'nin fosil kayıtlarıdır. Bu fosillerin bazıları, DNA verilerine dayalı hipotez desteklemede beklenmedik bir hat sağladı: Cetacea üyeleri, geyikleri, domuzları, develeri ve sığırları içeren bir grup olan çift-toynaklılarla çok yakından akrabaydı (**Şekil 22.19**). Fosiller, Cetacea'nın kökeni hakkında başka ne anlatabilir? En ilk Cetacea mensupları 50-60 milyon yıl önce yaşamıştır. Fosil kayıtlar, bu tarihten öncesine kadar çoğu memelinin karasal ortamlarda yaşadığına işaret etmektedir. Bilim insanları, balinalar ve diğer Cetacea üyelerinin karasal memelilerden köken aldığını uzun süre önce anlamış olmalarına karşın, Cetacea mensuplarındaki üyelerin zaman içerisinde nasıl değişerek nihayetinde, arka üyelerin kaybına ve balina yüzgeçlerinin ve kuyruğunun gelişimine yol açtığını gösteren birkaç fosil bulunmuştur. Bununla birlikte, son birkaç on yıl içerisinde, Pakistan, Mısır ve Kuzey Amerika'da dikkat çekici fosil serileri keşfedildi. Bu fosiller, günümüzde yaşayanlar ile atasal Cetacea üyeleri arasındaki boşlukların bir kısmını doldurarak karasal yaşamdan denizel yaşama geçişin basamaklarını belgelemektedir (**Şekil 22.20**, bir sonraki sayfada).

Topluca, son fosil bulguları, yeni türlerin oluşumunu ve memelilerin büyük bir grubu olan Cetacea üyelerinin kökenini belgelemektedir. Bu bulgular, aynı zamanda, Cetacea ve onların yaşayan yakın akrabalarının (su aygırları, domuzlar, geyikler ve diğer çift-toynaklılar) aralarında, *Diacodexis* gibi ilkin çift-toynaklılar ve *Pakicetus*'dakine göre çok daha büyük farklılıkların olduğunu göstermektedir. Benzer modeller, memelileri (bakınız Bölüm 25), çiçekli bitkileri (bakınız Bölüm 30) ve dört üyelileri (bakınız Bölüm 34) kapsayan, canlıların diğer yeni ana gruplarının kökenlerini belgeleyen fosillerde de görülmektedir. Bu durumların her bi-



▲ ***Diacodexis*, ikl toynaklı ilkin bir hayvan.**

Çoğu memeli — **Cetacea üyeleri ve çift toynaklar**



(a) *Canis* (köpek)



(b) *Pakicetus*

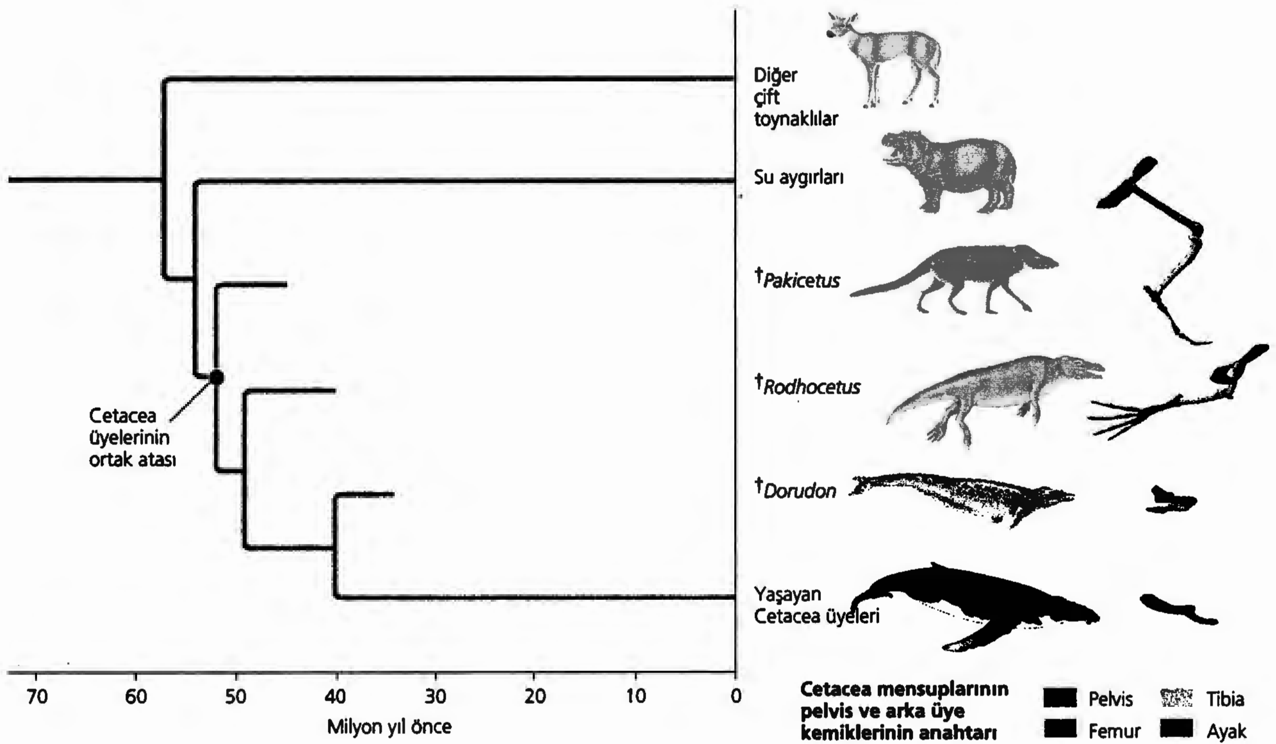


(c) *Sus* (domuz)



(d) *Odocoileus* (geyik)

▲ **Şekil 22.19 Ayak bileği kemikleri: bulmacanın bir parçası.** Astragalusun (ayak bileği kemiğinin bir çeşidi) günümüz ve fosil örneklerinin karşılaştırılması, Cetacea mensuplarının çift toynaklı memelilerle yakından akraba olduğuna ilişkin yeni kanıt sağlamaktadır. **(a)** Çoğu memelide, astragalusun biçimi köpektekine benzer; bir ucunda çifte tümsek vardır (kırmızı oklar ile işaret edilmiştir), karşı uçta ise yoktur (mavi ok). **(b)** Fosiller, ilkin Cetacea mensubu olan *Pakicetus*'un, her iki ucunda da çifte tümseği olan astragalusa sahip olduğunu göstermektedir; ayrıca, astragalusun bu özgün biçimi, sadece çift-toynaklı memelilerde bulunmaktadır. Domuzda **(c)** ve geyikteki **(d)** bu kemiğin şekli, yukarıdaki gibidir.



▲ **Şekil 22.20 Denizel yaşama geçiş.** Çok miktarda kanıt, Cetacea mensuplarının karasal ortamda ortaya çıkmış olduğunu desteklemektedir. Fosiller, *Pakicetus*, *Rodhocetus* ve *Dorudon* gibi soyu tükenmiş Cetacea atalarının pelvisinde ve arka üyelerinde, zamanla küçülme olduğunu belgelemektedir. DNA sekansı verileri, Cetacea mensuplarının en yakın akrabalarının suaygırları ve çift-toynaklı memeliler olduğunu ileri süren hipotezi desteklemektedir.

? *Cetacea mensuplarının evrimi sırasında, arka üye yapısındakii değişiklikler mi yoksa balina kuyruğunun ortaya çıkması mı daha önce olmuştur?*

rinde fosil kayıtlar, modifikasyonlu soyların zaman içerisinde akraba canlı gruplar ile aralarında gittikçe artan büyük farklılıklar meydana geldiğini, sonuç olarak da bugün gözlemlediğimiz canlı çeşitliliğinin ortaya çıktığını göstermektedir.

Biyocoğrafya

Evrim için kanıtların dördüncü tipi, türlerin coğrafik dağılımı olan **biyocoğrafyadan** gelir. Canlıların coğrafik dağılımı, *kıtaların kayması*, yani zaman içerisinde Dünya'daki kıtaların yavaş hareketini de içeren birçok faktörden etkilenir. Yaklaşık 250 milyon yıl önce, bu hareketler, Dünya'nın kara kütlelerinin tümünü **Pangaea** denen tek bir büyük kıta şeklinde birleştirmişti (bakınız Şekil 25.13). Kabaca 200 milyon yıl önce Pangaea parçalanmaya başladı; bugünkü kıtalar, 20 milyon yıl önce, şimdiki bulundukları yerlerden birkaç yüz kilometre uzakta konumlanmıştı.

Farklı canlı gruplarının fosillerinin nerelerde bulunabileceğini tahmin etmede evrim konusundaki bilgilerimizi ve kıtaların kaymasını kullanabiliriz. Örneğin, bilim insanları, anatomik verilere dayanarak atlar için evrimsel ağaçlar oluşturmuşlardır. Bu ağaçlar ve at fosillerinin yaşları, günümüzdeki at türünün 5 milyon yıl önce Kuzey Amerika'da ortaya çıktığına işaret etmektedir. O zamanda, Kuzey ve Güney Amerika, günümüzdeki konumuna çok yakındı; fakat henüz aralarında bağlantının olmaması atların bu iki kıta arasında gidip-gelmesini zorlaştırdı. Böylece, biz en eski at fosillerinin onların ortaya çıkmış olduğu kıta olan sadece Kuzey Amerika'da bulunması gerektiğini tahmin ederiz. Bu tahmin ve farklı canlı grupları için yapılan benzer tahminlerin, evrim için daha fazla kanıt sağladığı onaylanmıştır.

Evrim konusunda bildiklerimizi, biyocoğrafik verilerin açıklanması için de kullanabiliriz. Örneğin, adalar, genellikle yeryüzünde başka hiçbir yerde bulunmayan **endemik** birçok bitki ve hayvan türüne sahiptir. Henüz, Darwin, *Türlerin Kökeni* isimli eserinde tanımlamış olduğu gibi, çoğu ada türü, en yakın anakaranın ya da komşu adanın türleriyle daha yakından akrabadır. O, adalara en yakın anakaradan gelen türlerin, adalarda kolonize olduğunu ileri sürerek bu gözlemi açıkladı. Bu koloni kurucular, yeni çevre koşullarına uyum sağladıklarında sonunda yeni türlerin oluşmasına yol açarlar. Böyle bir süreç, dünyada birbirinden uzakta yer alan fakat benzer çevre koşullarına sahip iki adayı işgal eden türlerin, neden birbirine yakından akraba türler olmadığını; ve bu türlerin, bu adalara en yakın, ancak çoğunlukla oldukça farklı çevre koşullarına sahip olan anakaranın türleriyle niçin daha yakından akraba olduğunu açıklar.

Darwin'in Canlılar Hakkındaki Görüşü İle İlgili Teori Nedir?

Bazı insanlar, Darwin'in fikirlerinin "sadece bir teori" olduğunu kabul etmezler. Ancak, görmüş olduğumuz gibi, evrim *modeli*- canlıların zaman içerisinde evrim geçirdiğine ilişkin gözlemler- doğrudan belgelenmiş ve pek çok kanıtla desteklenmiştir. Buna ek olarak, Darwin'in evrimleşme *süreci* ile ilgili açıklaması -gözlenen evrimsel değişimin temel nedeninin doğal seçme olduğu- büyük miktardaki veriyi anlamlı kılar. Doğada doğal seçmenin etkileri, gözlemlenebilir ve test edilebilir.

O zaman, evrim hakkındaki teori nedir? Bilimsel anlamda *teori* teriminin anlamı, günlük kullanılan anlamdan çok farklı olduğunu unutmayınız. *Teori* kelimesinin konuşma dilindeki kullanılışı, bilim insanlarının hipotezden kastettiklerine yaklaşır. Bilimde teori, hipoteze göre daha kapsamlıdır. Doğal seçme yoluyla evrimleşme teorisi gibi teori, çok miktarda gözlemden sorumludur, onlara açıklama getirir ve büyük çeşitlilik gösteren olguları bir araya getirerek bütünleştirir. Böyle bütünleştirici bir teorinin öngörüleri, ilave yapılan gözlemlerle ve sürekli gerçekleştirilen deneysel testlerle ayakta kalamadığı sürece yaygın olarak kabul edilmez (bakınız Bölüm 1). Bundan sonraki üç bölüm, doğal seçme yoluyla evrimleşme teorisinin kesinlikle böyle bir özelliğe sahip olduğunu göstermektedir.

Bilim insanlarının şüpheciliği onların, sürekli olarak teorileri test etmesini sağlamakta ve bu durum fikirlerin dogma haline gelmesini önlemektedir. Örneğin, Darwin, evrimi çok yavaş işleyen bir süreç olarak düşünmüş olmasına karşın, biz bunun her zaman doğru olamayacağını şimdi biliyoruz. Yeni türler, nispeten kısa zaman periyodunda (birkaç bin yıl ya da daha az; bakınız Bölüm 24) meydana gelebilir. Ayrıca, bu ünite boyunca inceleyeceğimiz gibi, evrimle uğraşan biyologlar, şimdi, doğal seçmenin evrimden sorumlu tek mekanizma olmadığının farkına varmıştır. Aslında günümüzde evrimi çalışmak, her zamankine göre daha heyecan vericidir; çünkü bilim insanları, doğal seçmeye ve diğer evrimsel mekanizmalara dayanan öngörüleri test etmek için, daha fazla yol bulurlar.

Darwin'in teorisi, canlı çeşitliliğini doğal süreçlere bağlamasına karşın, evrimin çok çeşitlilik gösteren ürünleri, yine de mükemmel ve ilham vericidir. Darwin, *Türlerin Kökeninin* son cümlesinde yazdığı gibi "canlılığın bu görünümünde ihtişam vardır"... [ki onda] sonsuz formlar çok güzel ve çok mükemmel olmuştur; ve evrimleşmişlerdir".

KAVRAM KONTROLÜ 22.3

1. Aşağıdaki ifadenin neden hatalı olduğunu açıklayınız: "MRSA'da ilaç direncini antibiyotikler yaratmıştır"
2. Evrimin, Şekil 22.15'de verilen (a) memelilerin farklı işlevler gören benzer ön üyelerinden ve Şekil 22.18'de gösterilen (b) birbiriyle uzaktan akraba iki memelinin benzer yaşam tarzından nasıl sorumlu olduğunu açıklayınız?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Fosil kayıtlar, dinozorların 200-250 milyon yıl önce ortaya çıktığını göstermektedir. İlkin dinozor fosillerinin coğrafik dağılımının, geniş mi (yani çoğu kıtada) yoksa dar mı (bir ya da sadece birkaç kıtada) olacağını beklersiniz? Açıklayın.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

22 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 22.1

Darwin'in devrimi, genç Dünya'da değişmeyen türlerin yaşadığını savunan geleneksel görüşe meydan okudu (ss. 453-455)

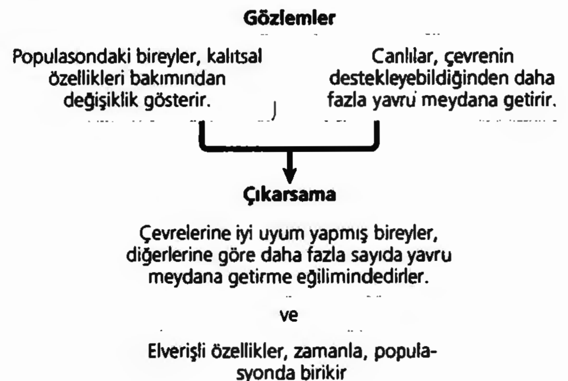
- Darwin, atasal türden, doğal seçme yoluyla, canlı çeşitliliğinin ortaya çıktığını önerdi; bu fikir, hüküm süren görüşlerden ayrıydı.
- **Katastrofizme** (geçmişte ani olarak gerçekleşmiş olaylardan sorumlu mekanizmaların günümüzde çalışmadığını savunan prensip) zıt olarak, Hutton ve Lyell, geçmişte jeolojik değişmeye neden olan mekanizmaların günümüzde de aynı şekilde çalıştığını (**uniformitarianizm**) düşünmüştür.
- Lamarck, türlerin evrimleştiğini varsaydı; fakat, onun önerdiği mekanizma kanıtlar tarafından desteklenmedi.

? *Dünya'nın yaşı Darwin'in evrim hakkındaki fikirleri için neden önemliydi?*

KAVRAM 22.2

Değişiklik taşıyan soylar, doğal seçme yoluyla canlıların adaptasyonlarını, yaşam birliğini ve çeşitliliğini açıklar (ss. 455-460)

- Darwin'in *Beagle* yolculuğu sırasındaki edindiği deneyim, **adaptasyonların** birikmesiyle atasal türlerden yeni türlerin türediği fikrini verdi. O, teorisini birkaç yıllık süre içerisinde iyice arındırdı ve Wallace'ın da aynı fikre ulaştığını öğrenmesinin ardından 1859'da nihayet yayınladı.
- *Türlerin Kökeninde,* Darwin evrimleşmenin **doğal seçme** yoluyla olduğunu önerdi.



? *Aşırı üreme ve kalıtılabilir varyasyonların doğal seçme yoluyla evrimleşmeyle nasıl ilişkili olduğunu açıklayınız.*

KAVRAM 22.3

Evrim, çok güçlü ve fazla miktarda bilimsel kanıtla desteklenmektedir (ss. 460-467)

- Araştırmacılar, birçok çalışmada, uyumsal evrime yol açan doğal seçme olayını doğrudan gözlemlemiştir. *Jadera haematoloma* isimli böcek türünün populasyonu üzerinde ve MRSA üzerinde yapılan çalışmalar buna örnektir.
- Canlılar ortak atadan gelen soylar olmaları nedeniyle özellikleri paylaşırlar (**homolojik**) ya da doğal seçme, bağımsız olarak evrimleşen türleri benzer çevre koşullarında benzer şekilde etkiler (**konvergent evrim**).
- Fosiller, geçmişte yaşamış canlıların günümüzde yaşayan canlılardan farklı olduğunu, birçok türün soyunun tükendiğini, türlerin uzun zaman süreci içerisinde evrimleştiğini göstermektedir; fosiller, aynı zamanda, canlıların yeni ana gruplarının kökenini belgelemektedir.
- Evrim teorisi, biyocoğrafik modeli açıklayabilir.

? *Balinaların karasal ortamda yaşayan memelilerden türediğine ve çift-toynaklı memelilerle yakından akraba olduğuna ilişkin hipotezi destekleyen birbirinden farklı kanıtları özetleyiniz.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdakilerden hangisi, doğal seçmenin dayandığı gözlem ya da çıkarsama *değildir*?
   a. Bireyler arasında kalıtılabilir varyasyonlar vardır.
   b. İyi uyum göstermeyen bireyler hiç bir zaman yavru meydana getirmez.
   c. Türler, çevrenin destekleyebileceğinden daha fazla yavru üretir.
   d. Çevreye daha iyi uyum yapmasını sağlayan kalıtsal özelliklere sahip bireyler, genellikle daha fazla yavru meydana getirecektir
   e. Meydana gelen yavruların sadece bir bölümü yaşamını sürdürebilir.

2. Aşağıdaki gözlemlerden hangisi Darwin'e değişiklik taşıyan soylar kavramını biçimlendirmede yardımcı olmuştur?
   a. Tür çeşitliliği, ekvatordan uzaklaştıkça azalmaktadır.
   b. Adalarda, en yakın ana karadakine göre daha az sayıda tür yaşam sürdürmektedir.
   c. Ana karadan, kuşların durmaksızın uçabileceği maksimum uzaklıktan daha uzakta, yer alan adalarda kuşların bulunabildiği.
   d. Güney Amerika'nın ılıman kuşak bitkileri, Avrupa'nın ılıman kuşak bitkilerinden daha çok Güney Amerika'nın tropik bitkilerine benzerlik göstermesi.
   e. Depremler, kitlesel ortadan kalkmalara yol açarak yaşamı yeniden biçimlendirir.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

3. Bir toplumda *S. aureus* enfeksiyonunu tedavi etmek için, altı aylık bir süre boyunca etkin bir şekilde methicillin kullanılıyor; yeni enfeksiyonların hepsine, MRSA neden olmuştu. Bu sonuç, en iyi şekilde nasıl açıklanabilir?
   a. *S. aureus* aşılara karşı direnç gösterebilir.
   b. Hastalar, başka bir toplumdan gelen MRSA ile enfeksiyona yakalanmıştır.
   c. İlaca cevap olarak *S. aureus*, ilacın hedef aldığı proteinin ilaca dirençli alternatifini yapmaya başlamıştır.
   d. Bazı ilaç-dirençli bakteriler, tedavinin başlangıcında mevcuttu, ve doğal seçme onların frekansını artırmıştır.
   e. İlaç, *S. aureus* DNA'sının değişmesine neden olmuştur.

4. İnsanların ve yarasaların ön üyeleri, oldukça benzer iskelet yapılarına sahiptir; oysa balinalarda buna karşılık gelen kemikler çok farklı biçim ve oranlara sahiptir. Bununla birlikte genetik veriler, bu üç canlı türünün yaklaşık olarak aynı zamanda ortak atadan çeşitlendiğini göstermektedir. Aşağıdakilerden hangisi, bu verileri en iyi şekilde açıklamaktadır?
   a. İnsanlar ve yarasalar, doğal seçme yoluyla evrimleşirken, balinalar Lamarck mekanizmasıyla evrimleşmiştir.
   b. Ön üyelerin evrimi, insanlarda ve yarasalarda uyumsaldır; fakat balinalarda değildir.
   c. Sucul ortamdaki doğal seçme, balinanın ön üye anatomisinde önemli değişikliklerin olmasına yol açmıştır.
   d. Balinadaki genler, insanlar ve yarasalardakine göre daha hızlı değişir.
   e. Balinalar, tam anlamıyla memeli olarak sınıflandırılmaz.

5. Birçok insan genindeki DNA sekansı, şempanzede buna karşılık gelen genin sekansına çok benzer. Bu sonuç için en olası açıklama aşağıdakilerden hangisidir?
   a. İnsanlar ve şempanzeler, nispeten yakın ortak atayı paylaşmaktadır.
   b. İnsanlar şempanzelerden evrimleşmiştir
   c. Şempanzeler, insanlardan evrimleşmiştir
   d. Konvergent evrim, DNA benzerliğine yol açmıştır.
   e. İnsan ve şempanze, yakın akraba değildir.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

6. EVRİMSEL BAĞLANTI

Anatomik ve moleküler özelliklerin çoğunlukla benzer yuvalanma modeline uymalarının nedenini açıklayınız. Ayrıca, buna neden olabilen bir süreci tanımlayınız.

7. BİLİMSEL SORGULAMA

ÇİZİNİZ Böcek öldürücü bir ilaç olan DDT'ye karşı sivrisineklerdeki direnç, ilk kez 1959'da Hindistan'da ortaya çıktı, fakat şimdi dünyanın her yanında direnç görülmektedir. (a) Aşağıdaki tabloda verilen verileri grafik çizerek gösteriniz. (b) Grafiği inceleyerek, sivrisineklerin DDT'ye karşı direncinin neden hızla yükseldiğini açıklayınız. (c) DDT direncinin küresel boyutta yayılış göstermesinin nedenlerine ilişkin açıklama yapınız.

Ay	0	8	12
DDT'ye karşı sivrisinek direnci	%4	%45	%77

Kaynak:C.F.Curtis et al., Selection for and against insecticide resistance and possible methods of inhibiting the evolution of resistance in mosquitoes, *Ecological Entomology* 3:273-287 (1978).

*Eğer, %4'lük DDT dozu alan sivrisinekler 1 saat içerisinde ölmezlerse, dirençli olarak kabul edilirler.

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Çevresel Etkileşimler Bir canlının fiziksel çevresindeki değişikliklerin, evrimsel değişikliklere yol açıp açmayacağını değerlendiren kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazınız. Düşüncenizi destekleyen bir örnek kullanınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

Populasyonların Evrimi



▲ **Şekil 23.1 Bu ispinoz evrimleşiyor mu?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

23.1 Genetik varyasyon evrimin oluşmasını mümkün kılar

23.2 Hardy-Weinberg eşitliği bir populasyonun evrim geçirip geçirmediğini test etmek için kullanılabilir

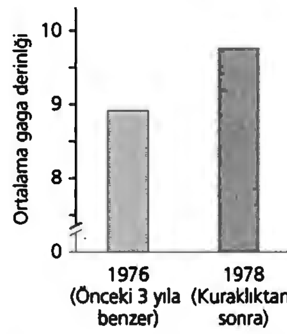
23.3 Doğal seçilim, genetik sürüklenme ve gen akışı bir populasyonda allel frekanslarının değişmesini sağlayabilir

23.4 Doğal seçilim tutarlı biçimde adaptif evrime neden olan tek mekanizmadır

GENEL BAKIŞ

Evrimin En Küçük Birimi

Evrim hakkındaki en yaygın yanlış anlamalardan biri, bireysel olarak organizmaların evrildiğinin sanılmasıdır. Doğal seçilimin bireyler üzerinde etkili olduğu doğrudur: Her organizmanın özellikleri diğer bireylere kıyasla hayatta kalma becerisini ve üreme başarısını etkiler. Ancak doğal seçilimin evrimsel etkisi, zaman içerisinde, organizmalardan oluşan bir *populasyondaki* değişiklikler biçimindedir.



◄ **Şekil 23.2 Seçilimin besin kaynağına bağlı olarak kanıtlanması.** Bu veri orta boylu toprak ispinozlarında 1977 kuraklığından önceki ve sonraki kuşaklarda gaga derinliğini göstermektedir. Gaga boyları değişen koşullar geniş gagalı olan kuşların lehine olmadığı 1983'e kadar büyük kalmıştır.

MasteringBiology'deki Deneysel Sorgulama Eğitimine bakınız.

Orta boylu toprak ispinozu (*Geospiza fortis*) Galápagos Adalarında yaşayan ve tohumla beslenen bir kuş türüdür (**Şekil 23.1**). 1977 yılında Büyük Daphne Adasındaki *G. fortis* populasyonunun büyük bir kısmı uzun süren bir kuraklık sonucu ortadan kalkmıştır: 1200 kuştan yalnızca 180 tanesi hayatta kalmıştır. Araştırmacılar Peter ve Rosemary Grant, kuraklık sırasında küçük ve yumuşak tohumların çok azaldığını gözlemlediler. İspinozlar genellikle daha yaygın bulunan büyük ve sert olan tohumlar ile beslenmekteydiler. Daha geniş ve derin gagaya sahip kuşlar, daha büyük olan bu tohumları kırıp yiyebilmede daha becerikli olduklarından nispeten küçük gagalı ispinozlara göre daha yüksek oranda yaşama şansına sahip oldular. Gaga derinliği, bu kuşlarda kalıtılabilir bir özellik olduğundan *G. fortis*'in sonraki kuşağındaki ortalama gaga derinliğinin kuraklık öncesi populasyona göre daha büyük olduğu tespit edilmiştir (**Şekil 23.2**). İspinoz populasyonu doğal seçilim ile evrimleşmiştir. Ancak ispinozlar *bireysel* anlamda evrimleşmemişlerdir. Her kuş, kuraklık boyunca, daha fazla genişlemeyen kendine özgü boyutta bir gagaya sahiptir. Populasyondaki geniş gagalıların oranı kuşaktan kuşağa arttığından bireysel olarak onu oluşturan üyeler değil populasyonun kendisi evrimleşmiştir.

Populasyonlardaki evrimsel değişimleri incelediğimizde evrimi en küçük birimi olan **mikroevrim** yani kuşaklar boyunca bir populasyondaki allel frekanslarındaki değişim olarak tanımlayabiliriz. Bu bölümün ilerleyen kısımlarında göreceğimiz gibi doğal seçilim mikroevrimin yegâne nedeni değildir. Aslında allel frekansında değişime neden olan üç temel mekanizma vardır: Doğal seçilim, genetik sürüklenme (allel frekanslarını değiştiren şansa bağlı olaylar) ve gen akışı (populasyonlar arasında allellerin transferi). Bu mekanizmaların her biri populasyonların genetik yapısı üzerinde belirgin etkilere sahiptir. Diğer yandan yalnızca doğal seçilim, organizmalar ile onların çevresi arasındaki uyumun sabit biçimde gelişmesini sağlar. Doğal seçilim ve uyumu daha yakından incelemeden önce bir populasyondaki bu süreçlere nasıl önceden hazırlanıldığını yani genetik varyasyonu anlamaya çalışalım.

KAVRAM 23.1

Genetik varyasyon evrimin oluşmasını mümkün kılar

Türlerin Kökeninde Darwin zaman içerisinde Dünyadaki yaşamın evrildiğini temel kanıtlar ile gösterdi ve bu değişimin temel mekanizmasının da doğal seçilim olduğunu önerdi.

Darwin bireylerin kalıtsal özellikleri bakımından farklılık gösterdiğini ve seçilimin bu farklılıklar üzerinde etki ederek evrimsel değişime neden olduğunu gözlemlemişti. Böylece kalıtılabilir özelliklerdeki varyasyonun evrim için önşart olduğunu fark etmişti, ancak organizmaların kalıtılabilir özellikleri yavrularına nasıl geçirebildiklerini tam olarak bilmiyordu.

Darwin *Türlerin Kökenini* yayınladıktan yalnızca birkaç yıl sonra Gregor Mendel bezelye bitkilerindeki kalıtım üzerine sarsıcı bir makale yayınlamıştı (bakınız Bölüm 14). Bu çalışmada Mendel, organizmaların belirgin kalıtılabilir birimleri (bugün genler dediğimiz) yavrularına aktardığı bir kalıtım modelini açıklamaktaydı. Darwin her ne kadar genler hakkında bir şey bilmiyorduysa da Mendel'in çalışması evrimin temel aldığı genetik farklılıkları anlamamızda basamak teşkil etmektedir. Şimdi böylesi genetik farklılıkları ve bunların nasıl meydana geldiğini inceleyelim.

Genetik Varyasyon

Muhtemelen kalabalık bir yerde arkadaşlarınızı ayırt etmekte herhangi bir zorluk çekmemektesiniz. Her insan kendine özgü yapıdadır ve yüz özellikleri, boy ve sesleri birbirinden farklıdır. Gerçekten bireysel varyasyon, tüm türlerde gözlenir. Duyabildiğimiz ve görebildiğimiz farklılıklara ek olarak bireyler moleküler düzeyde de büyük çeşitliliğe sahiptirler. Örneğin bir insanın görüntüsüne bakarak kan grubunu (A, B, AB ya da O) ayırt edemezsiniz; fakat bu ve benzeri başka moleküler özellikler, bireyler arasında değişiklik gösterirler.

Bireysel varyasyonlar, bireyler arasında genler ya da diğer DNA parçacıklarının yapısındaki farklılıklar anlamına gelen **genetik varyasyonu** yansıtırlar. Daha önceki bölümlerde gördüğünüz gibi bazı fenotipik varyasyonlar kalıtsal değildir (Birleşik Devletlerin güney batısında yaşayan tırtıllardaki ilginç örnek için **Şekil 23.3**'e bakınız). Fenotip, kalıtılmış bir genotip ve çeşitli çevresel etkilerin ürünüdür. İnsanlardan örnek verecek olursak vücut geliştiriciler fenotiplerini belirgin bir biçimde değiştirmelerine rağmen iri kaslarını sonraki kuşağa aktaramazlar. Genel olarak fenotipik varyasyonun yalnızca genetik olarak tanımlanabilen kısmı evrimsel sonuçlar doğurabilir. Böyle hallerde genetik varyasyon evrimsel değişimin hammaddesini meydana getirir. Genetik varyasyon olmadan evrim ortaya çıkamaz.

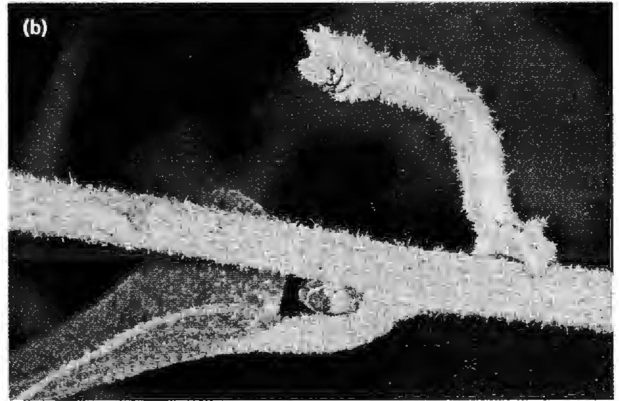
Bir Populasyon İçindeki Varyasyon

Bir populasyonda değişiklik gösteren karakterler ayrık ya da niceldirler. Mendel'in bezelye bitkilerindeki mor ya da beyaz çiçek rengi gibi (bakınız Şekil 14.3) *ayrık karakterler* o ya da bu temelinde gruplandırılırlar (her bitkideki çiçekler mor ya da beyazdır). Pek çok ayrık karakter ayrı fenotipleri meydana getiren farklı allelleri içeren tek bir gen lokusu ile tanımlanır. Ancak çoğu kalıtsal varyasyon bir populasyonda dizisel bir şekilde görülen *nicel karaktere* sahiptir. Kalıtılabilen nicel varyasyon tek bir fenotipik karaktere etki eden iki ya da daha fazla genden ortaya çıkar.

Hem ayrık hem de nicel karakterler için biyologlar belirli bir populasyonda ne kadar genetik varyasyon olduğunu anlamaya ihtiyaç duyarlar. Genetik varyasyonu tüm gen düzeyinde (*gen çeşitliliği*) ve DNA'nın moleküler düzeyinde (*nükleotid çeşitliliği*) ölçebiliriz. Gen çeşitliliği, heterozigot olan lokusların ortalama oranı olan **ortalama heterozigotluk** ile nitelendirilebilir. (Heterozigot bir bireyin belirli bir lokusta iki farklı alleli varken homozigot bir bireyin bu lokus için iki özdeş allell olduğunu hatırlayalım.) Örneğin ortalama olarak bir sirke sineği *Drosophila melanogaster* 13.700 lokusunun 1.920'si bakımından (%14) heterozigotken tüm kalanlar açısından homozigottur. Bu nedenle bir *D. melanogaster* populasyonunun ortalama heterozigotluğunun %14 olduğunu söyleyebiliriz. Bu ve başka birçok türlerdeki analizler bu ölçüde genetik varyasyonun, evrimsel bir değişiklikle sonuçlanacak doğal seçilimin işleyebileceği yeterli miktarda hammaddeyi sağladığını göstermiştir.

Bilim insanları gen çeşitliliğini tespit ederken heterozigot lokusları nasıl ayırt etmektedirler? Bunun için kullanılan bir yöntem jel elektroforezi (bakınız Şekil 20.9) ile genlerin ürünleri olan proteinleri izlemektir. Ancak bu yaklaşım proteinin aminoasit sekansını (bakınız Şekil 17.24) değil yalnızca bir genin DNA sekansını değiştiren sessiz mu-





▲ **Şekil 23.3 Kalıtsal olmayan varyasyon.** Nemoria arizonaria türü güvelerin tırtılları, farklı görüntülerini genotiplerindeki farklılıklara değil besinleri içerisinde bulunan kimyasallara borçludurlar. Meşe çiçekleriyle beslenen tırtıllar çiçeklere benzerken **(a)**, meşe yapraklarıyla beslenen özdeşleri meşe dallarına benzerler **(b)**.

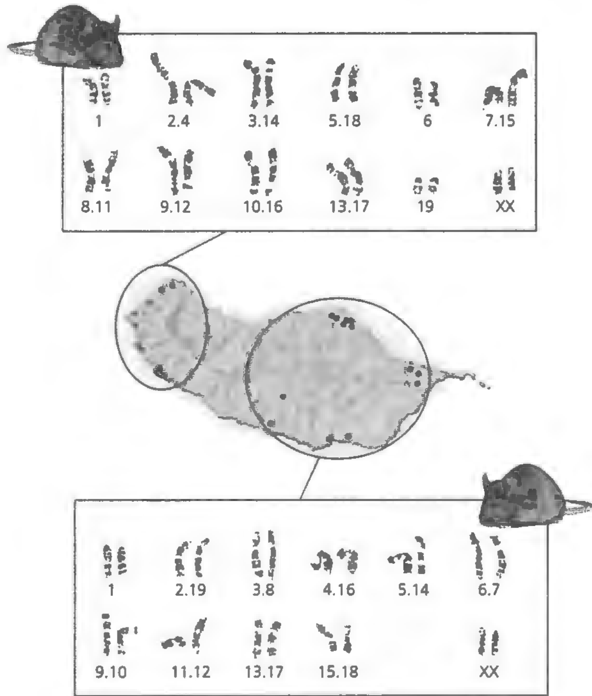
tasyonları tespit edememektedir. Ortalama heterozigotluğu saptarken böylesi sessiz mutasyonları dâhil etmek isteyen araştırmacılar PCR temelli yöntemler ve parçacık analizleri gibi başka yaklaşımları da kullanmak zorundadırlar (bakınız Bölüm 20).

Nükleotid çeşitliliğini ölçmek için biyologlar bir populasyondaki iki bireyin DNA dizilerini karşılaştırmakta ve daha sonra böyle çok sayıda karşılaştırmanın ortalamasını almaktadırlar. *D. melanogaster*'in genomu yaklaşık 180 milyon nükleotidden oluşmaktadır ve iki sirke sineğinin dizisi nükleotidlerin ortalama olarak 1.8 milyonu (%1) bakımından değişiklik göstermektedir. Diğer bir deyişle *D. melanogaster* populasyonlarının nükleotid değişkenliği yaklaşık olarak %1'dir.

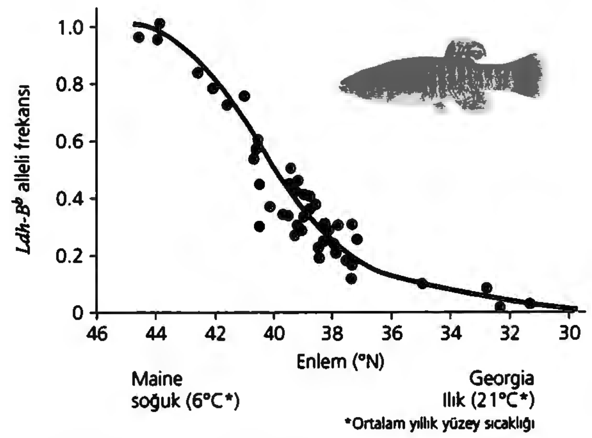
Bu örnekte görüldüğü gibi gen çeşitliliği nükleotid çeşitliliğinden fazla olma eğilimindedir. Peki ama neden? Hatırlanırsa tek bir gen binlerce nükleotidden meydana gelebilmektedir. Bu nükleotidlerden yalnızca tek bir tanesinde oluşabilecek bir değişiklik bu genin iki farklı allelini oluşturarak gen çeşitliliğini artırabilir.

Populasyonlar Arasındaki Varyasyon

Bir populasyonun kendi içinde gözlenen varyasyon dışında türler ayrı populasyonların genetik yapısındaki farklılıklara yani **coğrafik varyasyona** da sahip olabilirler. **Şekil** 23.4'te Atlantik'teki Mader Adasındaki dağlar ile birbirinden ayrılan fındık faresi (*Mus musculus*) populasyonlarındaki coğrafik varyasyon gösterilmiştir. 15. yüzyılda Portekizli yerleşimciler tarafından yanlışlıkla getirilen farelerden, çok sayıda fare populasyonu birbirinden izole olarak evrimleşmiştir. Araştırmacılar bu izole populasyonların karyotiplerinde (kromozom takımları) farklılıklar tespit etmişlerdir. Bir takım populasyonlarda bazı kromozomlar kaynaşmıştır. Ayrıca kaynaşık kromozomların yapısı bir populasyondan diğerine farklılık göstermektedir. Bu kromozom seviyesindeki değişiklikler genleri etkilemediğinden farenin genel görünüşündeki fenotipik etkiler de nötr olmaktadır. Bu populasyonlar arasındaki varyasyon doğal seçilimden çok, şans etkisi sonucu (sürüklenme) ortaya çıkmıştır.



▲ **Şekil 23.4 Madeira'daki izole fare populasyonlarında coğrafik varyasyon.** Sayı ile gösterilen çiftler kaynaşmış kromozomları ifade etmektedir. Örneğin "2.4" 2 ve 4 nolu kromozomların kaynaştığını göstermektedir. Haritada mavi noktalar ile gösterilen bölgelerdeki farelere ait kaynaşmış kromozom takımları mavi kutuda, kırmızı nokta ile gösterilen alanlardaki kaynaşmış kromozom takımı ise kırmızı kutuda gösterilmiştir.



▲ **Şekil 23.5 Sıcaklık ile belirlenen bir klin.** Sürü balıklarında laktat dehidrogenaz-B (metabolizmada fonksiyon göstermektedir) enziminden sorumlu *Ldh-B*^{b} allelinin frekansı Maine'den Georgia'ya gittikçe örneklenen balıklarda giderek azalmaktadır. *Ldh-B*^{b} alleli enzimin diğer versiyonlarına göre soğuk suda daha iyi katalizörlük yapan farklı bir enzim formunu kodlamaktadır. *Ldh-B*^{b} alleline sahip bireyler diğer allellere sahip bireylere göre soğuk suda daha hızlı yüzebilmektedirler.

Coğrafik varyasyonun diğer örnekleri bir coğrafik eksen boyunca belirli bir karakter boyunca kademeli değişim anlamına gelen **klin** biçiminde görülebilir. Bazı klinler, sürü balığında (*Fundulus heteroclitus*) soğuğa dayanıklılık alleli frekansına sıcaklığın etkisinin yukarıdaki şekilde de açıklandığı gibi bir çevresel değişkenin kademeli etkisiyle de ortaya çıkabilir. Şekil 23.5'teki ve benzeri klinler muhtemelen doğal seçilim sonucu oluşmuşlardır, zaten allelin frekansı ile çevresel değişkenin yakın ilişkisini açıklayacak başka bir neden de bulunmamaktadır. Ancak seçilim belirli bir lokusta çoklu alleller varsa iş görebilir. Allellerdeki böylesi varyasyonlar değişik şekillerde ortaya çıkabilirler.

Genetik Varyasyonun Kaynakları

Evrimin dayandığı genetik varyasyon mutasyon, gen duplikasyonu ya da yeni alleller ve yeni genler oluşturan diğer süreçlerden köken alır. Hızlı üreyen organizmalarda pek çok yeni genetik değişken çok kısa sürede oluşturulabilir. Eşeyli üremede ortaya çıkan genler yepyeni biçimlerde düzenlediği için genetik varyasyon ile sonuçlanabilirler.

Yeni Allellerin Oluşumu

Bölüm 17 ve 21'de açıklandığı gibi yeni alleller **mutasyon** yani bir organizmanın DNA'sındaki nükleotid sekansındaki bir değişiklik ile meydana gelebilir. Mutasyon kör karanlıkta rastgele ateş etmek gibidir. Yani DNA'nın hangi segmentlerinin değişeceğini ya da bunun hangi yol ile olacağını kestirmek mümkün değildir. Çok hücreli organizmalarda yalnızca gametleri meydana getiren hücrelerdeki mutasyonlar yavrulara aktarılabilir. Bitki ve mantarlarda pek çok başka hücre gametleri meydana getirebildiğinden tahmin edilebileceği gibi bu kadar sınırlı değildir (bakınız Şekiller 30.6 ve 31.17). Ancak birçok hayvanda mutasyonların büyük çoğunluğu somatik hücrelerde meydana gelir ve birey öldüğünde yok olurlar.

Orak hücre anemisi hastalığında olduğu gibi "nokta mutasyonu" adı verilen ve tek bir gendeki bir bazda küçük bir değişim fenotip üzerinde çok belirgin etkilere neden olabilir (bakınız Şekil 17.23). Organizmalar binlerce kuşak boyunca seçilime uğrarlar ve bu nedenle fenotipleri çevreleri ile yakın bir uyum halindedir. Sonuç olarak, yeni bir mutasyonun fenotipi değiştirmesine çok sık rastlanmaz. Hatta böylesi mutasyonların çoğu da az çok zararlıdır. Ancak ökaryotik genomlardaki DNA'nın çoğu protein ürünleri kodlamazlar ve böylesi kodlamayan bölgelerdeki nokta mutasyonlar sıklıkla zararsızdır. Ayrıca genetik koddaki gereksiz bölümler yüzünden bir gende bir nokta mutasyon oluşsa bile eğer aminoasit yapısında bir değişiklik yok ise proteinin fonksiyonu üzerinde hiçbir etkisi görülmez. Hatta aminoasitlerde bir değişiklik oluşsa bile bu durum proteinin biçim ve fonksiyonunu etkilemeyebilir. Diğer yandan bu bölümün ilerleyen kısımlarında anlatılacağı gibi bir mutant allel nadir hallerde onu taşıyanın üreme başarısını etkileyerek çevreye uyumunu artırabilir.

Gen Sayısının ya da Konumunun Değişmesi

Birçok lokustaki kayıp, ekleme ya da düzenlenme şeklindeki kromozomal değişiklikler genellikle zararlıdır. Diğer yandan böylesi büyük çaptaki değişiklikler genler üzerinde etkili değilse bunların organizmalara etkisi nötr olabilir (Şekil 23.4'te anlatılan Mader farelerindeki durum gibi). Nadir hallerde kromozomal düzenlenmeler faydalı bile olabilir. Örneğin bir kromozomun bir parçasının farklı bir kromozoma translokasyonu olumlu bir etki ile sonuçlanacak biçimde DNA parçacıklarını birbirine bağlayabilir.

Önemli bir varyasyon kaynağı da mayoz sırasındaki hatalara bağlı olarak genlerin duplikasyonları (eşit olmayan krossing over gibi), DNA replikasyonu sırasındaki kayıplar ya da yerini değiştirebilen elementlerin aktiviteleridir (bakınız Bölümler 15 ve 21). Diğer kromozomal değişikliklerde olduğu gibi büyük kromozom parçacıklarındaki duplikasyonlar, sıklıkla zararlıyken DNA'nın daha küçük bölümlerindeki duplikasyonlar öyle olmayabilir. Olumsuz etkileri olmayan gen duplikasyonları kuşaklar boyunca korunabilirler ve böylece mutasyonlar meydana gelebilir. Sonuçta yeni genler ile genişlemiş bir genom yeni fonksiyonlara sahip olabilir.

Gen sayısındaki böylesi faydalı artışlar evrimde önemli rol oynarlar. Örneğin memelilerin uzak akrabalarında kokuları ayırt etmekte gerekli tek bir gen bulunurken bu daha sonra defalarca duplike olmuştur. Sonuç itibari ile günümüzde yaşayan insanlarda yaklaşık 1.000 ve farelerde de 1.300 kadar koku reseptörü genleri bulunmaktadır. Koku genlerindeki bu belirgin artış, muhtemelen ilkin memelilerin birçok farklı koku arasında kötü kokuları ayırt etmesini temin etmiştir. Yakın zamanda ise mutasyonlar sonucu insanlar koku reseptörü genlerinin %60'ını yitirmişken farelerdeki kayıp yalnızca %20 düzeyindedir. İnsan ve farelerdeki mutasyon oranları benzediğinden, bu farklılık farelerde koku genlerinin inaktivasyonu üzerinde etkili olan seçilim baskısı sonucu ortaya çıkmış görünmektedir. Hassas bir koku duyusu, insan ile kıyaslandığında fareler için daha önemlidir.

Hızlı Üreme

Mutasyon oranları bitki ve hayvanlarda düşük olma eğilimindedir, kuşak başına her 100.000 gende bir mutasyon olacak biçimdedir ve prokaryotlarda bu daha da düşüktür. Ancak prokaryotlarda yeni kuşaklar tipik olarak daha hızlı oluşur. Böylece mutasyonlar bu organizma populasyonlarındaki genetik varyasyonu daha hızlı meydana getirebilirler. Aynı durum virüsler için de geçerlidir. Örneğin HIV'in kuşak süresi yaklaşık iki gündür. Ayrıca konak hücrelerde RNA tamir mekanizması bulunmadığı için tipik bir DNA genomuna göre daha hızlı mutasyona sahip bir RNA genomu vardır (bakınız Bölüm 19). İşte bu nedenden dolayı HIV üzerine tek bir ilaç uygulamasının etkili olması beklenmez, zira belirli bir ilaca karşı direnç meydana getiren virüsün mutant formları kuşkusuz çok kısa bir sürede oluşacaktır. Günümüzde en etkili AIDS tedavileri çok farklı ilaçların kombine edildiği ilaç "kokteylleri" biçiminde olanlarıdır. Kullanılan *tüm* ilaçlara karşı kısa bir zaman içerisinde direnç oluşturacak çoklu mutasyonların oluşma olasılığı daha düşüktür.

Eşeyli Üreme

Eşeyli üreyen organizmalarda bir populasyondaki genetik varyasyonun çoğu her bir bireyin ebeveynlerinden aldığı allellerin benzersiz kombinasyonları sonucu meydana gelir. Elbette, nükleotid düzeyinde bu alleller arasındaki tüm farklılıklar geçmiş mutasyonlardan ve yeni alleller oluşturabilecek başka süreçlerden köken alır. Ancak ortaya çıkan allellerin karıştırılmasında ve bireysel genotiplerin rastlantısal olarak ortaya çıkartılmasında asıl etkili olan mekanizma eşeyli üremedir.

Bölüm13'te de anlatıldığı gibi bu karışımdan üç mekanizma sorumludur: krosover, kromozomların bağımsız açılımı ve döllenme. Mayoz sırasında her biri bir ebeveynden kalıtılan homolog kromozomlar krossing over ile bazı allellerini değiş tokuş ederler. Bu homolog kromozomlar ve taşıdıkları alleller daha sonra gametlere rastgele biçimde dağıtılır. Ardından bir populasyonda ortaya çıkabilecek çok sayıda olası eşleşme kombinasyonları yüzünden döllenme farklı genetik arka plana sahip gametleri bir araya getirir. Bu üç mekanizmanın birleşik etkisi ile eşeyli üreme her kuşakta yeni kombinasyonlar meydana getirerek mevcut allellerin yeniden düzenlenmesi yolu ile evrimi mümkün kılan genetik çeşitliliğin büyük kısmını meydana getirir.

KAVRAM KONTROLÜ 23.1

1. (a) Bir populasyon içinde genetik varyasyonun evrim için neden öncül gerekli olduğunu açıklayınız. (b) Populasyonlar arasında hangi faktörler genetik farklılıklar oluşturabilirler?
2. Bir populasyonda meydana gelen mutasyonların tamamı düşünüldüğünde bunların neden yalnızca küçük bir parçası yaygınlık gösterir?
3. **BAĞLANTI KUR** Eğer bir populasyon eşeyli üremeyi durdurur ise (ancak halen eşeysiz olarak ürüyorsa) zaman içerisinde genetik çeşitliliği nasıl etkilenecektir? Açıklayınız. (bakınız Kavram 13.4 ss 257-259.)

İlgili yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 23.2

Hardy-Weinberg eşitliği bir populasyonun evrim geçirip geçirmediğini test etmek için kullanılabilir

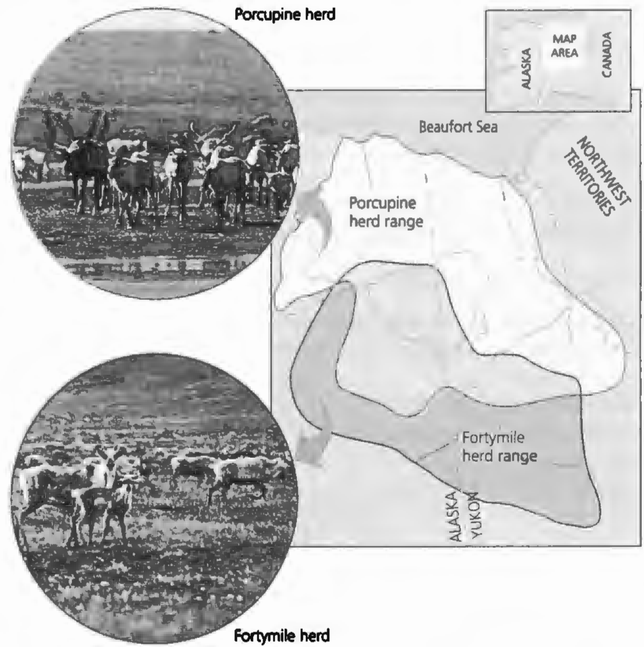
Bir populasyondaki bireyler evrimin meydana gelebilmesi için genetik olarak farklılık göstermek zorunda olsalar da genetik varyasyonun mevcudiyeti bir populasyonun evrileceğini garanti etmez. Bunun olabilmesi için evrime neden olan etkenlerden bir tanesinin işlev görüyor olması gerekir. Bu bölümde bir populasyonda evrimleşmenin meydana gelip gelmediğini test edebilmenin bir yolunu inceleyeceğiz. Bu süreçte ilk etapta populasyon demekle neyi kastettiğimizi açıklığa kavuşturalım.

Gen Havuzları ve Allel Frekansları

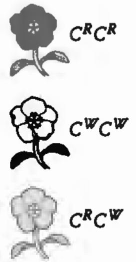
Bir **populasyon** aynı alanda yaşayan ve kendi aralarında eşleşerek verimli döller oluşturabilen aynı türe ait bireylerden oluşan bir gruptur. Tek bir türün farklı populasyonları birbirlerinden coğrafik olarak izole olabilirler ve bu nedenle de genetik materyalin değiş tokuşu oldukça nadir olabilir. Böylesi izolasyonlar birbirlerinden oldukça uzak adalarda ya da farklı göllerde yaşayan türlerde oldukça yaygındır. Ancak tüm populasyonlar birbirlerinden izole olmadıkları gibi pek çok populasyon arasında da keskin sınırlar bulunmaz (**Şekil 23.6**). Öte yandan bir populasyonun üyeleri tipik olarak birbirleri ile eşleştiklerinden ortalama olarak diğer populasyonun üyelerine göre daha yakın akrabadırlar.

Bir populasyonun genetik yapısını, populasyonun tüm üyelerindeki her lokusun taşıdığı her tipten allelin bütün kopyalarının meydana getirdiği **gen havuzu** ile tanımlayabiliriz. Bir populasyonda belirli bir lokus için yalnızca tek bir allel bulunuyorsa bu allelin gen havuzunda *fikse* olduğu ve tüm bireylerin bu allel bakımından homozigot olduğu söylenebilir. Ancak bir populasyonda belirli bir lokus için iki ya da daha fazla allel varsa, bireyler homozigot ya da heterozigot olabilirler.

Her allelin populasyonda bir frekansı (oranı) bulunur. Örneğin bir lokusta çiçek pigmentlerini kodlayan C^R ve C^W olmak üzere iki allele sahip 500 bitkiden oluşan bir yaban çiçeği populasyonu düşünelim. Bu alleller, eksik baskınlık (bakınız Şekil 14.10) göstersinler; yani her genotip ayrı bir fenotip oluştursun. C^R alleli bakımından homozigot olan bitkiler (C^RC^R) kırmızı pigment oluşturduklarından kırmızı çiçekleri olsun; C^W alleli bakımından homozigot olan bitkiler (C^WC^W) kırmızı pigment oluşturmadıkları için beyaz çiçekleri olsun ve heterozigotlar da (C^RC^W) biraz kırmızı pigment oluşturduklarından çiçekleri pembe olsun.



▲ **Şekil 23.6 Bir tür, iki populasyon.** Yukon'da bulunan bu iki karibu populasyonu birbirlerinden tamamen izole olmamışlardır, bazen aynı alanı paylaşmaktadırlar. Buna rağmen her iki populasyonun üyeleri de kendi populasyonundaki bireyler ile eşleşme eğilimindedirler.



Bu populasyonda 320 bitkinin kırmızı çiçekleri, 160 bitkinin pembe çiçekleri ve 20 bitkinin de beyaz çiçekleri olduğunu düşünelim. Bunlar diploit organizmalar oldukları için 500 bireyden oluşan bir populasyonda çiçek renginden sorumlu genin toplam 1000 kopyası bulunacaktır. C^R alleli bu kopyaların 800 tanesine sahiptir (320 × 2=640 C^RC^R bitkileri için, artı 160 × 1=160 C^RC^W bitkileri için).

İki allele sahip bir lokus üzerinde çalışırken, bir allelin frekansını ifade etmede p harfi, diğer allelin frekansını ifade etmek için de q harfini kullanmak geleneksel leşmiştir. Böylece p, yani bu populasyonun gen havuzundaki C^R allelinin frekansı 800/1000 = 0.8 = %80'dir. Ve bu gen bakımından yalnızca iki allel bulunduğundan q ile gösterilen C^W allelinin frekansı 200/1000 = 0.2 = %20 olmak zorundadır. İkiden fazla alleli olan lokuslar için allel frekanslarının toplamı yine 1'e (%100) eşit olmalıdır.

Şimdi de bir populasyonda evrimin meydana gelip gelmediğini test etmek için allel ve genotip frekanslarının nasıl kullanılabileceğini inceleyelim.

Hardy-Weinberg Kuralı

Belirli bir lokusta doğal seçilim ya da başka etkenlerin evrime neden olup olmadığını anlamanın bir yolu bu lokusta

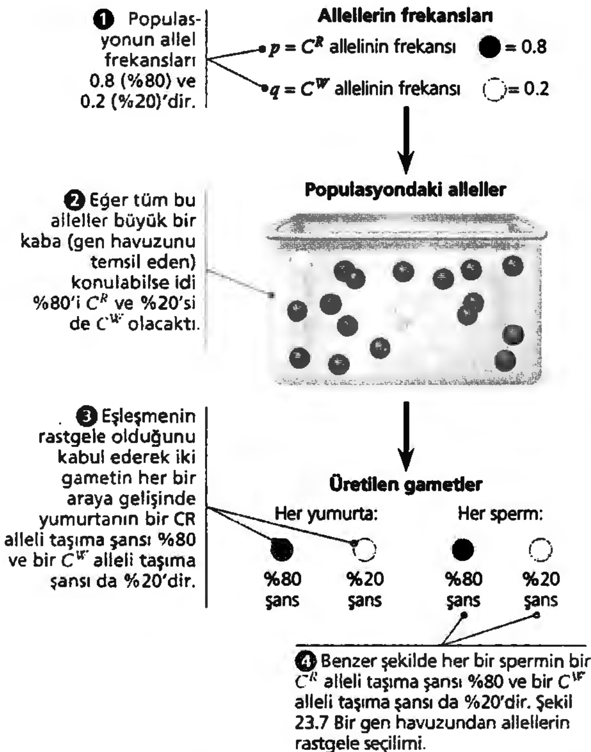
eğer evrim *meydana gelmeseydi* populasyonun genetik yapısının ne olacağını tespit etmektir. Bu aşamadan sonra şimdi gerçek bir populasyondan gelen veri ile bu senaryoyu karşılaştırabiliriz. Eğer herhangi bir farklılık yok ise gerçek populasyonun evrim geçirmediği sonucuna varabiliriz. Eğer farklar var ise bu durumda gerçek populasyonun evrim geçirmekte olabileceğini söyleyebiliriz ve bu noktadan sonra bunun sebeplerini açıklamaya çalışabiliriz.

Hardy-Weinberg Eşitliği

Evrim geçirmeyen bir populasyonun gen havuzu 1908 yılında birbirlerinden bağımsız olarak aynı sonuca ulaşan bir İngiliz matematikçi ve bir Alman hekimin isimlerine ithafen **Hardy-Weinberg kuralı** olarak tanımlanmaktadır. Bu kural bir populasyondaki allellerin ve genotiplerin frekanslarının Mendel açılımı ve allel rekombinasyonu işlev görmekteyken kuşaktan kuşağa değişmeden sabit kaldığını önermektedir. Böyle bir gen havuzu *Hardy-Weinberg eşitliği*ndedir.

Hardy-Weinberg kuralını kullanırken genetik çaprazlamalara başka bir açı ile bakarak düşünmek yararlı olacaktır. Daha önceki bölümlerde Punnett karesini genetik bir çaprazlamada yavruların genotiplerini belirlemek amacı ile kullanmıştık (bakınız Şekil 14.5). Burada bir çaprazlama sonucu meydana gelebilecek olası allel kombinasyonları yerine bir populasyonda *tüm* çaprazlamalar sonucu meydana gelebilecek allellerin tüm kombinasyonları değerlendirilir.

Bir populasyonda tüm bireylerden gelen belirli bir lokusun bütün allellerini bir kaba koyduğumuzu düşünelim (**Şekil 23.7**). Bu kabın o lokus bakımından populasyonun gen havuzunu içerdiğini düşünebiliriz. "Üreme", doğada su içerisinde balık sperm ve yumurtalarının buluşması sırasında ya da polenlerin (bitki spermlerini içeren) rüzgarla dağılmasında olduğu gibi bazı olaylara benzer biçimde, bu kaptaki allellerin rastgele seçilmesi ile meydana gelmektedir. Üremenin bu kaptan (gen havuzu) rastgele seçilen ve birleşen allellerin meydana getirdiği bir süreç olduğunu düşünüp, bu noktada eşleşmenin tamamen rastgele olduğunu varsayarak, tüm erkek-dişi eşleşmelerinin eşit olduğunu kabullenelim.



▲ **Şekil 23.7 Selecting alleles at random from a gene pool.**

Kap analojisini daha önce incelediğimiz hipotetik yaban çiçeği populasyonumuza uygulayalım. 500 çiçekten oluşan bu populasyonda kırmızı çiçeklerden sorumlu allelin frekansı (C^R) yani p=0.8 iken beyaz çiçeklerden sorumlu allelin frekansı (C^W) yani q=0.2'dir. Bu durumda populasyonda çiçek rengi geninin 1.000 kopyasını içeren bir kapta 800 C^R alleli ve 200 C^W alleli bulunur. Gametlerin bu kaptan rastgele seçilen alleller ile oluştuğunu varsayarak bir yumurta ya da spermin bir C^R ya da C^W alleli taşıma olasılığının bu allellerin kaptaki frekansına eşit olduğunu söyleyebiliriz. Sonuç olarak Şekil 23.7'de gösterildiği gibi her yumurtanın bir C^R alleli taşıma olasılığı %80 iken bir C^W alleli taşıma şansı da %20'dir. Aynı durum her bir sperm için de geçerlidir.

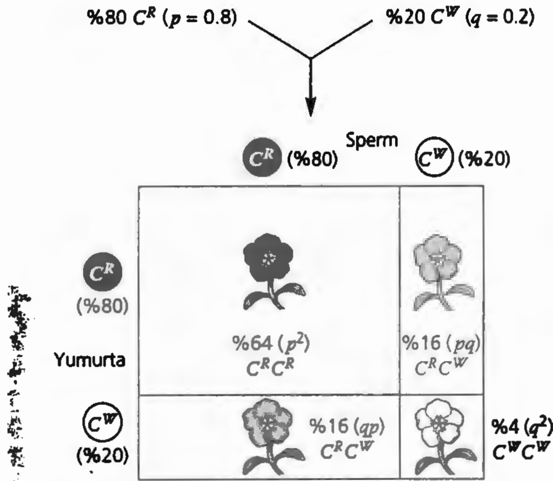
Çarpım kuralını uygulayarak (bakınız Şekil 14.9) olası üç genotipin frekanslarını sperm ve yumurtaların rastgele birleştiklerini varsayarak hesaplayabiliriz. İki C^R allelinin bir araya gelme olasılığı $p \times p = p^2 = 0.8 x 0.8 = 0.64$'dür. Böylece bir sonraki kuşakta bitkilerin yaklaşık %64'ünün genotipi C^RC^R olacaktır. C^WC^W bireylerinin frekansının ise q x $q = q^2 = 0.2 \times 0.2 = 0.04$ ya da yaklaşık %4 olmasını bekleriz. C^RC^W heterozigotlar iki farklı şekilde ortaya çıkabilir. Eğer sperm C^R allelini verirken yumurta C^W allelini verirse oluşan heterozigotlar $p \times q = 0.8 \times 0.2 = 0.16$ ya da toplamın %16'sını içerecektir. Eğer sperm C^W allelini ve yumurta da C^R allelini verir ise heterozigot yavruların miktarı $q \times p = 0.2 \times 0.8 = 0.16$ ya da %16 olacaktır. Bu durumda heterozigotların frekansı bu olasılıkların toplamı yani $pq + qp = 2pq = 0.16 + 0.16 = 0.32$ ya da %32 olacaktır.

Karşı sayfadaki **Şekil 23.8**'de de gösterildiği gibi bir sonraki kuşaktaki genotip frekansı 1'e (%100) eşit olmalıdır. Bu durumda Hardy-Weinberg eşitliği denklemi iki allele sahip bir lokusun aşağıdaki oranlarda üç genotipi meydana getireceğini ifade eder.

p^2 +	$2pq$ +	q^2 +	= 1
C^RC^R Genotipinin beklenen frekansı	C^RC^W genotipinin beklenen frekansı	C^WC^W genotipinin beklenen frekansı	

İki allele sahip bir lokus için yalnızca üç genotip oluşması mümkündür (bu durumda C^RC^R, C^RC^W ve C^WC^W). Sonuç olarak Hardy-Weinberg eşitliğinde olup olmadığına bakılmaksızın *herhangi* bir populasyonda bu üç genotipin frekansları toplamı 1'e (%100) eşit olmalıdır. Bir populasyon genotip frekanslarında bir homozigotun gerçek frekansı p^2, başka bir homozigotun gerçek frekansı q^2 ve heterozigotların ger-

Her bir kuşaktaki gametler Şekil 23.7'deki gibi bir önceki kuşağın gaz havuzunda rastgele alınmıştır.



Eğer gametler rastgele biraraya geldilerse bu kuşaktaki genotip frekansları Hardy-Weinberg eşitliğindedir.

%64 C^RC^R, %32 C^RC^W, ve %4 C^WC^W

Bu kuşaktaki gametler

%64 C^R (C^RC^R bitkilerinden) + %16 C^R (C^RC^W bitkilerden) = %80 $C^R = 0.8 = p$

%4 C^W (C^WC^W bitkilerden) + %16 C^W (C^RC^W bitkilerden) = %20 $C^W = 0.2 = q$

Rastgele eşleşme ile bu gametler bir sonraki kuşakta aynı genotip karışımlara neden olacaktır

%64 C^RC^R, %32 C^RC^W ve %4 C^WC^W bitkiler

▲ **Şekil 23.8 Hardy-Weinberg kuralı.** Yaban çiçeği populasyonumuzda bir kuşaktan diğerine gen havuzu içeriği sabittir. Mendel süreçleri tek başına allel ya da genotiplerin frekanslarını değiştirmez

? *Eğer C^R allelinin frekansı %60 ise C^RC^R, C^RC^W ve C^WC^W genotiplerinin frekanslarını tahmin ediniz.*

çek frekansları 2*pq* olduğunda Hardy-Weinberg eşitliğindedir. Özetlersek Şekil 23.8'de anlatıldığı gibi bizim yaban çiçeklerimiz gibi bir populasyon Hardy-Weinberg eşitliğindedir ve bunun üyeleri kuşaklar boyunca rastgele eşleşmeye devam ederler, allel ve genotip frekansları da değişmeden sabit kalır. Bu durum bir deste iskambil kâğıdında olduğu gibidir: Onu karan eller kaç defa değişirse değişsin destenin kendisi sabit kalacaktır. Asların sayısı vale sayısından fazla olmayacaktır. Yani bir populasyonun gen havuzu kuşaklar boyunca ne kadar karışırsa karışsın bir allelin frekansı diğerine göre değişmeyecektir.

Hardy-Weinberg Eşitliği İçin Gerekli Koşullar

Hardy-Weinberg kuralı evrimleşmeyen hipotetik bir populasyonu tanımlar. Ancak gerçek populasyonlarda allel ve genotip frekansları zaman içerisinde değişim gösterirler. Bu tip değişiklikler Hardy-Weinberg eşitliğinin aşağıdaki beş koşulundan en az bir tanesi ortaya çıkmadığında meydana gelir.

1. **Mutasyon olmaması.** Gen havuzu mutasyonlar allelleri değiştirdiğinde ya da genlerin tamamı delesyona uğradığında ya da duplike olduğunda değişim geçirir.
2. **Rastgele eşleşme.** Eğer bireyler populasyonun alt birimi içerisinde eş seçimi gösteriyorlarsa örneğin yakın akrabaları ile (kendileşme) eşleşiyorlarsa gametler rastgele karışmaz ve genotip frekansları değişir.
3. **Doğal seçilim olmaması.** Farklı genotipler taşıyan bireylerin hayatta kalma ve üreme başarılarındaki farklılıklar allel frekanslarını değiştirebilir.
4. **Çok geniş populasyon büyüklüğü.** Populasyon küçüldükçe allel frekansları şansa bağlı olarak bir kuşaktan diğerine daha fazla oranda dalgalanma gösterir (genetik sürüklenme adı verilen bir süreç ile).
5. **Gen akışı olmaması.** Populasyondan dışan ya da populasyondan içeri allellerin hareketi ile gen akışı allel frekanslarını değiştirebilir.

Bu koşullardan sapma sonucu daha önce tanımladığımız gibi doğal populasyonlarda oldukça yaygın olarak evrimsel değişim meydana gelir. Ancak doğal populasyonlarda bazı spesifik genler bakımından Hardy-Weinberg dengesinde bulunmak oldukça yaygındır. Bu etkileşim hali bir populasyon bazı lokuslar bakımından evrimleşirken aynı anda diğer lokuslar bakımından Hardy-Weinberg dengesinde olabileceğinden ortaya çıkar. Ayrıca bazı populasyonlar öylesine yavaş evrimleşir ki allel ve genotip frekanslarındaki değişimler evrimleşmeyen bir populasyondakinden ayırt edilemeyecek vaziyettedir.

Hardy-Weinberg Kuralının Uygulanması

Hardy-Weinberg eşitliği bir populasyonda evrimleşmenin görülüp görülmediğini test etmek için kullanılır (bununla ilgili bir örneği Kavram Kontrolü 23.2 soru 3'de inceleyeceksiniz). Eşitlik, kalıtılabilir bir hastalığın allelinin taşınma oranının bir populasyonda tahmin edilmesi gibi hallerde tıbbi amaçlı da kullanılabilmektedir. Birleşik Devletlerde doğan her 1.0000 bebekten birinde görülen ve çekinik bir allelin homozigotluğundan kaynaklanan metabolik bir bozukluk olan fenilketonüri (PKU) buna örnek verilebilir. Eğer müdahale edilmez ise PKU zihinsel yetersizlik ve diğer sorunlara yol açar. (Günümüzde yeni doğanlara düzenli olarak PKU testi yapılmaktadır ve semptomlar fenilalanin bakımından düşük diyet uygulaması ile büyük oranda ortadan kalkmaktadır. Bu nedenle diyet kola gibi fenilalanin içeren ürünlerde uyarı etiketleri bulunmaktadır.)

Hardy-Weinberg eşitliğini uygulayabilmek için populasyona hiçbir yeni PKU mutasyonunun katılmadığını (koşul 1) ve bu insanların eş seçimi yaparken eşlerini bu geni taşıyıp taşımadıklarına göre seçmediklerini hem de yakın akrabaları ile eşleşme eğiliminde olmadıklarını (koşul 2) kabullenmek zorundayız. Ayrıca PKU genotipleri arasında hayatta kalma ve üreme başarısı farklılıklarının olası etkilerini göz ardı etmeliyiz (koşul 3) ve genetik sürüklenmenin hiçbir etkisi olmadığını (koşul 4) ya da diğer populasyonlardan Birleşik Devletlere hiçbir gen akışı olmadığını (koşul 5) kabul etmek zorundayız. Bu kabullenmeler oldukça mantıklıdır zira PKU geninde mutasyon oranı oldukça düşüktür, Birleşik Devletlerde yakın akraba evliliği yaygın değildir, seçilim yalnızca nadir homozigotların karşıtlığındadır (ve yalnızca diyet uygulamaları izlenmiyorsa ortaya çıkar), ABD populasyonu çok büyüktür ve ülke dışındaki populasyonlardaki PKU allel frekansları Birleşik Devletlerde görülene çok yakındır. Eğer tüm bu kabullenmeler bir arada incelenirse PKU ile doğan bireylerin populasyondaki frekansı Hardy-Weinberg eşitliğindeki q^2 ifadesine karşılık gelecektir (q^2=homozigotların frekansı). Allel çekinik olduğundan pembe çiçekler örneğinde olduğu gibi onları doğrudan saymak yerine heterozigotların sayısını tahmin etmek durumundayız. Her 10000 doğumda bir PKU görüldüğünü bildiğimize göre (q^2=0.0001) PKU için çekinik allellerin frekansı

$$q = \sqrt{0.0001} = 0.01$$

ve baskın allelin frekansı da

$$p = 1 - q = 1 - 0.01 = 0.99$$

Taşıyıcıların frekansı yani kendileri PKU olmayan ancak yavrularına PKU allelini aktarabilecek heterozigot kişiler

$$2pq = 2 \times 0.99 \times 0.01 = 0.0198$$

(Birleşik Devletler populasyonunun yaklaşık %2'si)

Hardy-Weinberg eşitliğinin tahmini bir değere bağlı olduğu hatırlanırsa taşıyıcıların gerçek sayısı değişiklik gösterebilir. Öte yandan hesaplamalarımıza göre bu ve diğer lokuslardaki zararlı çekinik alleller sağlıklı heterozigotlar tarafından taşındığı için bir populasyonda gizlenebilmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 23.2

1. 2.0000 gen lokusuna sahip bir populasyonda lokusların yarısının fikse olduğu ve diğer tüm lokuslarda da iki alleli bulunduğunu varsayalım. Tüm gen havuzunda kaç farklı tipte allel bulunur? Açıklayınız.
2. *A* allelinin frekansı *p* ise en az bir *A* alleli taşıyan bireylerin frekansını hesaplayabilmek için Hardy-Weinberg eşitliğini kullanınız.
3. EĞER ÖYLE İSE? Zararlı bir beyin hastalığına hassasiyeti belirleyen bir lokusun *A* ve *a* olmak üzere iki alleli bulunmaktadır. Bir populasyonda 16 kişi *AA* genotipine, 92 kişi *Aa* ve 12 kişi de *aa* genotipine sahiptir. Bu populasyon evrimleşmekte midir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 23.3

Doğal seçilim, genetik sürüklenme ve gen akışı bir populasyonda allel frekanslarının değişmesini sağlayabilir

Bir populasyonun Hardy-Weinberg eşitliğinde kabul edilebilmesi için gerekli beş koşulu hatırlayarak incelememize devam edelim. Bu koşullardan herhangi birinden sapma evrimin potansiyel bir nedenidir. Yeni mutasyonlar (koşul 1'in ihlali) allel frekanslarını değiştirebilir. Ancak mutasyonlar oldukça nadir olduğundan bir kuşaktan diğerine değişim genellikle çok küçüktür. Diğer taraftan ileride göreceğimiz gibi uyumu pozitif ya da negatif yönde kuvvetli biçimde etkileyen yeni alleller meydana getirdiğinden, mutasyon, allel frekansları üzerinde çok büyük bir etkiye sahip olabilir. Rastgele olmayan eşleşme (koşul 2'nin ihlali) homozigot ve heterozigot genotiplerin frekansını etkileyebilir, ancak kendi başına gen havuzunda allel frekansları üzerine hiçbir etkisi yoktur. Allel frekanslarını doğrudan etkileyen ve evrimsel değişimin çoğuna neden olan üç mekanizma doğal seçilim, genetik sürüklenme ve gen akışıdır (3-5. koşulların ihlali).

Doğal Seçilim

Bölüm 22'de de görüldüğü gibi Darwin'in doğal seçilim kavramı hayatta kalma ve üreme başarısındaki farklılıkları esas alır: Bir populasyondaki bireyler kalıtsal olarak aktardıkları özellikleri bakımından değişiklikler gösterirler ve bu bireyler arasında özellikleri çevre koşullarına en iyi uyum sağlayanlar taşıdıkları özellikler o kadar da iyi uyum sağlayamayanlara göre daha fazla sayıda yavru meydana getirebilirler.

Genetik terimlerle ifade edersek, artık günümüzde seçilimin allellerin bir sonraki kuşağa geçiş oranının şu andaki kuşaktakinden daha farklı olmasına yol açtığını biliyoruz. Örneğin sirke sineği *D. melanogaster*'de bulunan bir allel DDT dâhil çok sayıda insektisite (böcek öldürücü ilaç) direnç sağlar. 1930'lardan yani DDT kullanımından önce toplanıp laboratuvarlarda üretilen *D. melanogaster* soylarında direnç sağlayan bu allelin frekansı %0'dır. Öte yandan 1960 sonrası (DDT kullanımından 20 ve daha fazla yıl sonra) toplanan sineklerden elde edilen soylarda ise allel frekansı %37'dir. Bu durumda bu allelin 1930 ve 1960 yılları arasında mutasyon ile ortaya çıktığını ya da 1930'dan önce de mevcut ancak çok nadir rastlandığı sonucuna varabiliriz. Her halükarda bu allelin frekansındaki artış büyük ihtimalle görüldüğü sinek populasyonunda DDT'nin güçlü seçilim etkisine sahip çok kuvvetli bir zehir olmasından kaynaklanmaktadır.

D. melanogaster örneğinin gösterdiği gibi belirli bir insektisitle karşılaşan bir populasyonda bu insektisite direnç meydana getiren allelin frekansı artar. Bu tip değişimler rastlantısal değildir. Bazı allellerin diğerlerine göre tercih edilmesi ile doğal seçilim *adaptif evrimi* (organizmalar ve çevreleri arasında daha iyi bir uyumsallık ile ortaya çıkan evrim) meydana getirir. Bu süreci ilerleyen kısımlarda daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Genetik Sürüklenme

Eğer bir parayı 1.000 kez havaya atıp 700 kere tura ve 300 kere de yazı geldiğini görürseniz söz konusu paranın hileli olabileceğinden şüphe edebilirsiniz. Ancak parayı 10 kez havaya atıp 7 tura, 3 yazı gelmesi halinde çok fazla şaşırmayabilirsiniz. Para havaya daha az atıldıkça beklenen sonuçtan şansa bağlı olarak ortaya çıkan sapma olasılığı daha fazladır. (Bu durumda eşit sayıda yazı ve tura gelmesi beklenirdi.) Şans etkisi özellikle küçük populasyonlarda **genetik sürüklenme** adı verilen bir süreç ile bir kuşaktan diğerine allel frekanslarında beklenmeyen dalgalanmalara yol açabilir.

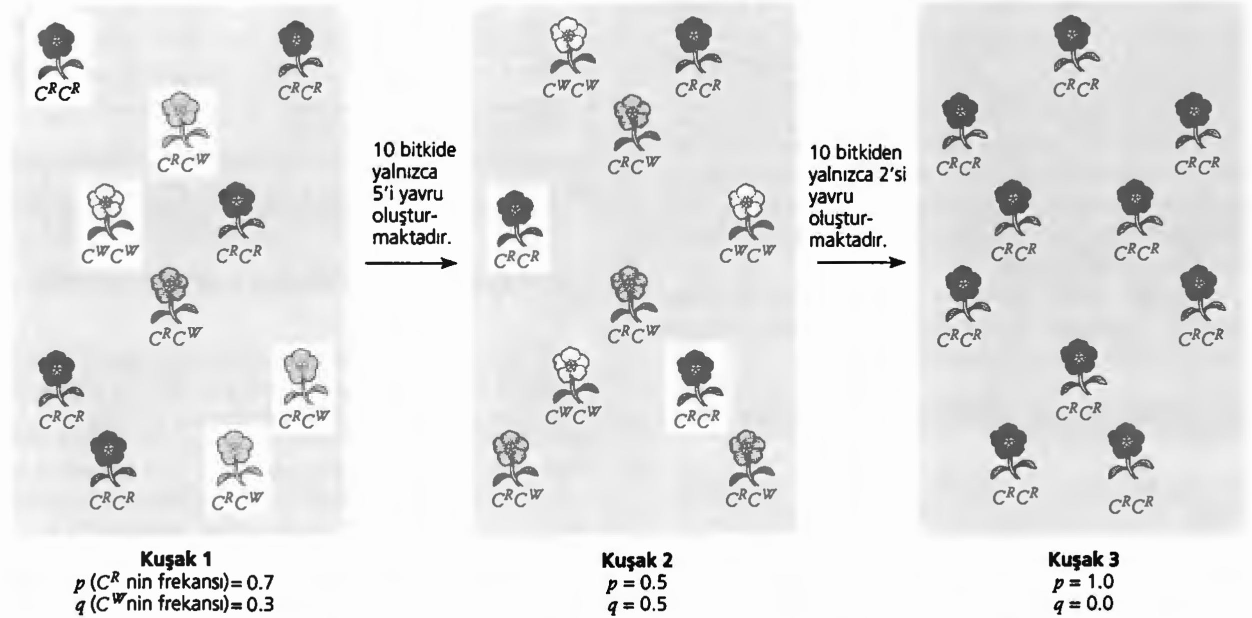
Şekil 23.9, daha önce incelediğimiz yabani çiçeklerin küçük bir populasyonunda genetik sürüklenmenin nasıl bir etkisi olduğunu göstermektedir. Bu örnekte gen havuzundan bir allel yok olmuştur, ancak tamamen şansa bağlı olarak kaybolan allel C^R değil, C^W allelidir. Allel frekanslarında böylesi beklenmeyen değişiklikler hayatta kalma ve üreme ile bağlantılı şans etkisi sonucu ortaya çıkabilirler. Örneğin geyik gibi iri bir hayvan 2. kuşaktaki üç adet C^WC^W bireyinin üzerlerine basarak onları öldürmüş ve yalnızca C^R allelinin sonraki kuşağa geçme şansını arttırmıştır. Allel frekansları döllenme sırasında ortaya çıkan şansa bağlı olaylardan da etkilenebilirler. Örneğin C^RC^W genotipine sahip iki bireyin az sayıda yavru meydana getirdiğini düşünelim. Tamamen şansa bağlı olarak yavruları meydana getiren her yumurta ve sperm çifti C^W allelini değil de C^R allelini taşıyabilir.

Böylesi haller bir populasyon üzerinde çok belirgin etkileri bulunan genetik sürüklenme ile sonuçlanabilir. Buna ait iki örnek kurucu ve darboğaz etkileridir.

Kurucu etkisisi

Birkaç birey daha büyük bir populasyondan izole olup ayrıldığında bu daha küçük grup gen havuzu kaynak populasyondan farklılık gösteren yeni bir populasyon meydana getirebilir; buna **kurucu etkisi** adı verilir. Kurucu etkisi örneğin bir populasyondaki az sayıda birey şiddetli bir fırtına ile yeni bir adaya fırlatıldığında ortaya çıkabilir. Allel frekanslarının şansa bağlı olarak değiştiği genetik sürüklenme, fırtına kaynak populasyondan bazı bireyleri (ve onların allellerini) fark gözetmeden taşırken diğerleri yerinde kaldı ise ortaya çıkacaktır.

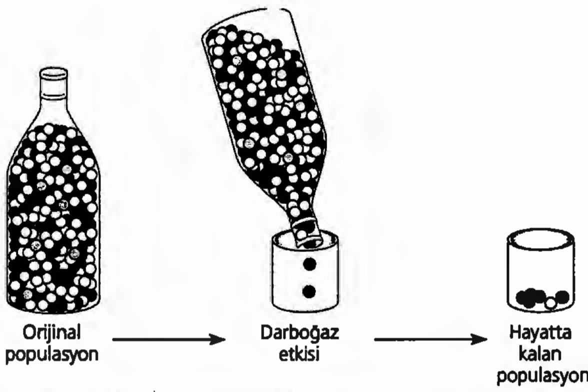
Kurucu etkisi muhtemelen izole olmuş insan populasyonlarında bazı kalıtsal bozuklukların görece yüksek frekansta görülmesinden de sorumludur. Örneğin 1814'te Atlantik Okyanusunda Afrika ve Güney Amerika yolunun tam ortasında bir grup küçük adadan meydana gelen Tristan da Cunha'ya 15 İngiliz kolonici yerleşmiştir. Bu kolonicilerden bir tanesi görünüşe göre homozigot bireylerde bir çeşit körlüğe neden olan retinitis pigmentosadan sorumlu çekinik bir alleli taşımaktaydı. 1960'ların sonunda bu kurucu kolonicilerden geriye kalan 240 bireyin 4'ünde retinitis pigmentosa



▲ **Şekil 23.9 Genetik sürüklenme.** Bu küçük yaban çiçeği populasyonu on bitkiden oluşan sabit bir büyüklüğe sahiptir. 1. kuşakta şansa bağlı olarak yalnızca beş bitkinin (beyaz kutular içerisinde olanlar) verimli yavrular oluşturduğunu varsayalım. (Bu ortaya çıkabilen bir haldir, örneğin eğer belirli bir bölgede yetişen bitkilerde yeterince besin maddesi alınır ise bu durum yavru oluşturmayı destekler.) Yine şansa bağlı olarak 2. kuşakta yalnızca iki bitki verimli yavrular meydana getirmiştir. Sonuç olarak şansa bağlı biçimde C^W allelinin frekansı 2. kuşakta ilk önce artarken 3. kuşakta sıfıra düşmektedir.



BioFlix www.masteringbiology.com daki çalışma alanını ziyaret ediniz. Evrimin mekanizmaları kısmındaki 3D animasyonu.



▲ **Şekil 23.10 Darboğaz etkisi.** Bir populasyondaki ani bir azalma, çok az sayıda bilyenin bir şişenin boyun kısmından aşağı dökülmesine analogdur. Şansa bağlı olarak hayatta kalan populasyonda mavi renkli bilyeler çok daha fazla iken altın sarısı olanlar ortadan kaybolmuştur.

görülmekteydi. Bu hastalığa neden olan allelin frekansı Tristan da Cunha'da kurucuların geldiği populasyonlara göre on kat fazla ortaya çıkmıştır.

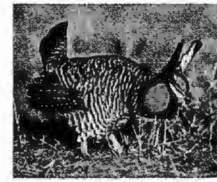
Darboğaz Etkisi

Yangın ya da sel gibi çevre koşullarında aniden ortaya çıkan bir değişiklik bir populasyonun büyüklüğünü şiddetli biçimde azaltabilir. Populasyon öyle bir durumda bir çeşit "darboğazdan" geçip büyüklüğü azaldığı için **darboğaz etkisi** olarak isimlendirilen bir populasyon büyüklüğünde azalma sürecinden geçer **(Şekil 23.10)**. Yalnızca şansa bağlı olarak hayatta kalanlar arasında bazı alleller daha fazla görülürken diğerleri daha az görülebilir hatta bir kısmı tamamen ortadan kalkabilir. Populasyon şans etkisinin daha az olduğu yeterli büyüklüğe ulaşıncaya kadar genetik sürüklenme gen havuzu üzerinde önemli bir etkiye neden olabilir. Ancak darboğazdan geçen bir populasyon eski büyüklüğüne ulaşsa bile populasyon henüz küçük boyutta iken ortaya çıkan genetik sürüklenme nedeni ile oldukça uzun bir süre genetik varyasyon düzeyi düşük kalabilir.

Darboğaz etkisini anlamak oldukça önemlidir, çünkü aşağıdaki örnekte olduğu gibi insanlar diğer türler üzerinde çeşitli darboğazlar yaratabilmektedir.

Örnek Olay: *Genetik Sürüklenmenin Büyük Çayır Tavukları Üzerindeki Etkisi*

Bir zamanlar milyonlarca büyük çayır tavuğu (*Tympanuchus cupido*), Illinois çayırlıklarında yaşamaktaydı. 19. ve 20. yüzyıl boyunca bu çayırlıklar tarım alanlarına dönüştürüldüklerinden büyük çayır tavuklarının sayısı inanılmaz bir hızla azaldı **(Şekil 23.11a)**. 1993 yılında toplamı 50 kuştan daha az olan iki Illinois populasyonu hayatta kalmayı başarmıştı. Bu az sayıdaki kuşun genetik varyasyon düzeyi son derece düşüktü ve Kansas ve Nebraska'da daha büyük populasyonlar halinde bulunanlar ile karşılaştırıldığında oldukça düşük kalan %50 oranında bir yumurta açılma düzeyleri bulunmaktaydı **(Şekil 23.11b)**.



(a) Büyük çayır tavuklarının Illinois populasyonu 1800'lerde milyonlarca kuş ile ifade edilirken 1993'te 50 kuştan daha az kalmıştır.

Bölge	Populasyon büyüklüğü	Herbir lokustaki allellerin sayısı	Yumurta açılma oranları
Illinois			
1930–1960s	1,000–25,000	5.2	93
1993	<50	3.7	<50
Kansas, 1998 (darboğaz yok)	750,000	5.8	99
Nebraska, 1998 (darboğaz yok)	75,000–200,000	5.8	96

(b) Illinois populasyonundaki büyük düşüşe bağlı olarak her lokustaki allellerin sayısı genetik sürüklenme sonucu azalmış (çalışılan altı lokus ortalaması düşünülerek) ve yumurtaların açılma oranı düşmüştür.

▲ **Şekil 23.11 Genetik sürüklenme ve genetik çeşitliliğin kaybı.**

Bu veriler darboğaz sırasında ortaya çıkan genetik sürüklenmenin büyük bir genetik varyasyon kaybına neden olduğunu ve zararlı allellerin frekanslarında bir artışa yol açtığını düşündürmektedir. Bu hipotezi araştırmak üzere Ohio Bowling Green Devlet Üniversitesinden Juan Bouzat ve arkadaşları Illinois büyük çayır tavuklarına ait müzelerde bulunan 15 örneğin DNA'sını ekstre ettiler. 15 kuştan 10 tanesi Illinois'te 25.000 büyük çayır tavuğunun yaşadığı 1930'larda toplanmışken 5 tanesi ancak 1.000 büyük çayır tavuğunun yaşadığı 1960'larda toplanmıştı. Bu örneklerin DNA'ları üzerinde çalışan araştırmacılar Illinois populasyonu çok küçük sayılara düşmeden *önce* ne kadar genetik varyasyon olduğunu hesaplayabilmeyi temel düzeyde de olsa başardılar. Bu temel tahmin, populasyonların darboğazlara girme hallerinde genellikle elde edilemeyen son derece önemli ipuçları içermektedir.

Araştırmacılar altı lokusu inceleyerek, 1993 Illinois büyük çayır tavuğu populasyonlarının daha önce müze örneklerinde mevcut bulunan dokuz alleli yitirdiklerini tespit ettiler. 1993 populasyonu ayrıca darboğaz-öncesi Illinois ya da günümüz Kansas ve Nebraska populasyonlarına göre lokus başına daha az allele sahipti (bakınız Şekil 23.11b). Böylece tahmin edileceği gibi sürüklenme, 1993 yılındaki küçük populasyonun genetik varyasyonunu azaltmıştı. Sürüklenme düşük yumurta açılma oranına neden olan zararlı allellerin frekansını da arttırmıştı. Bu olumsuz etkileri ortadan kaldırabilmek için dört yıl boyunca diğer komşu eyaletlerden getirilen 271 kuş, Illinois populasyonuna eklendi. Bu yöntem oldukça başarılı oldu: Yeni alleller populasyona katıldılar ve yumurta açılma oranları %90'ın üzerine çıktı. Genel olarak baktığımızda Illinois büyük çayır tavukları üzerinde yapılan çalışmalar küçük populasyonlarda genetik sürüklenmenin kuvvetli etkisini gösterirken aynı zamanda en azından bazı populasyonlarda bu etkilerin geri çevrilebileceğine dair umut vericidir.

Genetik Sürüklenmenin Etkileri: Özet

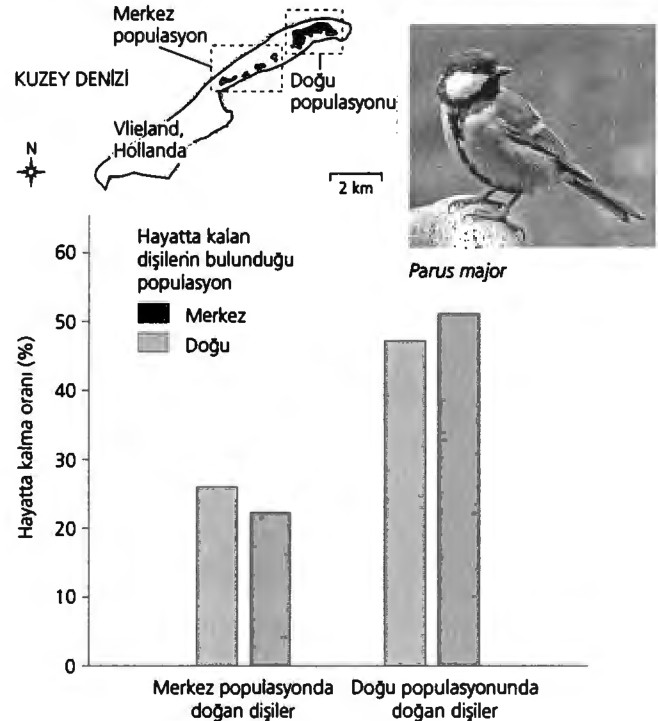
Verdiğimiz örnekler dört temel noktanın altını çizmektedir:

1. **Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda etkilidir.** Şans etkisi bir allelin bir sonraki kuşakta daha fazla ya da daha az oranda ortaya çıkmasına neden olabilir. Her ne kadar şans etkileri her büyüklükteki populasyonda görülse de özellikle küçük populasyonlarda allel frekanslarını değiştirme eğilimindedirler.
2. **Genetik sürüklenme allel frekanslarının rastgele değişmesine neden olabilir.** Genetik sürüklenme nedeniyle bir allelin frekansı bir yıl artarken ertesi yıl azalabilir; bir yıldan diğerine değişimin ne olacağı önceden tahmin edilemez. Be nedenle belirli çevre koşullarında bazı allellerin diğerlerine göre daha fazla korunmasını sağlayan doğal seçilimin aksine genetik sürüklenme allel frekanslarında zaman içerisinde rastgele değişimlere neden olur.
3. **Genetik sürüklenme populasyonlar içerisinde genetik varyasyonun kaybına yol açabilir.** Zaman içerisinde allel frekanslarının rastgele biçimde dalgalanmasına neden olması yüzünden genetik sürüklenme bir populasyonda allellerin ortadan kalkmasına yol açabilir. Evrim genetik varyasyona dayalı olduğundan bu tip kayıplar bir populasyonun çevre koşullarındaki bir değişime uyumunu etkileyebilir.
4. **Genetik sürüklenme zararlı allellerin fikse olmasına yol açabilir.** Alleller zararlı ya da faydalı olmasına bakılmaksızın, genetik sürüklenme sürecinde şansa bağlı olarak sabit hale gelebilir. Genetik sürüklenme, çok küçük populasyonlarda, az zararlı olan allelerin de sabitlenmesine yol açabilir. Bu meydana geldiğinde populasyonun devamlılığı tehdit altında olabilir (büyük çayır tavuklarında olduğu gibi).

Gen Akışı

Allel frekanslarını yalnızca doğal seçilim ve genetik sürüklenme gibi olaylar etkilemez. Allel frekansları, üretken bireylerin ya da onların gametlerinin bir populasyondan dışarıya ya da içeriye doğru hareketlerine bağlı olarak allellerin transferi olan **gen akışı** ile de değiştirilebilir. Örneğin bizim orijinal hipotetik yaban çiçeği populasyonumuzun yakınlarında tamamen beyaz çiçekli bireylerden meydana gelen (C^WC^W) bir başka populasyon daha olduğunu varsayalım. Bu bitkilerden polen alıp taşıyan böcekler bizim orijinal populasyonumuza doğru uçup çiçeklerimizi tozlayabilirler. Yeni gelen C^W allelleri bir sonraki kuşakta bizim orijinal populasyonumuzun allel frekanslarını değiştireceklerdir. Populasyonlar arasında allel değiş tokuşu meydana geldiği için gen akışı populasyonlar arasındaki genetik farklılıkların azalmasına yol açacaktır. Hatta eğer yeterince kapsamlı olursa gen akışı sonucu bu iki populasyon ortak bir gen havuzuna sahip tek bir populasyon halinde birleşebilecektir.

Gen akışı ile taşınan alleller, aynı zamanda, populasyonların yerel çevre koşullarına daha iyi uyum sağlamalarını da etkileyebilir. Hollanda'ya ait küçük bir ada olan Vlieland'da ötücü bir kuş olan *Parus major* (büyük baştankara) üzerinde çalışan araştırmacılar adada yaşayan iki populasyonda hayatta kalma oranı ile ilgili farklılıklar tespit ettiler. Doğudaki populasyonda doğan dişiler, nerede yerleştiğinden ve yavrularını nerede büyüttüğünden bağımsız olarak adanın orta kısımlarında doğan dişilere göre iki kat daha uzun yaşamaktaydılar (**Şekil 23.12**). Bu bulgular adanın doğusundaki populasyonda doğan dişilerin, adadaki yaşama, merkezde doğan dişilere göre daha iyi uyum sağladığını göstermektedir. An-



▲ **Şekil 23.12 Gene flow and local adaptation. Gen akışı ve bölgesel adaptasyon.** Vlieland'daki Parus major populasyonlarında doğudaki populasyonda doğan dişilerin yıllık hayatta kalma oranı merkez populasyonda doğan dişilere göre daha fazladır. Anakaradan merkez populasyona gen akışı doğu populasyonuna olduğundan 3.3 kat fazladır ve her iki populasyona göre anakaradaki kuşlar seçilim baskısı altındadırlar. Bu veriler anakaradan gen akışının merkez populasyonun yerel koşullara tam olarak uyum sağlamasına engel olduğunu göstermektedir.

cak daha kapsamlı arazi çalışmaları iki populasyonun normalde aralarındaki genetik farklılıkları azaltması gereken yüksek derecede gen akışı (eşleşme) ile birbirlerine bağlı olduğunu göstermektedir. O halde Vlieland'da doğu populasyonu nasıl olup da merkez populasyona göre yaşama daha iyi uyum sağlamıştır? Sorunun cevabı anakaradan gen akışının eşit olmayan miktarda olmasında gizlidir. Herhangi bir yılda merkez populasyondaki ilk kez yavru oluşturanların %43'ü anakaradan gelen göçmenlerden meydana gelirken doğudaki populasyonda bu oran %13'tür. Anakara genotiplerini taşıyan kuşlar Vlieland'da daha az oranda hayatta kalmakta ve üremektedirler ve doğudaki populasyonda ise seçilim sonucu bu genotiplerin frekansı azalmaktadır. Diğer taraftan merkezdeki populasyonda anakaradan gen akışı miktarı yüksek olduğundan seçilim baskısı perdelenmektedir. Sonuç olarak merkezdeki populasyonda doğan dişilerde çok sayıda göçmen gen bulunmakta ve bu da populasyonu oluşturan bireylerde adadaki yaşama uyumu azaltmaktadır. Araştırmacılar şu sıralarda merkezdeki populasyondan gen akışının neden bu kadar yüksek olduğunu ve anakara genotiplerine sahip kuşlarda Vlieland'a neden düşük uyum gösterdiğini incelemektedirler.

Gen akışı yerel koşullara populasyonların uyum yeteneğini arttıran allelleri de taşıyabilir. Örneğin gen akışı sonucu Batı Nil Virüsü ve diğer hastalıkların vektörü olan *Culex pipiens* türü sivrisineğin çeşitli insektisit direnç allellerini dünya genelinde yaymasını temin etmiştir. Bu allellerin her biri, araştırmacıların bunun bir ya da az sayıda coğrafik alanda mutasyon sonucu ortaya çıkıp çıkmadığını anlamasını sağlayan karakteristik genetik imzalara sahiptirler. Köken aldıkları populasyonlarında insektisit direnci sağladıkları için bu alleller artmıştır. Daha sonra taşındıkları yeni populasyonlarda bu kez doğal seçilim sonucu aynı allellerin frekansları yükselmiştir.

Ayrıca, gen akışı insan populasyonlarında da evrimsel değişimde giderek daha önemli bir etken olmaktadır. İnsanlar geçmişe oranla günümüzde dünya üzerinde çok daha özgürce hareket etmektedirler. Bu nedenle daha önceden çok az teması olan populasyonların üyelerinde, bu populasyonlar arasında daha az genetik farklılığa ve daha çok allel değiş tokuşuna yol açan miktarda eşleşmeler görülür hale gelmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 23.3

1. Doğal seçilim neden genetik sürüklenmeye göre daha "önceden tahmin edilebilir" olarak görülür?
2. Genetik sürüklenme ile gen akışı arasındaki farklılıkları (a) nasıl ortaya çıktıkları ve (b) bir populasyonda sonraki dönemde görülecek genetik çeşitliliğe etkileri anlamında düşünerek karşılaştırınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** İki bitki populasyonu arasında polen ve tohum değiş tokuşu olduğunu düşünelim. Bir populasyonda *AA* genotipine sahip bireyler en yaygınken (9.000 *AA*, 900 *Aa*, 100 *aa*), diğer populasyonda bunun tam tersi geçerli olsun (100 *AA*, 900 *Aa*, 9.000 *aa*). Hiçbir allelin seçilim avantajı olmadığını varsayarak bu populasyonlarda zaman içerisinde allel ve genotip frekansları nasıl değişecektir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 23.4

Doğal seçilim tutarlı biçimde adaptif evrime neden olan tek mekanizmadır

Doğal seçilim yoluyla evrim şans ve "sıralanmanın" bir bileşkesidir: yeni genetik varyasyonların şansa bağlı olarak ortaya çıkması (mutasyonda olduğu gibi) ve doğal seçilim bazı allelleri diğerine göre tercih ettiği için sıralanması. Bu tercih etme süreci nedeni ile doğal seçilimin çıktısı rastgele *değildir*. Aksine doğal seçilim tutarlı bir biçimde üreme avantajını temin eden ve bu nedenle adaptif evrime yol açan allelerin frekansını arttırır.

Doğal Seçilimin Daha Yakından İncelenmesi

Doğal seçilimin nasıl adaptif evrimi meydana getirdiğini anlayabilmek için göreli uyum kavramı ve bir organizmanın fenotipinin doğal seçilime hangi farklı yollarla bağlı olduğunu inceleyerek başlayalım.

Göreceli (Nispi) Uyum

"Yaşam kavgası" ve "en iyi uyum sağlayanın hayatta kalması" gibi ifadeler doğal seçilimi tanımlarken sıklıkla kullanılırlar; ancak bu kalıplaşmış kelimeler bireyler arasında doğrudan rekabet yarışmaları anlamında kullanılırlarsa yanlış anlamalara yol açabilmektedirler. Bireylerinde, genellikle erkeklerde, eş bulmada boynuz ve benzeri silahların kullanıldığı hayvan türleri gerçekten de var olabilmektedir. Ancak üreme başarısı çok daha farklı bir ifadedir ve doğrudan savaşmanın ötesinde pek çok farklı faktöre bağlıdır. Örneğin komşularına göre yiyecek toplamada çok daha etkili olan bir kabuklu hayvan, daha fazla enerji depolayabildiği için çok daha fazla sayıda yumurta oluşturabilecektir. Bir güvenin sahip olduğu renkler, onu avcılardan daha iyi koruduğundan yavru oluşturabilecek kadar uzun yaşama şansına sahip olduğu için aynı populasyondaki diğer güvelere göre daha fazla sayıda yavru meydana getirebilir. Bu örnekler belirli bir çevre koşulunda bazı özelliklerin nasıl daha fazla göreceli uyuma yani bir bireyin diğer bireylere göre bir sonraki kuşakta gen havuzuna yaptığı katkıya yol açtığını açıklamaktadır.

Her ne kadar bir genotipin göreceli uyumundan bahsedilse de doğal seçilime yol açan koşulların bunun sahip olduğu genotipi değil tüm organizmayı etkilediğini unutmayalım. Bu nedenle seçilim genotipten ziyade doğrudan fenotip üzerine etkilidir ve genotipin fenotipi nasıl etkilediğine bağlı olarak da dolaylı yoldan genotip üzerinde de rol oynar.

Yönlü, Dallanan ve Kararlı Seçilim

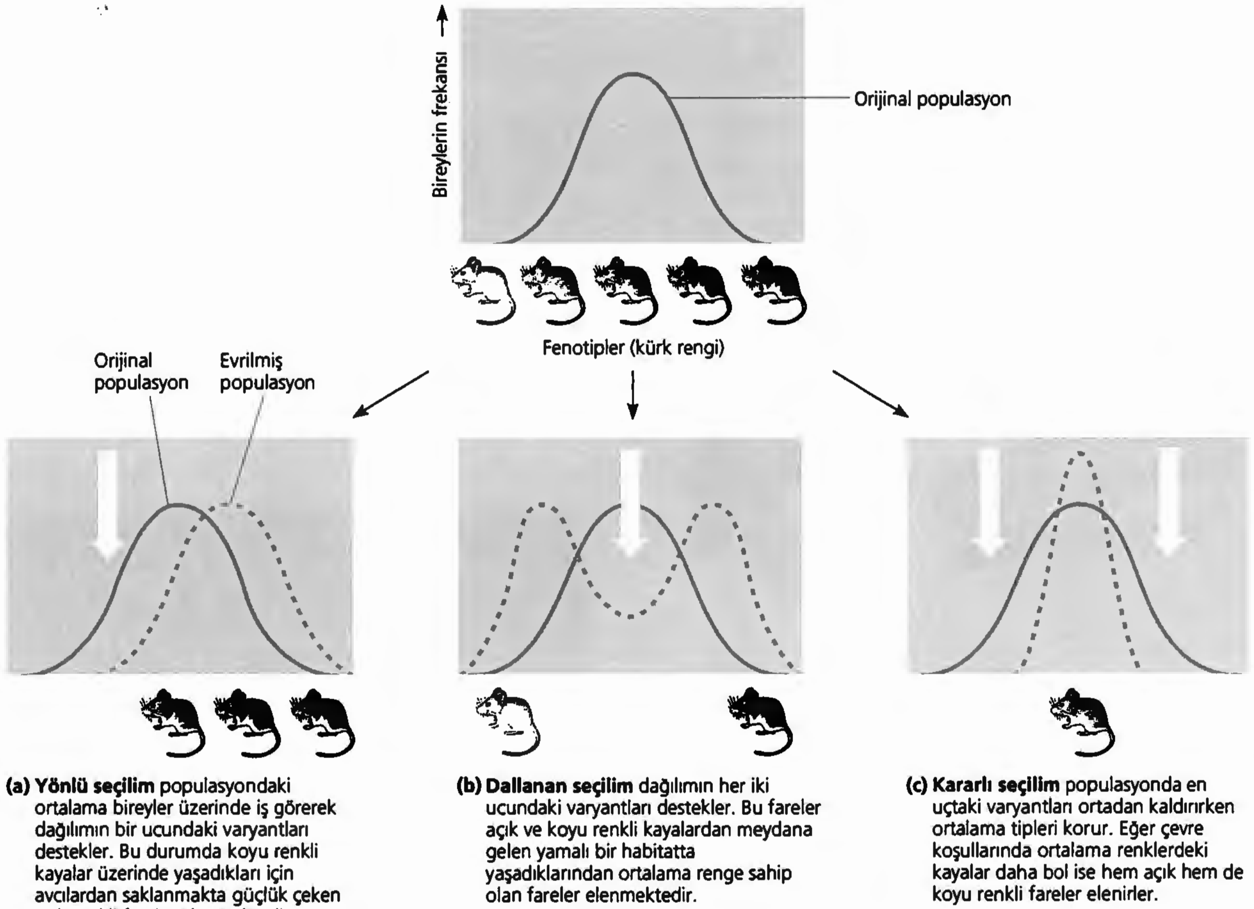
Doğal seçilim bir populasyonda hangi fenotiplerin desteklendiğine göre kalıtılabilen özelliklerin frekans dağılımını üç farklı şekilde değiştirebilir. Bu üç seçilim tipi yönlü seçilim, dallı seçilim ve kararlı seçilim olarak isimlendirilmektedir.

Yönlü seçilim bir fenotipik dağılımda ekstrem uçlardan birindeki bireyler, koşullar tarafından tercih edildiğinde ortaya çıkar; böylece fenotipik karakterin populasyon frekans eğrisini bir yönden diğerine değiştirir (**Şekil 23.13a**). Yönlü seçilim sıklıkla bir populasyonun çevresel koşulları değiştiğinde ya da bir populasyonun üyeleri yeni (ve farklı) bir habitata göç ettiğinde ortaya çıkar. Örneğin besin olarak kullanılan uygun tohum büyüklüklerindeki bir artış, Galápagos ispinozlarının bir populasyonunda gaga genişliğinin artmasına neden olur (bakınız Şekil 23.1).

Dallanan seçilim (**Şekil 23.13b**) koşullar bir fenotipik dağılımda her iki ekstrem fenotipe sahip bireyleri, ortalama fenotipi oluşturan bireylere göre daha fazla oranda desteklediğinde ortaya çıkar. Bu konuda Kamerun'da üyeleri iki farklı gaga büyüklüğüne sahip siyah halkalı tohum kıran ispinozlara ait bir populasyon örnek verilebilir. Küçük gagalı kuşlar, genellikle yumuşak tohumlar ile beslenirken büyük gagalılar sert tohumları kırmaya özelleşmişlerdir. Orta boyutta gagaya sahip olan kuşlar her iki tohum tipini de kırmakta başarısız oldukları için daha düşük göreceli uyuma sahiptirler.

Kararlı seçilim (**Şekil 23.13c**) her iki ekstrem fenotipin aleyhine çalışarak ortalama değişkenleri destekler yönde iş görür. Bu seçilim tipi varyasyonu azaltır ve belirli bir fenotipik karakterin kararlılığını muhafaza eder. Örneğin insan türünde çoğu bebeğin ağırlığı 3-4 kg (6.6-8.8 pound) aralığındadır; bu değerden daha hafif ve daha ağır bebeklerde yüksek oranda ölüm görülür.

Hangi seçilim tipi olduğuna bakılmaksızın temel mekanizmanın aynı olduğunu söyleyebiliriz. Seçilim, kalıtsal fenotipik özellikleri diğer bireylere göre daha yüksek oranda üreme başarısına ulaşan bireyleri destekler.



(a) Yönlü seçilim populasyondaki ortalama bireyler üzerinde iş görerek dağılımın bir ucundaki varyantları destekler. Bu durumda koyu renkli kayalar üzerinde yaşadıkları için avcılardan saklanmakta güçlük çeken açık renkli fareler elenmektedir.

(b) Dallanan seçilim dağılımın her iki ucundaki varyantları destekler. Bu fareler açık ve koyu renkli kayalardan meydana gelen yamalı bir habitatta yaşadıklarından ortalama renge sahip olan fareler elenmektedir.

(c) Kararlı seçilim populasyonda en uçtaki varyantları ortadan kaldırırken ortalama tipleri korur. Eğer çevre koşullarında ortalama renklerdeki kayalar daha bol ise hem açık hem de koyu renkli fareler elenirler.

▲ **Şekil 23.13 Seçilim tipleri.** Bu durumlar tüy rengi açık renkten koyu renge doğru evrimleşen kalıtsal varyasyona sahip hipotetik bir fare populasyonunda üç farklı yolu anlatmaktadır. Grafikler zaman içerisinde farklı tüy renklerine sahip bireylerin frekanslarının nasıl değiştiğini göstermektedir. Şekildeki beyaz oklar belirli fenotiplerin üzerindeki seçilim baskısını ifade etmektedir.

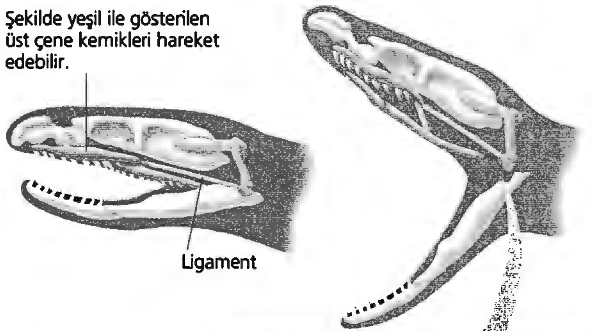
BAĞLANTI KUR *Sayfa 461'deki Şekil 22.13'e bakınız. İncelenen böcek populasyonlarında hangi tip seçilim görülmektedir? Açıklayınız.*

Adaptif Evrimde Doğal Seçilimin Anahtar Rolü

Organizmaların adaptasyonlarına çok çarpıcı örnekler verilebilir. Mürekkepbalıkları, örneğin renklerini çok hızlı değiştirme yeteneğine sahiptirler ve böylece farklı arka planlarda gözden kaybolabilirler. Bir diğer örnek yılanların çarpıcı çene yapılarıdır (**Şekil 23.14**); bu çene yapısı sayesinde kendi başlarından çok daha büyük avları yutabilirler (aynı şeyi karşılaştırmak adına bir insanın bütün bir karpuzu yuttuğunu düşünebilirsiniz). Soğuk koşullarda işlev gösterebilen bir enzimin farklı çeşidi gibi diğer adaptasyonlar (bakınız Şekil 23.5) görsel olarak daha az etkileyici olsa da hayatta kalma ve üreme için son derece önemlidirler.

Bu tip adaptasyonlar doğal seçilim tarafından zaman içerisinde üreme ve hayatta kalmayı mümkün kılan allellerin frekansı arttıkça kademeli olarak fazlalaşabilecektir. Desteklenen özellikleri artan bireylerin oranı fazlalaştıkça bir tür ile onun çevresi arasındaki uyum da artacak yani adaptif evrim ortaya çıkacaktır. Diğer yandan Bölüm 22'de de incelediğimiz gibi bir organizmanın çevresindeki fiziksel ve biyolojik bileşenler zaman içerisinde değişebilir. Yani bir organizma ile çevresi arasındaki "iyi" uyum kararlı bir hal değildir ve bu da adaptif evrimin sürekli ve dinamik bir süreç olmasına yol açar.

Peki, populasyonlardaki evrimsel değişimin diğer iki önemli mekanizması olan genetik sürüklenme ve gen akışı nasıl iş görür? Bunların her ikisi de aslında organizmalar ile onların çevresi arasında uyumu medyana getiren allellerin frekanslarını arttırır ancak bunu kararlı bir biçimde yapmaz. Genetik sürüklenme yararlı allellerin frekansının artmasına yol açabilir; ancak aynı zamanda böyle bir allelin frekansının azalmasına da sebep olabilir. Benzer şekilde gen akışı avantajlı olduğu kadar dezavantajlı allellerin de girişini sağlayabilir. Doğal seçilim adaptif evrimi kararlı biçimde destekleyen yegâne evrimsel mekanizmadır.





Pek çok karasal omurgalının kafatası kemikleri birbirlerine görece daha sıkı bağlıdır. Bu da çene hareketlerini sınırlar. Bunun aksine yılanların çoğunda üst çenede hareket edebilen kemikler başlarında daha büyük besinleri yutabilmesini sağlar.

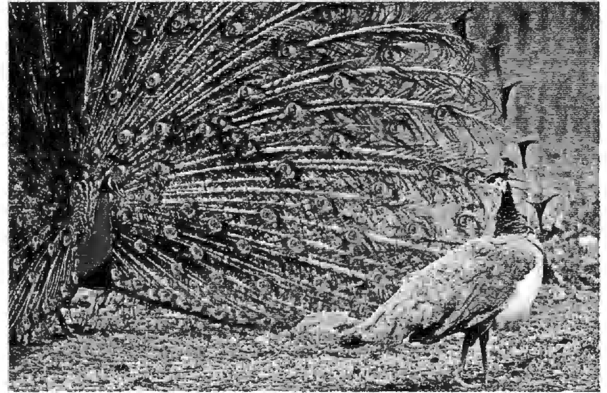
▲ **Şekil 23.14 Yılanlarda hareket edebilen çene kemikleri.**

Eşeysel Seçilim

Charles Darwin belirli kalıtsal özelliklere sahip bireylerin diğer bireylere göre daha kolay eş bulabildiği bir seçilim tipi olan **eşeysel seçilimin** etkisini ilk inceleyen bilim adamıdır. Eşeysel seçilim ikincil eşeysel özelliklerin iki cinsiyet arasında farklılığı olan **eşeysel dimorfizme** neden olabilir (**Şekil 23.15**). Bu farklılıklar büyüklük, renk, görünüm ve davranışlarda ortaya çıkabilir.

Eşeysel seçilim nasıl iş görür? Çeşitli şekillerde ortaya çıkabilir. **Eşey-içi seçilim** yani aynı cinsiyetteki seçilimde bir cinsiyetteki bireyler karşıt eşeydekiler ile eşleşmek için doğrudan rekabet halindedirler. Birçok türde eşey içi seçilim erkekler arasında görülür. Örneğin tek bir erkek birey bir grup dişiyi himaye eder ve diğer erkeklerin bunlarla eşleşmesini engeller. Bu erkek konumunu daha küçük, daha zayıf ya da daha az saldırgan erkekler ile mücadele ederek korur. Sıklıkla bu erkek rakiplerini uzakta tutan törensel özellikleri yansıtmakta olan fizyolojik donanımlara sahiptir. Ancak mümkün olduğunca kendi uyumunu azaltacak biçimde yaralanma riski almaz (bakınız Şekil 51.22). Eşey-içi seçilim halka kuyruklu lemurlar ve geniş burunlu yılanbalıkları gibi bazı türlerde dişiler arasında da gözlenmiştir.

Eşeyler-arası seçilim ya da diğer adıyla *eşey seçiminde* ise bir cinsiyetten bireyler (genellikle dişiler) eş seçimini ger-



▲ **Şekil 23.15 Eşeysel dimorfizm ve eşeysel seçilim.** Tavus kuşu erkekleri (yukarıda solda) ve dişileri (yukarıda sağda) büyük oranda eşeysel dimorfizm gösterirler. Rekabet halindeki erkekler arasında ortaya çıkan eşey içi seçilim sonrası dişiler en gösterişli erkeği seçerken eşeyler arası seçilim gözlenir.

çekleştirir. Pek çok halde dişinin seçimi erkeğin görünüm ya da davranışlarına bağlıdır (bakınız Şekil 23.15). Darwin'in eş seçimi ile ilgili bulgularına göre erkeklerdeki bu abartılı görünümler pek çok koşulda uyumsal değildir ve oldukça risklidir. Örneğin parlak tüyler nedeni ile erkek kuşlar avcılar tarafından daha kolay fark edilirler. Ancak böylesi özellikler bir erkeğin eş bulmasına yardım ediyorsa ve bu durum avlanma riskine göre daha faydalı ise sonuçta toplam üreme başarısını arttırdığından parlak tüy rengi ve dişiler tarafından eş seçimi yapılması sürekli hale gelmektedir.

Erkeklerdeki bazı özelliklerin dişi tarafından tercih edilmesinde ilk adım nasıl oluşmuştur? Bir hipoteze göre dişiler "iyi genler" ile ilişkili erkek özelliklerini tercih ederler. Eğer dişiler tarafından tercih edilen özellik erkeğin toplam genetik kalitesini yansıtıyor ise hem erkeğin özelliği hem de dişinin tercihine ait frekans artacaktır. **Şekil 23.16**'da bu hipotezin gri ağaç kurbağalarında (*Hyla versicolor*) test edildiği bir deney anlatılmaktadır.

Diğer araştırmacılar çeşitli kuş türlerinde dişiler tarafından tercih edilen özelliklerin erkeğin genel sağlığı ile yakından ilintili olduğunu göstermişlerdir. Burada yine dişi tercihinin sağlam bağışıklık sistemini yansıtan allelleri gösteren "iyi genler" nedeni ile ortaya çıktığını görebiliyoruz.

Genetik Varyasyonun Korunması

Populasyonlardaki genetik varyasyonun bir kısmı seçici bir avantaj ya da dezavantaj oluşturmayan DNA sekansındaki farklılıklar olan **nötr varyasyonlar** biçiminde ortaya çıkar. Ancak varyasyon seçilim tarafından etkilenen lokuslarda da bulunabilir. Doğal seçilimin tüm desteklenmeyen allelleri bu lokuslardan ayıklayarak genetik çeşitliliği azaltmasını ne önler? Yönlü ve kararlı seçilimin varyasyonu azaltma yönündeki eğilimleri, onun koruyan ya da restore eden mekanizmalarla karşılaşır.

Diploitlik

Diploid ökaryotlarda genetik varyasyonun önemli bir kısmı çekinik alleller halinde seçilimin baskısından korunur. Çekinik alleller baskın karşılıklarına göre daha az tercih edilir hatta mevcut çevresel koşullarda zararlı bile olabilir; ancak heterozigot bireylerde saklanarak yayılabilirler. Bu gizli varyasyon, ancak her iki ebeveyn de aynı çekinik alleli taşıdığında ve bu iki kopya aynı zigotta buluştuğunda doğal seçilimden etkilenirler. Bu durum çekinik allelin frekansının çok düşük olduğu nadir hallerde görülür. Heterozigotların koruması sayesinde, mevcut koşullarda desteklenmeyen ancak çevresel koşullar değiştiğinde yeni faydalar sağlayabilecek dev bir allel havuzunun oluşması sağlanır.

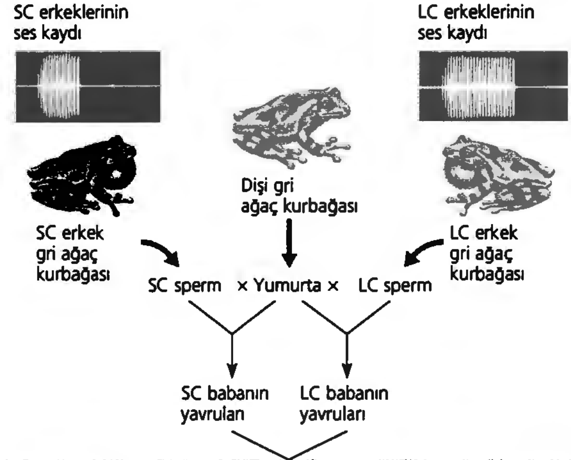
Dengeleyici Seçilim

Seçilimin kendisi de bazı lokuslarda varyasyonu koruyabilir. **Dengeleyici seçilim**, doğal seçilim bir populasyonda iki ya da daha fazla form oluşturduğunda ortaya çıkar. Bu seçi-

▼ **Şekil 23.16** SORGULAMA

Dişiler eşlerini "iyi genleri" ifade eden özelliklere göre mi seçerler?

DENEY Dişi gri ağaç kurbağaları *Hyla versicolor* daha uzun eşleşme çağrıları yapabilen erkekler ile çiftleşmeyi tercih ederler. Missouri Üniversitesinden Allison Welch ve arkadaşları uzun eşleşme çağrısı yapabilen erkeklerin (LC) kısa çağrılı (SC) erkeklere göre genetik içerik bakımından daha üstün olup olmadığını araştırdılar. Araştırmacılar her bir dişinin yumurtalarının yarısını LC bir erkekten alınan spermler ile ve kalan yumurtaları da SC bir erkekten alınan spermler ile döllediler. Sonuçta ortaya çıkan yarı özdeş yavrular aynı çevre koşullarında yetiştirildiler ve iki yıl boyunca "konserleri" kayda alınarak çeşitli ölçümler yapıldı.



Bu yarı-özdeş yavruların hayatta kalma ve büyüme oranları karşılaştırılmıştır.

BULGULAR

Yavruların performansı	1995	1996
L. hayatta kalma	LC daha iyi	NSD
L. büyüme	NSD	LC better
Metamorfoz zamanı	LC daha iyi (daha kısa)	LC daha iyi (daha kısa)

NSD = Anlamlı fark yok; LC daha iyi= LC erkeklerin yavruları SC erkeklerin yavrularından daha iyidir.

SONUÇ Babası LC olan yarı özdeşler, babası SC olanlara göre çok daha başarılı olduklarından araştırma grubu, erkeklerde eşleşme çağrısı süresinin erkeğin toplam genetik kalitesinin bir göstergesi olduğu sonucuna vardı. Bu sonuç dişilerde eş seçiminin erkeğin "iyi genleri" olduğunu gösteren özelliklere bağlı biçimde yapıldığı hipotezini desteklemektedir.

KAYNAK A.M. Welch vd., Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs, *Science* 280:1928-1930 (1998).

EYLEMDEKİ SORGULAMA In action: ISP bölümündeki orijinal makaleyi okuyup analiz edin.

EĞER ÖYLE İSE? Araştırmacılar neden her bir dişi kurbağanın yumurtalarını farklı erkekler tarafından döllenmesi için iki gruba ayırdılar? Neden her bir dişiyi başka bir erkek kurbağa ile eşleştirmediler?

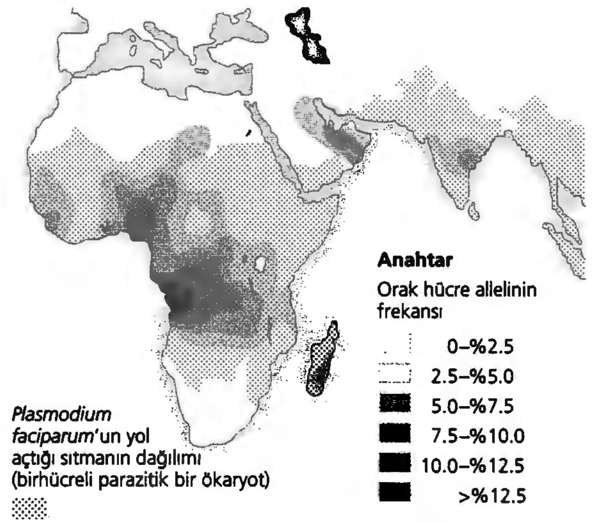
lim tipi heterozigot avantajı ve frekansa bağlı seçilim halinde gözlenir.

Heterozigot Avantajı Belirli bir lokusta heterozigot olan bireyler homozigot olanlara göre daha yüksek uyuma sahipse bunlarda heterozigot avantajı vardır denir. Böylesi hallerde doğal seçilim bu lokusta iki ya da daha fazla alleli korur. Burada dikkat edilirse heterozigot avantajından bahsedilirken fenotip değil *genotip* kastedilmektedir. Böylece heterozigot avantajı genotip ve fenotip arasındaki ilişkilere bağlı olarak kararlı ya da yönlü seçilim gösterebilir. Örneğin bir heterozigotun fenotipi, her iki homozigota göre ortalama fenotipleri oluşturuyor ise bu durumda heterozigot avantajı kararlı seçilim halinde ortaya çıkar.

İnsanlarda kırmızı kan hücrelerinde oksijen taşıyıcı bir protein olan hemoglobinin alt birimindeki β polipeptidini kodlayan lokusta görülen heterozigot avantajını örnek verebiliriz. Homozigot bireylerde bu lokustaki belirli bir çekinik allel orak hücre hastalığına yol açmaktadır. Orak hücre hastası olan insanların kırmızı kan hücreleri düşük oksijen koşullarında tıpkı kılcal damarlar içindeymiş gibi yapısal olarak bozulmaya uğramıştır ya da *orak* biçimini almıştır (bakınız Şekil 5.21). Bu orak hücreler bir araya gelerek yapışırlar ve kılcal damarlardaki kan akışını durdurarak böbrek, kalp ve beyin gibi organlarda çok ciddi hasarlara yol açarlar. Her ne kadar heterozigotlarda da bazı kırmızı kan hücreleri orak biçimini alsa da bu durum orak hücre hastalığına yol açacak miktarda değildir.

Orak hücre alleli bakımından heterozigot olanlar, kırmızı kan hücrelerini enfekte eden bir parazitin neden olduğu bir hastalık olan sıtmanın olumsuz etkilerine karşı korunmaktadırlar (bakınız Şekil 28.10). Bu kısmi koruma, vücut orak hücre yapısında kırmızı kan hücrelerini yok ederek aynı anda taşıdığı paraziti de öldürdüğü için meydana gelir (ancak normal kırmızı kan hücrelerinde bulunan parazitler bu durumdan etkilenmezler). Sıtmadan korunma özellikle bu hastalığın ölümcül etkisi olduğu tropikal bölgelerde son derece önemlidir. Bu tip bölgelerde seçilim, sıtmanın etkilerine daha hassas olan homozigot baskın bireyler ve ayrıca orak hücre hastalığı gelişen homozigot çekinik bireylere göre heterozigotları destekler. Afrika'da orak hücre allelinin frekansı sıtma parazitinin en yaygın olduğu bölgelerde genellikle daha yüksektir (**Şekil 23.17**). Bazı populasyonlarda böylesi zararlı bir allel için oldukça yüksek sayılabilecek bir oranda gen havuzundaki hemoglobin allellerinin %20'sini içermektedir.

Frekansa Bağlı Seçilim **Frekansa bağlı seçilimde** bir fenotipin uyumu onun populasyonda ne kadar yaygın olduğuna bağlıdır. Afrika'da Tanganyika Gölü'nde yaşayan pul-yiyen balığını (*Perissodus microlepis*) inceleyerek açıklamaya çalışalım. Bu balıklar avları olan diğer balıklara arka kısımlarından saldırarak yan kısımlarındaki pulları yerlerinden koparırlar. Bu noktada konumuz açısından ilginç olan pul-yiyen balıklarında bazılarının sola yatık ağızlı bazılarının ise sağa yatık ağızlı olmalarıdır. Basit Mendel kalıtımı ile ortaya çıkan bu fenotiplerde sağa yatık ağız alleli, sola yatık ağız alleline baskındır. Sola



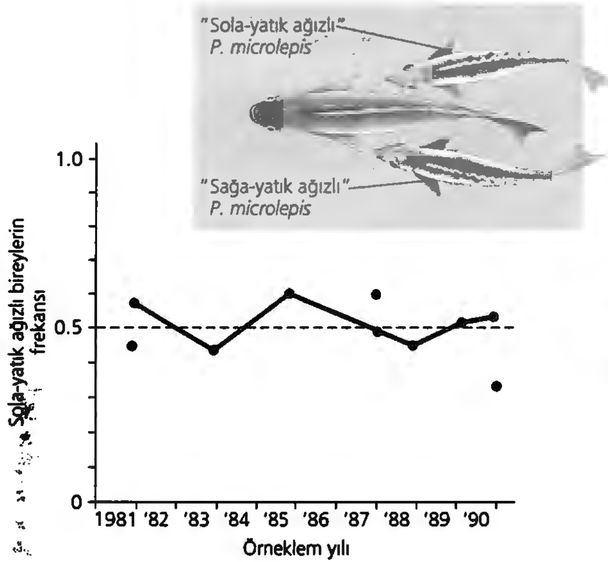
▲ **Şekil 23.17 Sıtma ve orak hücre allelinin haritası.** Orak hücre alleli Afrika'da çok yaygındır; ancak bu, sıtmaya karşı korunmada yardımcı olan tek heterozigot avantajı olayı değildir. Başka lokuslardaki alleller (bu haritada gösterilmemiştir) sıtmanın yaygın görüldüğü Akdeniz ve Güney doğu Asya'daki populasyonlarda heterozigot avantajı ile korunurlar.

yatık ağızlı balıkların ağzı sol kısma doğru kıvrık olduğundan her zaman avlarının sağ taraflarına saldırırlar (**Şekil 23.18**). (Bunun neden böyle olduğunu anlayabilmek için alt çenenizi kıvırarak dudaklarınızı sola doğru bükün ve daha sonra arkasından yaklaştığınız bir balığın sol tarafını ısırmaya çalışın.) Benzer şekilde sağa yatık ağızlı balıklar da her zaman soldan saldırırlar. Av durumunda olan türler ise gölde pul-yiyen balıklarının hangi fenotipi daha fazla sayıda ise ona göre bir koruma şekli geliştirirler. Böylece değişik yıllarda seçilim hangi ağız tipi daha az yaygın ise o yönde destek olur. Sonuç olarak sola ve sağa yatık ağızlı balıkların frekansı zaman içinde dengelenir (frekansa bağlı olarak) ve her fenotipin frekansının %50'ye yakın olmasını sağlar.

Doğal Seçilim Neden Mükemmel Organizmalar Şekillendirmeyebilir

Doğal seçilim uyum tarafından yönlendirildiği için doğa, yaşam şekillerine "mühendislik açısından" daha az ideal uyum gösteren organizma örnekleri ile doludur. Bunun çeşitli nedenleri bulunmaktadır.

1. **Seçilim yalnızca var olan varyasyonlar üzerinde etkilidir.** Doğal seçilim yalnızca populasyonda o anda mevcut bulunan fenotipler arasında en iyi uyum sağlamış olanı destekler. Bu canlı, ideal özelliklere sahip olmayabilir. Yeni avantajlı alleller ihtiyaçlara göre ortaya çıkmaz.
2. **Evrim geçmişe ait durumlar ile sınırlıdır.** Her tür, atasal formlardan değişim yolu ile kökenlenir. Evrim ile atasal formdan parçalar kopartılıp bu parça-



▲ **Şekil 23.18 Pul-yiyen balıklarında (*Perissodus microlepis*) frekansa bağlı seçilim.** Japonya'daki Kyoto Üniversitesinden Michio Hori sola yatık ağızlı bireylerin frekansının düzenli bir şekilde artıp azaldığını fark etmiştir. Üreyen erişkinlerin fenotiplerinin incelendiği üç farklı zaman diliminin her birinde üreyen erişkinlerin fenotipi daha önce populasyonda yaygın olan formun karşıtı olarak ortaya çıkmaktadır (yeşil nokta ile gösterilen). Bu durumda sola yatık ağızlı bireylerin sayısı arttığında seçilim sağa yatık ağızlı bireyleri desteklemekte ve daha sonra da bunun tam tersi olmaktadır.

? *Araştırmacılar hangi fenotipin seçilim tarafından desteklendiğini anlayabilmek için neyi ölçmüşlerdir? Bu seçimi sağlayan nedir? Açıklayınız.*

dan yepyeni karmaşık yapılar inşa etmez. Bunun yerine ortaya çıkan yapıların yeni duruma uyum sağlamasını temin eder. Eğer karada yaşayan bir hayvanın uçmanın daha avantajlı olduğu bir çevreye uyum sağladığını hayal edersek bu durumda bu hayvanda kanat görevini görecek fazladan bir çift üyenin oluşmasını beklerdik. Ancak evrim bu şekilde iş görmez, bunun yerine organizmanın sahip olduğu özellikler üzerinde çalışır. Bu nedenle kuşlarda ve yarasalarda bu organizmalar uçamayan atalardan köken aldığı için mevcut üye çiftleri uçma için gerekli yeni fonksiyonları üstlenirler.

3. **Adaptasyonlar genellikle uzlaşmacıdır.** Her organizma birçok farklı şey yapmak zorundadır. Bir ayıbalığı, zamanının bir kısmını kayalar üzerinde geçirir. Eğer yüzgeçleri yerine bacakları olsaydı muhtemelen daha iyi yürüyecekti ancak bu durumda iyi yüzemeyecekti. Biz insanlar esnekliğimizi ve atletik yapımızı kavrayabilen ellerimize ve esnek bacaklarımıza borçluyuz; ancak bu yapılar burkulamaya uygun, kas ezilmelerine müsait ve çıkmaları kolaylaştırıcı yapılardır. Böylesi yapısal değişiklikler çeviklik ile uzlaşmayı temin eder. **Şekil 23.19**'da evrimsel uzlaşıya ait başka bir örnek gösterilmektedir.



▲ **Şekil 23.19 Evrimsel uzlaşma.** Túngara kurbağasının karşıt eşeyin dikkatini çekmek için yüksek sesler çıkartması aynı zamanda çevredeki tehlikeli unsurların da ilgisini çekmektedir - bu örnekte, bir yarasa avını yakalarken görülmektedir.

4. **Şans, doğal seçilim ve çevrenin etkileşimi.** Şans etkisi populasyonların evrimsel tarihini etkileyebilir. Örneğin bir fırtına, böcek ya da kuşları yüzlerce kilometre taşıyarak okyanus üzerindeki bir adaya fırlatabilir, rüzgâr bu yeni çevre koşuluna en iyi uyum sağlayacak bireyleri taşımak zorunda değildir. Bu nedenle kurucu populasyonun gen havuzunda bulunan alleller "geride kalan" allellere göre yeni çevre koşullarına daha iyi uyum sağlamak zorunda değildir. Buna ek olarak belirli bir bölgedeki çevre koşulları önceden tahmin edilmeksizin yıldan yıla farklılık göstererek organizma ile mevcut çevre koşulları arasındaki en iyi uyumu sağlayacak adaptif evrimin sınırlarını belirler.

Bu dört özellik yüzünden evrim mükemmel organizmaları ortaya çıkarmayabilir. Doğal seçilim "bundan daha iyi" temelinde çalışır. Aslında oluşturduğu çok sayıda mükemmel olmayan organizmada evrimin kanıtlarını görebiliriz.

KAVRAM KONTROLÜ 23.4

1. Kısır bir katırın göreceli uyumu nedir? Açıklayınız.
2. Doğal seçilimin neden adaptif evrime kararlı bir biçimde yol açan yegâne evrimsel mekanizma olduğunu açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Belirli bir lokusta ekstrem bir fenotipe (homozigotlardan daha büyük olan) ve bu nedenle de seçilim avantajına sahip heterozigotların olduğu bir populasyon düşünelim. Böyle bir durumda yönlü dallanan ve kararlı seçilimden hangisi ortaya çıkar? Cevabınızı açıklayınız.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Orak hücre alleli bakımından heterozigot olan bireyler sıtma görülmeyen bölgelerde destekler ya da desteklemez yönde seçilime uğrarlar mıydı? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

23 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 23.1

Genetik varyasyon evrimin oluşmasını mümkün kılar (s. 469-473)

- **Genetik varyasyon** bir populasyondaki bireyler arasındaki genetik farklılıkları ifade eder.
- Genetik varyasyonun temelini sağlayan nükleotid farklılığı yeni alleller ve yeni genler oluşturan mutasyon ve diğer süreçler ile ortaya çıkar.
- Yeni genetik değişkenler kısa kuşak süresine sahip organizmalarda hızlı biçimde ortaya çıkar. Eşeyli üreyen organizmalarda bireyler arasındaki genetik farklılıkların çoğu krossing over, kromozomların bağımsız açılımı ve döllenme sonucu meydana gelir.

? *Biyologlar neden gen çeşitliliği ve nükleotid çeşitliliğini tahmin etmeye çalışırlar ve bu tahminler neyi ifade eder?*

KAVRAM 23.2

Hardy-Weinberg eşitliği bir populasyonun evrim geçirip geçirmediğini test etmek için kullanılabilir (s. 473-476)

- Bir **populasyon** tek bir türe ait yerel bir grup organizmadır, yani populasyondaki tüm allellerin yığılması sonucu oluşan kendi **gen havuzu** ile birleşmiştir.
- Hardy-Weinberg kuralı bir populasyondaki allel ve genotip frekanslarının eğer populasyon yeterince büyük, eşleşme rastgele ise, mutasyon oluşmuyorsa, gen akışı yoksa ve doğal seçilim görülmüyor ise sabit kalacağını ifade eder. Böyle bir populasyonda eğer p ve q belirli bir lokustaki muhtemel iki allelin frekansını ifade ediyor ise bu durumda p^2 homozigotlardan birinin frekansını, q^2 diğer homozigot tipinin frekansını ve $2pq$ da heterozigot genotipin frekansını ifade eder.

? *p ve q değerlerini gözlenen genotip frekanslarına bakarak hesaplamak ve ardından bu p ve q değerlerini populasyonun Hardy-Weinberg dengesinde olup olmadığını test etmek için kullanmak bir kısır döngü değil midir? Cevabınızı açıklayınız. (İpucu özel bir durumu inceleyin örneğin bir populasyonda 195 birey AA genotipinden, 10 tanesi Aa genotipinden ve 195'i de aa genotipinden olsun.)*

KAVRAM 23.3

Doğal seçilim, genetik sürüklenme ve gen akışı bir populasyonda allel frekanslarının değişmesini sağlayabilir (s. 476-480)

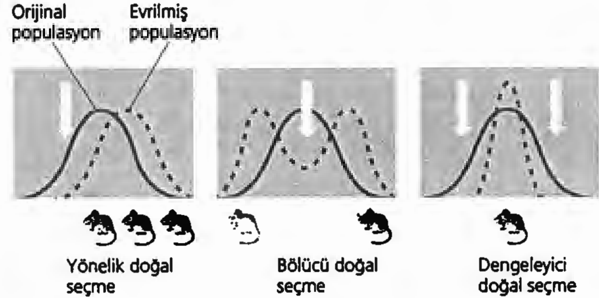
- Doğal seçilimde belirli kalıtsal özelliklere sahip bireyler bu özelliklere sahip olmaları *nedeniyle* başka bireylere göre daha yüksek hayatta kalma ve üreme oranına sahiptirler.
- **Genetik sürüklenmede** allel frekanslarındaki kuşaklar boyu oluşan şansa bağlı dalgalanmalar genetik çeşitliliğin azalmasına yol açarlar.
- Allellerin populasyonlar arasında taşınması olan **gen akışı** zamanla populasyonlar arasındaki genetik farklılığın azalmasına yol açarlar.

? *Çok farklı çevresel koşullarda yaşayan coğrafik olarak izole olmuş iki küçük populasyon benzer yollar ile evrimleşebilir mi? Açıklayınız.*

KAVRAM 23.4

Doğal seçilim tutarlı biçimde adaptif evrime neden olan tek mekanizmadır (s. 480-485)

- Bir organizma başka bir organizmaya göre daha verimli soylar oluşturabiliyor ise bu ikinci organizmaya göre daha fazla **göreceli (nispi) uyuma** sahiptir. Doğal seçilim tipi seçilimin fenotip üzerinde nasıl bir etkisi olduğuna göre belirlenir (aşağıdaki grafikte çizilen beyaz oklar populasyon üzerindeki seçilim baskısını ifade eder).



- Genetik sürüklenme ve gen akışının aksine doğal seçilim hayatta kalma ve üreme başarısı sağlayan allellerin frekansını sürekli olarak arttırır bu nedenle organizmalar ve çevreleri arasındaki uyumun artmasını temin eder.
- **Eşeysel seçilim** eşleşmede bireylere avantaj sağlayan ikincil eşeysel karakterlerdeki evrimsel değişimdir.
- Seçilimin baskılayıcı etkisine rağmen populasyonlarda yoğun oranda genetik varyasyon bulunur. Bu varyasyonun bir kısmı **nötr varyasyon** biçimindedir; başka varyasyon şekilleri de diploitlik ve dengeli seçilimle desteklenir.
- Evrimi baskılayan unsurlar vardır: doğal seçilim yalnızca mevcut varyasyon üzerinde iş görebilir; yapılar atasal anatominin değişmesi sonucu ortaya çıkar; adaptasyonlar sıklıkla uzlaşmacıdır ve şans, doğal seçilim ve çevre etkileşim halindedir.

? *Eş bulmak için dişiler arasında rekabet olan bir türde ikincil eşeysel özellikler açısından erkek ve dişiler nasıl farklılık gösterirler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAMA

1. Doğal seçilim allel frekanslarını değiştirir; çünkü bazı .... diğerlerine göre hayatta kalma ve üremede daha başarılıdırlar.
   a. alleller
   b. lokuslar
   c. gen havuzları
   e. bireyler
   d. türler
2. Tek yumurta ikizleri dışında iki insan genetik olarak aynı değildir. İnsanlar arasındaki genetik varyasyonun temel kaynağı,
   a. izleyen kuşaklarda ortaya çıkan yeni mutasyonlardır.
   b. populasyonun küçüklüğüne bağlı olarak ortaya çıkan genetik sürüklenmedir.
   c. eşeyli üreme sırasında allellerin karışımıdır.
   d. populasyon içindeki coğrafik varyasyondur.
   e. çevresel koşulların etkisidir.
3. Ortalama kanat uzunluğuna sahip serçelerin güçlü fırtınalarda daha uzun ya da daha kısa kanatları olanlara göre daha yüksek oranda hayatta kalabilmesi şu şekilde açıklanabilir:
   a. darboğaz etkisi
   b. dallanan seçilim
   c. frekansa bağlı seçilim
   d. nötr varyasyon
   e. kararlı seçilim

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

4. Bir lokusun nükleotid çeşitliliği %0 ise bu lokustaki gen çeşitliliği ve allellerin sayısı nedir?
   a. gen çeşitliliği = %0; allellerin sayısı = 0
   b. gen çeşitliliği = %0; allellerin sayısı = 1
   c. gen çeşitliliği = %0; allellerin sayısı = 2
   d. gen çeşitliliği > %0; allellerin sayısı = 2
   e. daha fazla bilgi olmaksızın gen çeşitliliği ve allellerin sayısı tahmin edilemez.

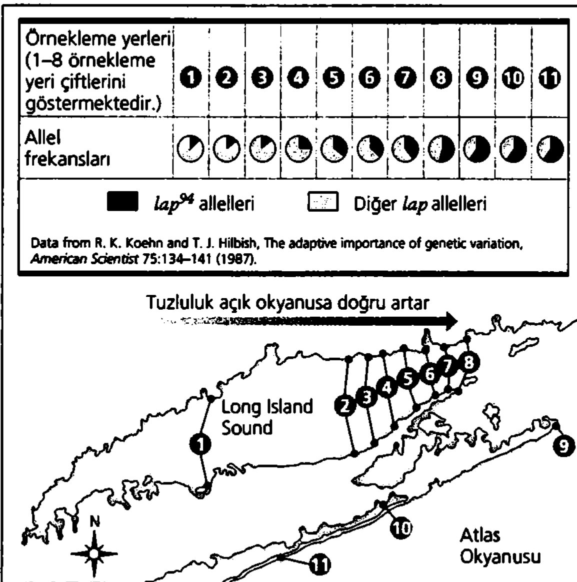
5. 1 nolu populasyonda bütün genotipleri *A1A1* olan 40 birey bulunmaktayken 2 nolu populasyonda tüm genotipleri *A2A2* olan 25 birey bulunmaktadır. Bu populasyonların birbirlerinde çok uzakta bulunduğunu ve çevresel koşullarının çok benzer olduğunu varsayalım. Burada verilen bilgiye dayanarak gözlenen genetik çeşitlilik, büyük ihtimalle aşağıdakilerden hangisine örnektir?
   a. genetik sürüklenme.
   b. gen akışı.
   c. bölücü seçme.
   d. ayırıcı varyasyon.
   e. yönlü seçilim.

6. Bir sirkesineği populasyonunda bulunan bir genin *A1* ve *A2* olmak üzere iki alleli vardır. Yapılan çalışmalar populasyonda üretilen gametlerin %70'inde *A1* alleli bulunduğunu göstermektedir. Eğer populasyon Hardy-Weinberg eşitliğinde ise hem *A1* hem de *A2* allelierini taşıyan sineklerin oranı nedir?
   a. 0.7 b. 0.49 c. 0.21 d. 0.42 e. 0.09

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Yaşayan organizmalardaki hata ve eksikliklerle ilgili evrimsel süreç, nasıl işler?

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   ÇİZİNİZ New York Stonybrook Devlet Üniversitesinden Richard Koehn ve Güney Carolina Üniversitesinden Thomas Hilbish New York Long Island çevresinde yaşayan *Mytilus edulis* türü midyelerdeki genetik varyasyonu incelediler. Midyenin vücudundaki su - tuz dengesini düzenlemekten sorumlu bir enzimi kodlayan belirli bir allelin (*lap*[94]) frekansını ölçtüler. Araştırmacılar tuzluluğun yüksek oranda değişiklik gösterdiği Long Island Sound bölümündeki ve tuzluluğun daha sabit olduğu açık okyanusa bakan kısımlardaki örneklem alanlarından elde ettikleri verilerini bir dizi grafik ile gösterdiler:



(Soru 8 devam ediyor)

lap[94]'ün frekansını buradaki grafiklere bakarak tahmin etme yolu ile 11 örneklem alanı için bir veri tablosu oluşturunuz. (*İpucu:* grafikteki taralı alanın oranını hesaplarken bir saate bakıyormuş gibi düşünebilirsiniz.) Bu aşamadan sonra 1-8 nolu bölgelerin frekansını Long Island Sound'da (güney batıdan kuzey doğuya doğru) bu allelin frekansının artan tuzluluğa bağlı olarak nasıl değiştiğini göstermek amacı ile grafik haline getiriniz. 9-11 nolu kısımlardan elde edilen veriyi Sound boyunca elde edilen veri ile karşılaştırırsanız nasıl bir değişim gözlemlersiniz?

Veride gözlemlediğiniz durumu açıklayan ve aşağıdaki gözlemlerden sorumlu olan bir hipotez oluşturunuz: (1) *lap*[94] alleli yüksek tuz konsantrasyonuna sahip suda midyenin ozmotik dengesinin düzenlemesine yardımcı olurken daha az tuzluluğa sahip yerde bunu kullanmak verimli olmamaktadır ve (2) midyeler kayalar üzerine yerleşip erişkin hale dönüşmeden önce uzun mesafelere yayılabilen larvalar üretirler.

9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Ortaya Çıkan Özellikler Orak hücre lokusundaki heterozigotlar hem normal hem de normal olmayan (orak hücreli) hemoglobin üretmektedirler (bakınız Kavram 14.4). Hemoglobin molekülleri bir heterozigotun kırmızı kan hücrelerinde bir araya geldiklerinde bazı hücreler kendilerini orak hücreli hale getiren görece yüksek oranda normal olmayan hemoglobin alırlar. Çok kısa bir şekilde (yaklaşık 100-150 kelime) bu moleküler ve hücresel olayların biyolojik organizasyonda bireysel ve populasyon düzeyinde ne gibi özelliklerin ortaya çıkmasına yol açtığını açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Bağlantılar Yapma Ödevi Hardy-Weinberg Kuralı (Bölüm 23) ve Allellerin Kalıtımı (Bölüm 14)

Deneysel Sorgulama Ödevi İspinozlarda Doğal Seçilim Çevre Koşulları Değiştiğinde mi Ortaya Çıktı?

BioFlix Ödevi Evrimin Mekanizmaları

Ödev Hardy-Weinberg Kuralı

Aktiviteler Eşeysel Rekombinasyondan Kaynaklanan Genetik Varyasyon • Hardy-Weinberg Kuralı • Evrimsel Değişimin Nedenleri • Doğal Seçilimin Üç Tipi

Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme testleri • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

24

Türlerin Kökeni



▲ **Şekil 24.1 Bu uçamayan kuş, yalıtılmış durumdaki Galápagos Adalarına yaşamak için nasıl geldi?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

24.1 Biyolojik tür kavramı üreme yalıtımının önemini vurgular

24.2 Türleşme, coğrafik ayrılma ile ya da ayrılma olmaksızın gerçekleşebilir

24.3 Hibrid zonları, üreme yalıtımına yol açan faktörleri ortaya koyar

24.4 Türleşme, hızlı ya da yavaş gerçekleşebilir ve az ya da çok sayıda gendeki değişikliklerden kaynaklanabilir

GENEL BAKIŞ

"Sırların Sırrı"

Darwin, Galápagos Adalarına, denizden karaya yakın zamanda geçmiş olan karasal formları keşfetmek için geldi. O, bu volkanik adaların jeolojik olarak genç olmalarına karşın, dünyada başka hiçbir yerde bulunmayan bitki ve hayvanlarla dolu olduğunu kaydetti **(Şekil 24.1)**. Daha sonra, bu türlerin de adalar gibi yeni olduğunu anladı. Darwin, günlüğüne şunları yazdı: "Hem mekan hem de zaman olarak, büyük gerçeğe—sırların sırrına—yani, bu Dünya'da yeni canlıların ilk ortaya çıkması olgusuna biraz daha yakınlaştık gibi."

Darwin'i büyüleyen "sırların sırrı", bir türün iki ya da daha fazla türe bölündüğü **türleşme** sürecidir. Türleşme, daha önce mevcut olan türlerden farklılaşmak suretiyle sürekli olarak yeni türlerin oluşumuna yol açtığından ve böylece canlılardaki çok muazzam çeşitlilikten sorumlu olduğu için Darwin'i (ve o zamandan beri birçok biyologu) büyüledi. Türleşme sadece türler arasındaki farklılıkları açıklamaz, aynı zamanda onlar arasındaki benzerlikleri de (canlıların birliği) açıklar. Bir tür, iki türe bölündüğü zaman, bu türler, ortak ata olan türden köken aldıkları için birçok özelliği paylaşır. Örneğin, DNA benzerlikleri, Şekil 24.1'de görmüş olduğunuz uçamayan karabatağın (*Phalacrocorax harrisi*), Amerika'da bulunan uçan karabatak ile yakın akraba olduğuna işaret etmektedir. Bu, uçamayan karabatağın ana karadan Galápagos'a göç eden atasal karabatak türünden köken almış olabileceğini akla getirmektedir.

Türleşme, aynı zamanda, bir populasyondaki allel frekansının zamanla değişimi olan **mikroevrim** ile tür seviyesinin üzerindeki evrimleşmenin geniş tarzı olan **makroevrim** arasında kavramsal köprü oluşturur. Makroevrimsel değişikliğin bir örneği, bir seri türleşme olayları sayesinde memeliler ya da çiçekli bitkiler gibi yeni canlı gruplarının ortaya çıkmasıdır. Mikroevrimesel mekanizmaları (mutasyon, doğal seçme, genetik sürüklenme ve gen akışı) Bölüm 23'de inceledik; Bölüm 25'de makroevrime döneceğiz. Bu bölümde, "köprüyü" -mevcut olanlardan yeni türlerin ortaya çıkmasını sağlayan mekanizmaları- inceleyeceğiz. Ancak, ilk olarak, "tür" dediğimiz zaman gerçekte neyi kastettiğimizi belirlememiz gerekir.

KAVRAM **24.1**

Biyolojik tür kavramı üreme yalıtımının önemini vurgular

Tür kelimesi, Latince'de "çeşit" ya da "görünüş" anlamına gelir. Günlük yaşamda, genellikle, köpek ve kedi gibi canlıların değişik "çeşitlerini" dış görünüşlerine göre ayırt ederiz. Fakat canlılar, bizim tür dediğimiz ayrı birimlere gerçekten bölünür mü, ya da bu sınıflandırma doğal dünyadaki düzeni kabul ettirmek için keyfi bir girişim midir? Bu soruya cevap vermek için, biyologlar, farklı canlı gruplarının sadece morfolojilerini (vücut formu) değil, fakat, daha az belirgin olan fizyoloji, biyokimya ve DNA sekansındaki farklılıkları da karşılaştırır. Sonuçlar, genellikle, morfolojik olarak farklı olan türlerin, gerçektende ayrı gruplar olduğunu, onların vücut formlarının yanı sıra birçok yönden de farklılaşmış olduğunu doğrulamaktadır.

Biyolojik Tür Kavramı

Bu kitapta kullanılan temel tür tanımı, **biyolojik tür kavramıdır.** Bu kavrama göre **tür**, üyeleri doğada kendi arasında üreme potansiyeline sahip olan ve yaşayabilir, verimli döller meydana getiren -fakat, diğer türlerin üyeleriyle yaşayabilir ve verimli döller meydana getiremeyen- populasyonlar grubudur (**Şekil 24.2**). Böylece, biyolojik türün üyeleri, en azından potansiyel olarak, üreme bakımından birbirleriyle uyumlu olmalarıyla birlik oluşturmuştur. Örneğin tüm insanlar, aynı türe aittir. Manhattan'da yaşayan bir iş kadınının, Moğolistan'da yaşayan bir sütçü ile karşılaşması küçük bir olasılıktır; ancak, bu iki insan karşılaşıp evlenirlerse, verimli ergin bireylere gelişecek bebeklere sahip olabilirler. Buna zıt olarak, insan ve şempanze, aynı alanı paylaşsalar bile ayrı biyolojik türler olarak varlıklarını sürdürür; çünkü, birçok faktör onların kendi aralarında üreyip verimli döller meydana getirmesini engeller.



(a) Farklı türler arasındaki benzerlik. Doğu çayırkuşu (*Sturnella magna, solda*) ve batı çayırkuşu (*Sturnella neglecta, sağda*) vücut biçimi ve renklenme bakımından birbirine çok fazla benzerlik gösterir. Bununla birlikte, ötüşleri ve diğer davranışları, doğada karşılaştıklarında aralarındaki üremeyi önlemeye yetecek kadar farklı olduğundan onlar ayrı türlerdir.



(b) Bir tür içerisindeki çeşitlilik. Görünüş bakımından çok farklı olabiliriz; fakat, insanların hepsi aralarındaki başarılı üreme potansiyeli ile tanımlanmış olan tek bir biyolojik türe (*Homo sapiens*) aittir.

▲ **Şekil 24.2 Biyolojik tür kavramı fiziksel benzerlikten daha çok, kendi aralarında üreme potansiyeli üzerine dayanır.**

Bir türün gen havuzunu bir arada tutan ve kendi üyelerini başka türlerin üyelerine göre birbirine daha benzer kılan şey nedir? Bu soruya cevap vermek için, populasyonlar arasında allel transferine yol açan *gen akışı* denen evrimsel mekanizmaya dönüp bakmamız gerekir (bakınız Bölüm 23). Gen akışı, tipik olarak, bir türün farklı populasyonları arasında gerçekleşir. Allellerin devam eden değiş-tokuşu, populasyonları genetik bakımdan bir arada tutar. Takip eden bölümlerde inceleyeceğimiz gibi, gen akışının yokluğu, yeni türlerin oluşmasında anahtar rol oynadığı gibi, aralarında üreme potansiyeli indirgendiğinde onların ayrı tutulmasını da sağlar.

Üreme Yalıtımı

Biyolojik türler, üreme uyumluluğu bakımından tanımlandığından, yeni türün oluşumu **üreme yalıtımına** dayanır. Üreme yalıtımı, iki türün üyelerinin kendi aralarında üreyerek yaşayabilir verimli döller vermesini engelleyen biyolojik faktörlerin (engellerin) var olması demektir. Böyle engeller, türler arasındaki gen akışını engeller ve türler arasındaki birleşmelerden meydana gelen **hibrid (melez)** döllerin oluşmasını sınırlar. Tek bir engel, belki tüm gen akışını önleyememesine karşın, birkaç engelin bir araya gelmesi, türün gen havuzunu çok etkin bir şekilde yalıtabilir.

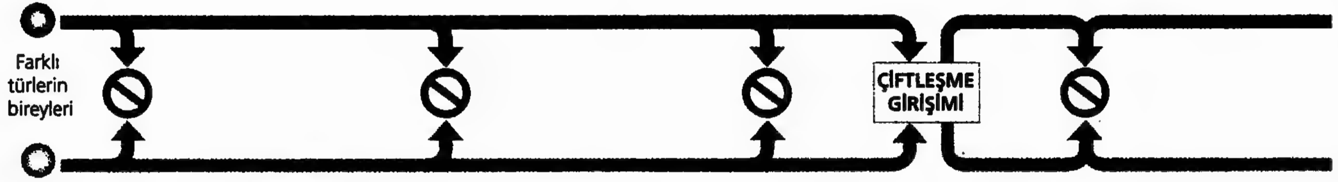
Bir sineğin, bir kurbağa ya da bir eğreltiotuyla çiftleşmeyeceği açıktır; fakat, daha yakın akraba türler arasındaki üreme engelleri, böylesine belirgin değildir. Bu engeller, üreme yalıtımına yaptıkları katkının döllenmeden önce ya da sonra olmasına göre sınıflandırılabilir. **Prezigotik engeller** ("zigottan önce"), döllenmenin oluşmasını engellerler. Bu tür engeller, tipik olarak şu üç yoldan biri şeklinde etki gösterir: ya farklı türlerin üyelerinin çiftleşme girişimini engelleyerek, ya girişilen bir çiftleşmenin başarılı bir şekilde tamamlanmasını engelleyerek, ya da eğer çiftleşme başarılı bir şekilde tamamlanmışsa döllenmeyi engelleyerek. Eğer bir türden gelen sperm, prezigotik engelleri aşıp başka bir türden gelen yumurta hücresini döllemişse, hibrid zigot oluşumunun ardından çeşitli **postzigotik engeller** ("zigottan sonra"), üreme yalıtımına katkı yapabilir. Örneğin, gelişimdeki hatalar, hibrid embriyoların yaşam gücünü azaltabilir. Doğumdan sonraki problemler, hibridlerin kısır olmasına yol açabilir, ya da onların hayatta kalma şansını azaltarak üreme çağına erişmelerini engeller. Bundan sonraki iki sayfada yer alan **Şekil 24.3**, prezigotik ve postzigotik engelleri ayrıntısıyla tanımlamaktadır.

▼ Şekil 24.3

İnceleme Üreme Engelleri

Prezigotik engeller, çiftleşmeyi engeller ya da eğer çiftleşme gerçekleşirse döllenmeyi e

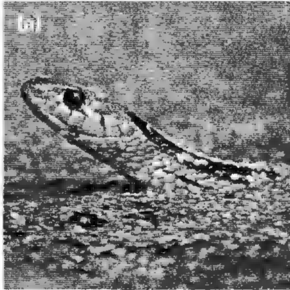
Habitat yalıtımı | **Zamanlamaya dayalı yalıtım** | **Davranışa dayalı yalıtım** | **Mekanik yalıtım**

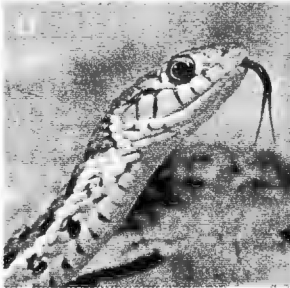


Habitat yalıtımı

Aynı alan içerisinde farklı habitatları işgal eden iki tür, birbirlerinden sıra dağlar gibi belirgin fiziksel engellerle ayrılmış olmamalarına karşın birbirleriyle nadiren karşılaşır ya da hiç karşılaşmazlar.

Örnek: *Thamnophis* cinsine ait iki jartiyer yılan türü, aynı coğrafik alanda bulunmalarına karşın birisi esas olarak suda (a), diğeri ise karasal ortamda (b) yaşamaktadır.





Zamanlamaya dayalı yalıtım

Günün farklı zamanlarında, farklı mevsimlerde ya da farklı yıllarda üreyen türlerde gametleri birbiriyle karışmaz.

Örnek: Kuzey Amerika'da doğu benekli kokarcası (*Spilogale putorius*) (c) ve batı benekli kokarcası (*Spilogale gracilis*) (d) türlerinin yayılış alanları çakışır; fakat *Spilogale putorius* kışın çiftleşir, Spilogale gracilis ise yazın sonlarına doğru çiftleşir.





Davranışa dayalı yalıtım

Eşleri cezbeden kur yapma ritüelleri ve diğer davranışlar türe özgü olup yakın akraba türler arasında bile etkin üreme engelleri oluşturur. Böyle davranışsal ritüeller, eşi tanımayı sağlar- aynı türün potansiyel eşlerini belirleme yoludur.

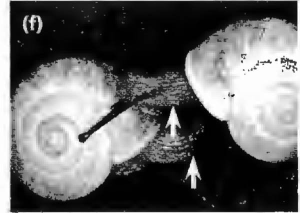
Örnek: Galápagos Adalarında yaşayan mavi-ayaklı sümsük kuşu, sadece, kendi türüne özgün kur yapma davranışını sergiledikten sonra çiftleşir. "Yazılımın" bir kısmı, dişinin dikkatini erkeğin parlak mavi ayağına çekmek üzere gerçekleştirilen bir davranış olarak erkeğin ayağını yukarıya kaldırmasını (e) içermektedir.



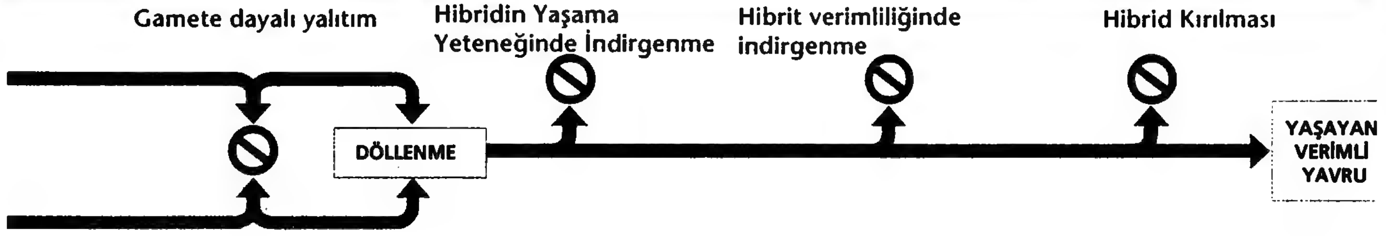
Mekanik yalıtım

Çiftleşme girişimi yapılır; fakat, morfolojik farklılıklar, çiftleşmenin başarılı olarak tamamlanmasını önler.

Örnek: Bradybaena cinsine ait iki salyangoz türünün kabukları, farklı yönlere kıvrımlıdır: Merkeze doğru gidildiğinde, birisi saat istikametinin ters yönünde kıvrılır (f, sol), diğeri ise saat hareket yönünde kıvrılır (f, sağ). Sonuç olarak, salyangozların genital açıklıkları (okla işaretli), aynı hizada olmadığı için çiftleşme tamamlanamaz.

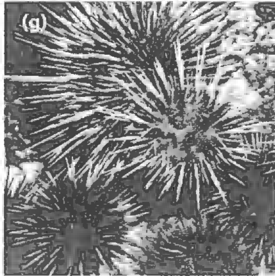


Postzigotik engeller, hibrid zigotun, yaşayabilen verimli erişkin bireylere gelişmesini engeller



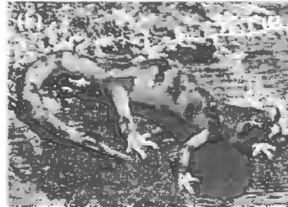
Bir türün spermleri, diğer bir türün yumurtalarını dölleyemeyebilir. Örneğin, sperm, diğer türün dişi bireylerinin üreme kanallarında yaşayamayabilir ya da biyokimyasal mekanizmalar, diğer türün yumurtalarını saran zarı delerek içeriye girmesini önleyebilir.

Örnek: Gamete dayalı yalıtım, denizkestanesi (g) gibi sucul hayvanların çok yakın bazı akraba türlerini birbirinden yalıtır. Denizkestaneleri sperm ve yumurtalarını suya salar; zigotu oluşturmak üzere sperm ve yumurta suda birleşir. Burada gösterilen kırmızı ve mor denizkestaneleri gibi farklı türlerden gelen gametlerin birleşerek zigot oluşturması zordur. Çünkü farklı türlerin yumurta ve sperm yüzeylerindeki proteinler, birbirlerine çok zayıf bir şekilde bağlanır.



Farklı atasal türlerin genleri, hibritin gelişimine ya da bulunduğu ortamda yaşamını sürdürmesine zarar verebilir

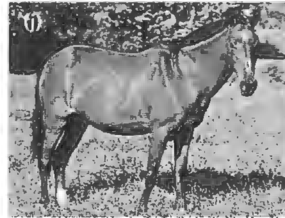
Örnek: *Ensatina* cinsine ait bazı semender alttürleri, zaman zaman hibritleşme gerçekleştirdikleri aynı bölgelerde ve habitatlarda yaşam sürer. Fakat, hibritlerin çoğu gelişimlerini tamamlayamaz; tamamlayanlar da çok dayanıksızdır (h).



Hibritler güçlü olsa bile, kısır olabilirler. Eğer iki atasal türün kromozomları sayısal ve yapısal olarak birbirinden farklıysa, hibritlerde, normal gametleri oluşturacak mayoz gerçekleşmeyebilir. Kısır olan hibritler, atasal her iki türle birleştiği zaman yavru üretemediği için türler arasında gen akışı olmaz.

Örnek: Erkek eşeğin (i) ve dişi atın (j) melez yavrusu, katırdır (k). Katır, güçlü kuvvetli gözükmesine karşın kısırdır. "Bardo" (burada gösterimemiş), dişi eşek ve erkek atın yavrusudur; o da kısırdır.

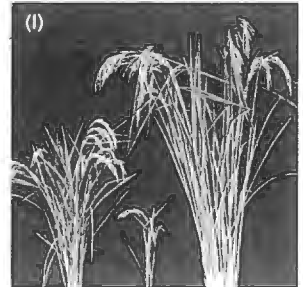






Bazı hibritlerin ilk kuşakları, yaşam sürdürebilir ve verimlidir; fakat, kendi aralarında ya da atasal türler ile çiftleştiklerinde gelecek kuşağın yavruları dayanıksız ya da kısırdır.

Örnek: Kültüre alınmış pirinç soyları, ortak atadan dallandıktan sonra farklı mutant çekinik allelleri iki lokusta biriktirmiştir. Onlar arasındaki hibritler, güçlü ve verimlidir (l, sol ve sağ); fakat, bu çekinik allellerin pek çoğunu taşıyan gelecek kuşaktaki bitkiler, küçük ve kısırdır (l, ortada). Bu pirinç soyları, henüz farklı bir tür olarak düşünülmemesine karşın, onlar, postzigotik engeller ile ayrılmaya başlamıştır.



Biyolojik Tür Kavramına Sınırlamalar

Biyolojik tür kavramının gücü, dikkatimizi türleşmenin nasıl olduğuna, yani üreme yalıtımının gelişmesine yöneltmektedir. Ancak, bu kavramın olumlu bir şekilde uygulanabileceği tür sayısı sınırlıdır. Örneğin, fosillerin üreme yalıtımını değerlendirmenin için hiçbir yolu yoktur. Biyolojik tür kavramı, prokaryotlar gibi tamamen ya da çoğu zaman eşeysiz çoğalan canlılara uygulanmaz. (Bölüm 27'de göreceğimiz gibi, çoğu prokaryot, kendi aralarında gen transferi gerçekleştirebilir; ancak bu olay, onların çoğalma işleminin bir kısmı değildir). Ayrıca, biyolojik tür kavramında, türler, gen akışının *olmamasıyla* tanımlanmaktadır. Fakat, aralarında henüz gen akışı olmasına karşın morfolojik ve ekolojik bakımdan farklı olan birçok tür çifti mevcuttur. Bir örnek, boz ayı (*Ursus arctos*) ve kutup ayısının (*Ursus maritimus*) takma ismi "grolar ayılar" olan hibrid yavrulandır (**Şekil 24.4**). İleride tartışacağımız gibi, onlar arasında bir miktar gen akışı olmakla birlikte, doğal seçme böyle türlerin birbirlerinden ayrı kalmasına yol açabilir. Bu gözlemler, bazı araştırmacıların, gen akışını vurgulayan biyolojik tür kavramına itiraz etmesine yol açmış ve doğal seçmenin rolünü hafife almalarına neden olmuştur. Biyolojik tür kavramındaki sınırlamalardan dolayı, bazı durumlarda alternatif tür kavramları kullanışlıdır.



◄ Boz ayı (*U. arctos*)



▼ Kutup ayısı (*U. maritimus*)



▲ Hibrid (grolar ayı)

▲ **Şekil 24.4** ***Ursus*** **cinsine ait iki ayı türü arasındaki melezleşme.**

Diğer Tür Tanımları

Biyolojik tür kavramı, bir türün bir diğer türden üreme yalıtımına uygun olarak *ayrılması* üzerinde dururken diğer bazı tanımlar, tür *içerisindeki birliği* vurgular. Örneğin, **morfolojik tür kavramı** türü, vücut biçimi ve diğer yapısal özellikleriyle tanımlar. Morfolojik tür kavramı, eşeysiz ve eşeyli çoğalan canlılara uygulanabilir; ve gen akışının boyutu konusunda bilgi olmasa bile kullanılabilir. Pratikte, bu, bilim insanlarının çoğu türü nasıl ayırt ettiği ile ilgilidir. Ancak bu tanımın bir dezavantajı, kişisel kriterlere dayanmasıdır; bir türü ayırt ettiren yapısal özelliklerin hangileri olacağı konusunda araştırmacılar anlaşamayabilir.

Ekolojik tür kavramı türü, onun ekolojik nişi, -yani türün üyelerinin yaşadıkları çevrenin cansız ve canlı öğeleri ile etkileşiminin toplamı- bakımından değerlendirir (bakınız Bölüm 54). Örneğin iki semender türü benzer görünüşe sahip olabilirler; ancak beslendikleri besinler bakımından ya da kurak koşullara dayanma yetenekleri bakımından farklılıklar gösterebilirler. Biyolojik tür kavramının aksine ekolojik tür kavramı, hem eşeysiz hem eşeyli çoğalan türlere uygulanabilir. Ekolojik tür kavramı, canlılar farklı çevre koşullarına uyum sağladıklarında bölücü doğal seçmenin önemini de belirtmektedir.

Filogenetik tür kavramı türü, canlıların evrimsel soyağacı üzerinde bir dal oluşturan ve ortak atayı paylaşan en küçük birey topluluğu olarak tanımlar. Biyologlar, bir türün morfolojisi ya da moleküler sekansı gibi özelliklerini diğer canlılarınkiyle karşılaştırmak suretiyle onun filogenetik geçmişini izler. Bu tür analizler, canlı gruplarını ayrı türler olarak düşünmek için yeterli farklılıklara sahip olduğunu ortaya koyabilir. Elbette, bu tür kavramı ile ilgili güçlük, ayrı tür olarak belirtmek için gerekli farklılığın derecesini saptamaktır.

Burada tartışılanlara ilave olarak, 20'den daha fazla tür tanımı önerilmiştir. Her tanımın kullanışlığı, duruma ve sorulan araştırma sorularına bağlıdır. Bizim için, türlerin nasıl ortaya çıktığını kavramada biyolojik tür kavramını ve onun üreme engelleri üzerindeki bakışını anlamamız özellikle yararlı olacaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 24.1

1. (a) Hangi tür kavramı (-ları) eşeysiz ve eşeyli türlerin her ikisine de uygulanabilir? (b) Arazide türleri tanımlama işleminde hangisi daha kullanışlı olacaktır? Açıklayınız
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir ormanda yaşayan ve aralarında üreme yaptığını bilmediğiniz iki kuş türü üzerinde çalıştığınızı varsayalım. Bu türlerden birisi ağaçların tepesinde diğeri zeminde beslenip çiftleşmektedir. Bu kuşlar, kafeste kendi aralarında üreyebilmekte ve yaşayan verimli yavrular üretebilmektedir. Doğada, bu türlerin arasında hangi tip üreme engelinin oluşması en olasıdır? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **24.2**

Türleşme, coğrafik ayrılma ile ya da ayrılma olmaksızın gerçekleşebilir

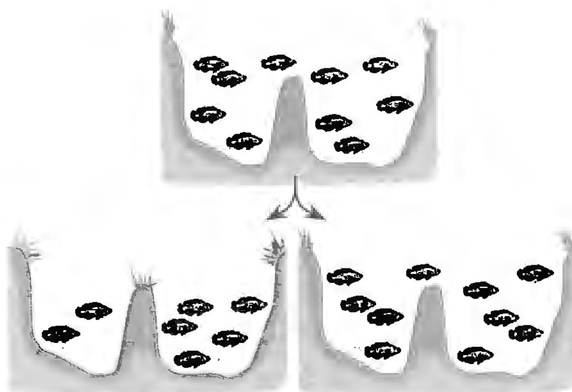
Şimdi artık özgün bir türü neyin oluşturduğu konusunda daha belirgin bir düşünceye sahipsiniz; biz böyle bir türün mevcut bir türden ortaya çıkmasını sağlayan süreci tartışmaya dönelim. Türleşme, mevcut türün populasyonları arasındaki gen akışının nasıl kesildiğine bağlı olarak, iki temel yolla meydana gelebilir (**Şekil 24.5**).

Allopatrik ("Diğer Ülke") Türleşme

Allopatrik türleşmedeki (Yunancada *allos*, diğer, ve *patra*, vatan) gen akışı, bir populasyon, coğrafik olarak yalıtılmış alt populasyonlara bölündüğünde, kesintiye uğrar. Örneğin, bir göldeki su seviyesinin düşmesiyle ortaya çıkan iki ya da daha fazla sayıdaki küçük göl, birbirinden ayrılmış populasyonlara ev sahipliği yapabilir (bakınız Şekil 24.5a) ya da bir nehir, izlediği yolu değiştirebilir ve onu geçemeyen hayvan populasyonunu bölebilir. Eğer bireyler uzak bir alanda koloni kurarlarsa ve onların soyları atasal populasyondan coğrafik olarak yalıtılırsa, jeolojik değişiklik olmadan da allopatrik türleşme meydana gelebilir. Şekil 24.1'de görülen uçamayan karabatak büyük olasılıkla, Galápagos Adalarına ulaşan, uçma özelliğine sahip atasal türden bu yolla ortaya çıkmıştır.

Allopatrik Türleşme Süreci

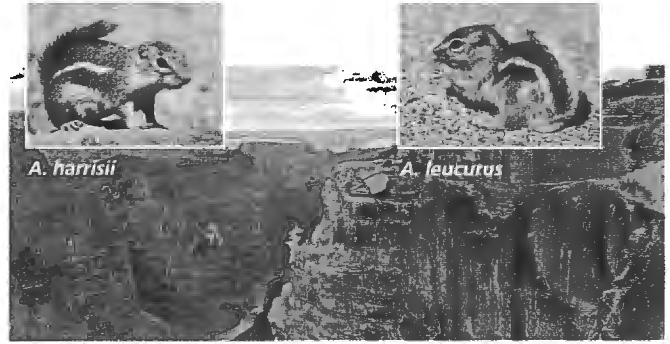
Bir coğrafik engel, allopatrik türleşme yaratabilmesi için ne kadar güçlü olmalıdır? Bu soruya yanıt, bu canlıların hareket etme yeteneğine bağlıdır şeklinde olacaktır. Kuşlar, dağ aslanları ve kurtlar, nehirleri ve kanyonları geçebilir; benzer şekilde rüzgarla savrulan çam ağaçlarının polenleri ve birçok çiçekli bitkinin tohumları da bunu başarabilir. Bunun tersine küçük kemirgenler, geniş bir nehri ya da derin bir kanyonu güçlü bir engel olarak kabul edebilir (**Şekil 24.6**).



(a) Allopatrik türleşme. Kendi atasal populasyonundan coğrafik olarak yalıtılmış bir populasyon yeni bir tür meydana getirir.

(b) Simpatrik türleşme. Bir populasyonun alt kümesi, coğrafik olarak ayrılma olmaksızın yeni bir tür oluşturur.

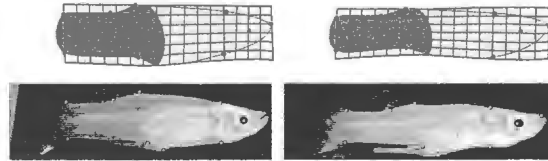
▲ **Şekil 24.5 Türleşmenin iki ana modeli.**



▲ **Şekil 24.6 Grand Kanyon'un karşı kenarlarında yaşayan antilop sincaplarının allopatrik türleşmesi** Harris'in antilop sincabı (*Ammospermophilus harrisi*) kanyonun güney kenarında yaşar (solda). Kanyonun kuzey kenarında birkaç kilometre uzakta, bu türe yakın akraba olan beyaz kuyruklu antilop sincabı (*Ammospermophilus leucurus*) yaşar. Kanyonu karşıdan karşıya kolayca geçebilen kuşlar ve diğer organizmalar, kanyonun karşı kenarlarında farklı türlere dallanmamıştır.

Coğrafik ayrılma gerçekleştiğinde, birbirinden ayrılmış gen havuzları farklılaşabilir. Birbirinden ayrılmış populasyonlarda farklı mutasyonlar ortaya çıkar; doğal seçme ve genetik sürüklenme, populasyonlardaki allel frekanslarını farklı şekillerde değiştirebilir. Ondan sonra, populasyonların genetik olarak çeşitlenmesine yol açan seçilimin ya da sürüklenmenin yan ürünü olarak üreme yalıtımı ortaya çıkar. Örneğin, Bahama'daki Andros Adasında, sivrisinek balığı *Gambusia hubbsi* 'nin, bir seri gölde bulunan populasyonları, daha sonra birbirinden yalıtılmıştır. Genetik analizler, göllerdeki populasyonlar arasında halihazırda gen akışının olmadığına ya da çok az olduğuna işaret etmektedir. Bu göllerin ortam koşulları, birbirine çok benzerlik göstermektedir, ancak, bazıları avcı balık türleri içerirken bazıları içermemektedir. Doğal seçme, "avlanma baskısının yüksek" olduğu göllerde, sivrisinek balıklarına hızlı hareket etme yeteneği kazandıracak vücut biçiminin gelişmesi yönünde çalışmıştır (**Şekil 24.7**). Avcı tür-

(a) Yüksek avlanma baskısı altında **(b) Düşük avlanma baskısı altında**



Avcı balıkların bulunduğu göllerde yaşayan sivrisinek balıklarının baş bölgesi aerodinamiktir; ve kuyruk bölgesi güçlüdür ve hızlı hareket ettirilir.

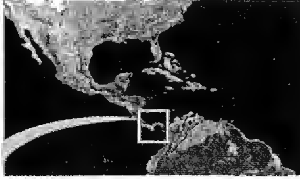
Avcı balıkların bulunmadığı göllerde yaşayan sivrisinek balıkları, uzun ve kararlı yüzmeye elverişli farklı bir vücut biçimine sahiptir.

▲ **Şekil 24.7 Seçilimin yan ürünü olarak üreme yalıtımı.** Farklı göllerden alınarak bir araya getirilen sivrisinek balıkları üzerinde yürütülen çalışmada araştırmacılar, yüksek avlanma baskısının olduğu göllerde sivrisinek balıklarının avcılardan kaçma yeteneğinin lehine uygulanmış özelliklerin doğal seçme yoluyla seçilimi, onları, düşük avlanma baskısının olduğu göllerdeki sivrisinek balıklarından üreme bakımından yalıttığını saptamışlardır.

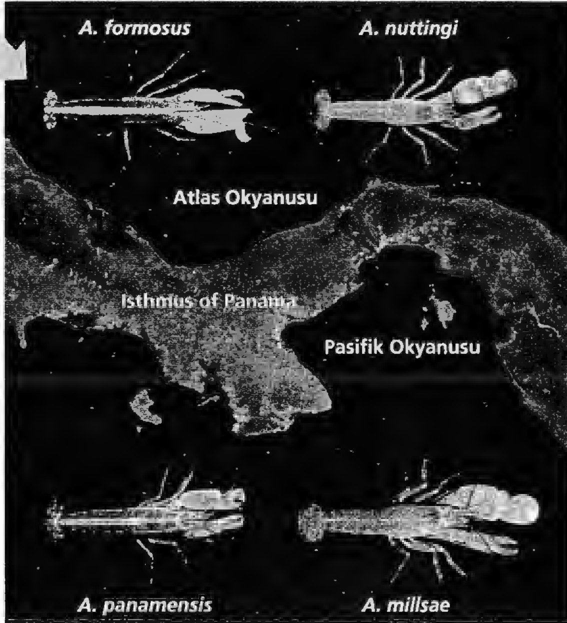
lerin olmadığı göllerde ise doğal seçme, uzun süre yüzme yeteneği veren farklı bir vücut biçiminin lehine çalışmıştır. Bu farklı seçilim baskısı, üreme engellerinin oluşmasını nasıl etkilemiştir? Araştırmacılar, iki farklı göl tipinden balıkları bir araya getirerek bu soruya yanıt aradı. Onlar, dişi sivrisinek balıklarının çiftleşmek için kendileriyle benzer vücut biçimine sahip erkek bireyleri tercih ettiklerini saptadılar. Böyle bir tercih, avcı balıkların bulunduğu göldeki sivrisinek balıklarıyla, avcı balıkların bulunmadığı göldeki sivrisinek balıkları arasında üreme engeli meydana getirir. Böylece, avcı türlerden kaçınmak için seçilimin yan ürünü olarak, bu allopatrik populasyonlarda üreme engelleri oluşmaya başlamıştır.

Allopatrik Türleşmenin Kanıtları

Birçok çalışma, türleşmenin allopatrik populasyonlarda meydana gelebildiğine ilişkin kanıtlar sağlamaktadır. Güney ve Kuzey Amerika'yı birbirine bağlayan bir karasal köprü olan Panama Kıstağında, *Alpheus* cinsine ait gürültücü karideslerin 30 türünün yaşadığını düşünün (**Şekil 24.8**). Bu türlerin on beş tanesi kıstağın Atlantik tarafında yaşarken diğer 15'i, Pasifik tarafında yaşamaktadır. Kıstak oluşmadan önce, ısırgan karidesin Atlantik ve Pasifik populasyonları arasında gen akışı olabilmekteydi. Kıstağın farklı taraflarındaki türler, allopatrik türleşmeyle mi ortaya çıktı? Morfolojik ve genetik veriler, bu karidesleri 15 çift *sibling* (*kardeş*) tür şeklinde gruplamaktadır; çifti oluşturan üye türlerin her biri diğerinin en yakın akrabasıdır. Bu 15 çiftin her birinde kardeş türlerden birisi kıstağın Atlantik tarafında diğeri ise Pasifik tarafında yaşamaktadır; bu durum, iki türün, coğrafik ayrılma sonucu ortaya çıktığını güçlü bir şekilde önermektedir. Ayrıca, genetik analizler *Alpheus* türlerinin, 9 milyon yıl öncesinden 3 milyon yıl öncesine kadar ortaya çıktıklarına ve kardeş türler evrimsel olarak ilk dallandıklarında en derin sularda yaşadıklarına işaret etmektedir. Bu evrimsel dallanma zamanları, kıstağın 10 milyon yıl öncesinden oluşmaya başladığı ve 3 milyon yıl önce tamamlanarak geçişi kapattığı şeklindeki jeolojik kanıtla tutarlılık göstermektedir.

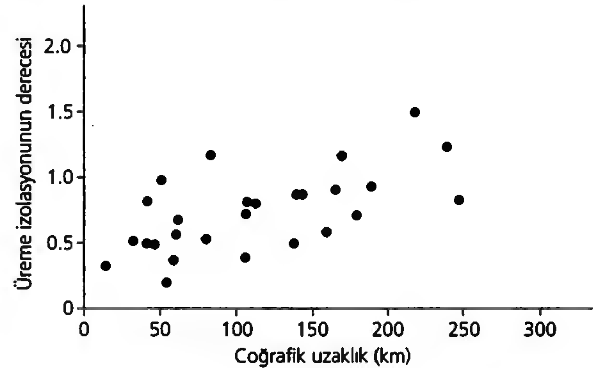


▼ **Şekil 24.8 Gürültücü karideste (*Alpheus*) allopatrik türleşme** Burada resimlerle gösterilmiş olan karidesler, Panama Kıstağının oluşmasıyla bölünen populasyonlardan ortaya çıkmış 15 çift sibling (kardeş) türün sadece iki çiftidir. Renk kodu tipi, sibling türlere işaret etmektedir.



Allopatrik türleşme, engellerle fazla sayıda alt bölüme ayrılmış alanların ya da yalıtılmış bölgelerin, bu tip özelliklerden yoksun olan bölgelerdekine göre, tipik olarak daha fazla sayıda türe sahip olacağı fikrini aklımıza getirmektedir. Örneğin, coğrafik olarak yalıtılmış olan Hawaii Adalarında (Hawaii adalarında yaşayan türlerin kökenine, Bölüm 25'te tekrar döneceğiz) buraya özgün çok sayıda bitki ve hayvan türü bulunmaktadır. Benzer şekilde, birçok nehir tarafından çok sayıda altbölüme bölünmüş Güney Amerika bölgelerinde olağandışı yüksek sayıda kelebek türü bulunmaktadır.

Laboratuvar ve arazi denemeleri, iki populasyon arasındaki uzaklık arttıkça onların üreme yalıtımında da genellikle artış olduğuna ilişkin kanıtlar sağlamaktadır. Koyu renkli semender (*Desmognathus ochrophaeus*) üzerinde yapılan bir çalışmada, biyologlar, farklı populasyonlardan laboratuvara getirdikleri bireyleri kullanarak onların yaşayabilir, verimli yavru üretebilme yeteneklerini test etmişlerdir (**Şekil 24.9**). Araştırmacılar, komşu populasyonlardan alınan semenderler arasındaki üreme yalıtımının çok küçük olduğunu gözlemlemiştir. Buna zıt olarak birbirinden genişçe ayrılmış olan populasyonlardan alınan semenderler arasındaki üremenin genellikle başarısızlıkla sonuçlandığı görülmüştür; bu sonuç allopatrik türleşmeyle tutarlılık göstermektedir. Diğer çalışmalarda, araştırmacılar, populasyonlar deneysel olarak birbirlerinden yalıtıldıklarında ve farklı ortam koşullarına tabi tutulduklarında aralarında içsel (intrinsik) üreme engeli gelişip gelişmeyeceğini test etmiştir. Bu denemelerde elde edilen

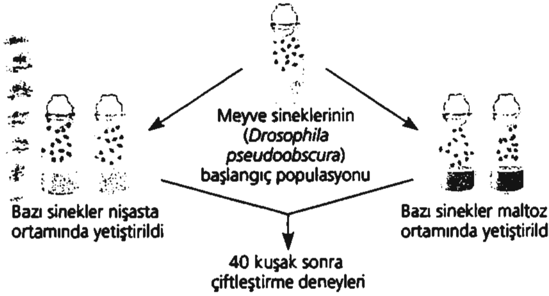


▲ **Şekil 24.9 Koyu renkli semenderler populasyonlarında üreme yalıtımı, uzaklıkla artış göstermektedir.** Üreme yalıtımının derecesi, burada 0 (yalıtım yok) ile 2 (tam yalıtım var) arasında değişen bir indeks ile gösterilmiştir.

▼ **Şekil 24.10** **SORGULAMA**

Allopatrik populasyonların birbirinden ayrılması, üreme yalıtımına yol açabilir mi?

DENEY Diane Dodd, Yale Üniversitesindeyken, bir meyve sineği türü olan *Drosophila pseudoobscura*'nın laboratuvar populasyonunu ikiye bölerek bazı sinekleri nişasta ortamında, diğerlerini ise maltoz ortamında yetiştirdi. Bir yıl sonra (yaklaşık 40 kuşak), doğal seçme, divergent evrim ile sonuçlandı: Nişasta üzerinde gelişen populasyonlar, nişastayı daha etkin sindirirken, maltoz üzerinde gelişenler, maltozu daha etkin sindirmekteydi. Dodd, daha sonra, aynı ve farklı populasyonlardan alınan sinekleri çiftleşme kafeslerine koyarak çiftleşme frekanslarını ölçtü. Çiftleşme tercih testlerinde kullanılan tüm sinekler, bir kuşak, standard mısır unu ortamında yetiştirildi.



BULGULAR Farklı besi ortamlarında yetiştirilen sinek populasyonları arasındaki çiftleşme modelleri aşağıda gösterilmiştir. "Nişasta populasyonundan" gelen sinekler, "maltoz populasyonundan" gelen sinekler ile karıştırıldıklarında sinekler, eşleri ile çiftleşme eğilimi göstermektedirler. Fakat kontrol gruplarında (sağ tarafta gösterilmiştir), nişasta ile beslenmeye uyum sağlamış farklı populasyonlardan alınan sinekler arasındaki çiftleşme frekansı, onların kendi populasyonlarına ait sinekler arasındaki çiftleşme frekansı yaklaşık olarak eşittir, benzer sonuçlar, maltoz üzerinde beslenmeye uyum sağlamış kontrol gruplarından elde edilmiştir.

		Dişi	
		Nişasta	Maltoz
Erkek	Nişasta	22	9
	Maltoz	8	20

Deney grubunda çiftleşme frekansları

		Dişi	
		Nişasta poulasyonu 1	Nişasta poulasyonu 2
Erkek	Nişasta poulasyonu 1	18	15
	Nişasta poulasyonu 2	12	15

Kontrol grubunda çiftleşme frekansları

SONUÇ Deney grubunda, "nişasta sinekleri" ve "maltoz sineklerinin" uyum sağlamış sinekler ile çiftleşmek için sergiledikleri güçlü tercih, bu sinek populasyonları arasında üreme engelinin gelişmiş olduğuna işaret etmektedir. Bu üreme engeli çok katı olmamasına karşın (nişasta sinekleri ve maltoz sinekleri arsında bazı çiftleşmeler olmaktadır), 40 kuşak sonra, ilerlemekte olduğu görülmektedir. Bu engel, bu allopatrik populasyonlar, farklı besin kaynaklarına uyum yaptıklarında, farklı seçilim baskısının olası yan ürünü olarak doğan kur yapma davranışlarındaki farklılıklardan kaynaklanmış olabilir.

KAYNAK D.M.B. Dodd, Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura*, Evolution 43:1308-1311 (1989).

EĞER ÖYLE İSE? Çiftleşme tercihinde kullanılan sineklerin hepsi neden standart besi ortamında (nişasta ya da maltoz ortamından ziyade) yetiştirilmiştir?

sonuçlar da allopatrik türleşme için güçlü destek sağlamaktadır (**Şekil 24.10**).

Coğrafik yalıtım, allopatrik populasyonlar arasındaki üremeyi önlemesine karşın, fiziksel olarak ayrı olmanın üremeyi engelleyen biyolojik bir engel olmadığını burada vurgulamamız gerekir. Üremeyle ilgili biyolojik engeller, Şekil 24.3'de açıklandığı gibi, canlıların kendilerine özgü (intrinsik) özellikleridir. Onun için, farklı populasyonun üyeleri birbirleriyle temas durumuna gelse bile biyolojik engeller, aralarındaki üremeyi engelleyebilir.

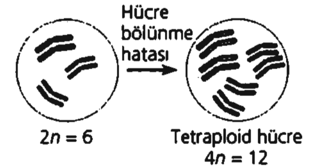
Simpatrik ("Aynı Ülke") Türleşme

Simpatrik türleşme (Yunancada *syn*, birlikte) olayında, türleşme, aynı coğrafik alanda yaşayan populasyonlarda meydana gelir. Simpatrik populasyonların üyeleri birbirleriyle temastayken aralarında üreme engeli nasıl oluşabiliyor? Böyle temaslar (gen akışının devam etmesine yol açar), simpatrik türleşmeyi allopatrik türleşmeden daha az rastlanır hale getirmesine karşın, eğer gen akışı, poliploidi, habitat farklılaşması ve seksüel seçilim gibi faktörler nedeniyle gen akışı indirgenirse simpatrik türleşme meydana gelebilir.

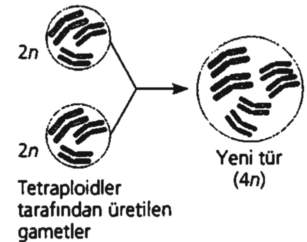
Poliploidi

Tür, hücre bölünmesi sırasında ilave kromozom takımı oluşumuyla sonuçlanan ve **poliploidi** denen beklenmedik bir olay nedeniyle ortaya çıkabilir. Poliploidi oluşumuyla türleşme bazen hayvanlarda meydana gelebilir; örneğin gri ağaç kurbağası *Hyla versicolor* (bakınız Şekil 23.16), bu yolla ortaya çıkmış bir tür olarak düşünülmektedir. Bununla birlikte poliploidi, bitkilerde çok daha yaygındır. Botanikçiler, günümüzde yaşayan bitki türlerinin %80'ninden fazlasının, atalarından poliploid türleşmeyle ortaya çıktığını tahmin etmektedir.

Bitki (ve az sayıda hayvanda) populasyonlarında poliploidinin iki farklı formu gözlenmiştir. Bir **otopoliploid** (Yunancadan *autos*, kendi), hepsi tek bir türden köken almış iki kromozom takımından daha fazla kromozom takımına sahiptir. Örneğin bitkilerde hücre bölünmesinin sekteye uğraması, hücrenin kromozom sayısını diploid sayıdan ($2n$) tetraploid sayıya ($4n$) yani iki katına çıkarabilir.



Bir tetraploid, kendi kendini döllemek suretiyle ya da başka tetraploidlerle çiftleşerek verimli tetraploid yavrular meydana getirebilir. Ayrıca, tetraploidler, orijinal populasyonun diploid bitkilerinden üreme bakımından yalıtılmış durumdadır; çünkü, böyle bir birleşmeden meydana gelecek triploid ($3n$) yavruların üreme yeteneği indirgenmiştir. Böylece, sadece bir kuşak-

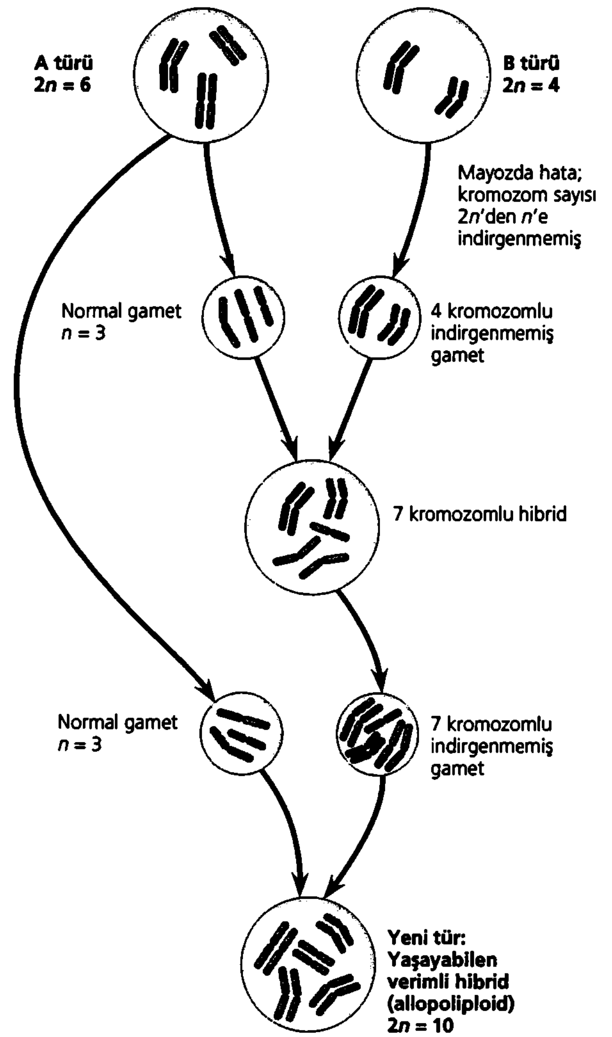


ta, otopoliploidi herhangi coğrafik ayrılma olmaksızın üreme yalıtımını meydana getirebilir.

Poliploidinin ikinci şekli, iki farklı tür arasında üreme gerçekleşip hibrid yavrular üretildiği zaman meydana gelebilir. Mayoz bölünme sırasında bir türden gelen kromozom takımı diğer türün kromozom takımı ile çift oluşturamadığından hibritlerin çoğu kısırdır. Ancak, verimsiz bir hibrid, kendisini eşeysiz olarak çoğaltabilir (çoğu bitkinin yaptığı gibi). Daha sonraki kuşaklarda, çeşitli mekanizmalar kısır hibridi, **allopoloid** denen verimli poliploide değiştirebilir (**Şekil 24.11**). Alloploidler, birbirleriye çiftleştiklerinde verimlidirler; ancak atasal tür ile çaprazlamalarda üreyemezler. Böylece onlar, yeni biyolojik bir türü temsil eder

Poliploid türleşme, bitkilerde bile, nispeten nadir olmasına karşın, bilim insanları, 1850'den beri en azından beş yeni bitki türünün bu yolla oluştuğunu kaydetmiştir. Bu örneklerden birisi, Kuzeybatı Pasifik bölgesinde tekesakalı bitkisinin (Cins *Tragopogon*) yeni bir türünün ortaya çıkmasıdır. İnsanlar 1900'lü yıllarda üç Avrupa türünü bölgeye soktuğu zaman *Tragopogon,* ilk kez bu bölgeye ulaşmış oldu. Bu üç tür, şimdi, terk edilmiş otopark alanlarında ve diğer kentsel alanlarda yaygın olarak bulunan yabani otlardır. Üç Avrupa türünün bulunduğu bölge olan Idaho- Washington sınırında, 1950'de yeni bir *Tragopogon* türü bulundu. Genetik analizler, *Tragopogon miscellus* adı verilen bu yeni türün, iki Avrupa türünün tetraploid hibriti olduğunu ortaya koymuştur. *T. miscellus* populasyonu asıl olarak, kendi üyelerinin üremesiyle büyüme göstermesine karşın atasal türler arasındaki ilave hibritleşme olayları da *T. miscellus* populasyonuna yeni üyeler katmaya devam etmektedir- bu, bilim insanlarını türleşmenin ilerlemesini gözlemlediği birçok örnekten sadece bir tanesidir.

Birçok önemli tarım bitkisi –yulaf, pamuk, patates, tütün ve buğday gibi- poliploidtir. Ekmek yapımında kullanılan buğday, *Triticum aestivum,* bir allohekzapoliplodtir (üç farklı türün her birinden iki kromozom takımı gelmek üzere toplam altı kromozom takımına sahip). Sonunda günümüzdeki buğdayın ortaya çıkmasına yol açan poliploidi olaylarının ilki, Orta Doğu'da yaklaşık 8000 yıl önce, kültüre alınmış ilkin buğday türü ile yabani çim arasında kendiliğinden gerçekleşmiş hibritleşme olayında meydana gelmiştir. Günümüzde, bitki genetikçileri, mayoz ve mitozda hatalara yol açan kimyasal maddeleri kullanarak laboratuvarda yeni poliploidler meydana getirmektedir. Araştırmacılar evrimsel süreci kullanmak suretiyle istenilen kaliteye sahip, örneğin buğdayın yüksek verimliliğini, çavdarın hastalıklara karşı dayanıklılığını bünyesinde birleştirmiş, yeni hibrid türler üretebilir.



▲ **Şekil 24.11 Bitkilerde allopoliploid türleşme için bir mekanizma.** Çoğu hibrid, kısırdır; çünkü, kromozomları homolog değil ve mayoz bölünme sırasında çift oluşturamazlar. Bununla birlikte, böyle bir hibrid, eşeysiz olarak çoğalabilir. Bu diyagram, yeni poliploid tür olarak verimli hibritleri (allopoliploidler) üretebilen bir mekanizmayı göstermektedir. Bu yeni tür, iki atasal türün diploid kromozom sayısının toplamına eşit olan kromozom sayısına sahiptir.

Habitat Farklılaşması

Genetik faktörler, bir alt populasyona, atasal populasyon tarafından kullanılmayan bir habitatı ya da kaynağı kullanabilme yeteneği verirse simpatrik türleşme meydana gelebilir. Böyle bir durum, elma zararlısı olan Kuzey Amerikan elma sineğinde (*Rhagoletis pomonella*) gözlenmiştir. Bu sineğin orijinal habitatı, yerli bir bitki olan alıç ağacıdır, fakat 200 yıl önce, bazı populasyonlar, Avrupa'dan ortama sokulmuş olan elma ağaçlarına yerleşmiştir. Elmalar alıç meyvelerine göre daha çabuk olgunlaştığından doğal seçme, elma üzerinde beslenerek hızlı gelişim gösteren sinekleri desteklemiştir. Şimdi, bu elma ile beslenen populasyon, alıç ile beslenen *R. pomonella* populasyonundan zamana dayalı yalıtımla ayrıldığı görülmektedir ve bu durum, iki populasyon arasındaki gen akışına, prezigotik kısıtlama sağlamaktadır. Araştırmacı-

lar, bir konak bitkiyi kullanan sineklere fayda sağlayan fakat diğer konak bitkiyi kullanan sineklere zararlı olan alelleri de belirlemiştir. Sonuç olarak, bu aleller üzerinde çalışan doğal seçme, üremeyi ve ileride de gen akışını sınırlamak için postzigotik engeller sağlar. İki populasyon, şimdilik ayrı türler olarak değil ayrı alttürler olarak sınıflandırılmalarına karşın, her şeye rağmen simpatrik türleşmenin iyi bir şekilde ilerlediği görülmektedir.

Eşeysel Seçim

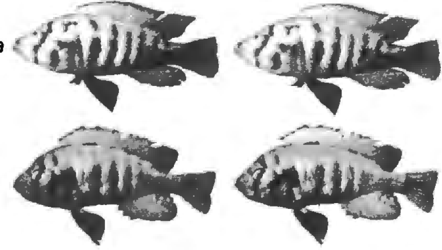
Simpatrik türleşme olayının eşeysel (cinsel) seçimle de meydana getirilebildiğine ilişkin kanıt mevcuttur. Bunun nasıl olabileceğine ilişkin ipuçları, hayvanların türleşme olaylarının Dünya'daki en sıcak noktalarından birisi olan Doğu Afrika'nın Victoria Gölünde yaşayan cichlid balıklarından gelmektedir. Bu göl, 600 kadar cichlid balık türüne ev sahipliği yapmaktadır. Genetik veriler, bu türlerin son 100.000 yıllık bir süre içerisinde başka yerde yer alan göllerden ve nehirlerden gelen ve bu gölde koloni oluşturan az sayıdaki balık türünden köken aldığına işaret etmektedir. Bu kadar çok fazla sayıda tür –tüm Avrupa'da yaşadığı bilinen tüm tatlısu türlerinin iki katından daha fazla sayıda tür- tek bir gölde nasıl ortaya çıktı?

Bir varsayıma göre, orijinal cichlid populasyonlarının alt grupları, farklı besin kaynaklarına uyum sağlamıştır ve meydana gelen genetik farklılaşma Victoria Gölündeki türleşmeye katkı yapmıştır. Fakat eşeysel seçim de bir faktör olabilir, bu olayda, (tipik olarak) dişi bireyler erkek bireyleri görünüşlerine göre (bakınız Bölüm 23) seçerler. Araştırmacılar, üreyen erkeklerinin renklenmesi büyük ölçüde farklılık gösteren, birbirine çok yakın akraba olan simpatrik iki cichlid türü üzerinde çalışma yapmıştır: Üremekte olan *Pundamilla pundamilla* erkeği mavi renkli sırt kısmına; *Pundamilla nyererei* erkeği ise kırmızı renkli sırt kısmına sahiptir (**Şekil 24.12**). Araştırma sonuçları, üremekte olan erkeğin renklenmesine dayanan eş seçiminin, bu iki türün gen havuzlarının normal olarak ayrı kalmasını sağlayan temel üreme engeli olduğunu göstermektedir.

▼ Şekil 24.12 **SORGULAMA**

Cichlid balık türlerinde eşeysel seçilim, üreme yalıtımıyla sonuçlanabilir mi?

DENEY Ole Seehausen ve Jacques van Alphen, Leiden Üniversitesindeyken, Pundamilia pundamilia ve P. nyererei türlerine ait erkek ve dişi bireyleri birlikte, birisi doğal ışıkla diğeri monokromatik turuncu ışıkla ışıklandırılmış iki akvaryum tankına koydu. Normal ışık altında, iki türün erkek bireyleri üreme dönemindeki vücut renklenmesi bakımından önemli ölçüde farklılık göstermektedir; monokromatik turuncu ışık altında ise iki tür, renk bakımından birbirine çok benzerdir. Daha sonra, araştırmacılar, her bir tanktaki dişi bireylerin çiftleşmek için eş tercihini gözlemledi.



BULGULAR Normal ışık altında, her türün dişi bireyleri çiftleşmek için, kendi türüne ait erkekleri kuvvetle tercih etmekteydi. Fakat turuncu ışık altında, her türün dişi bireyleri çiftleşmek için her iki türün erkeklerine fark gözetmeksizin cevap vermekteydi. Sonuçta meydana gelen hibridler, hem yaşayabiliyor hem de kısır değildi.

SONUÇ Seehausen ve van Alphen, dişi bireylerin sergilediği erkeklerin üreme dönemindeki renklenmeye dayalı eş tercihinin, bu iki türün gen havuzlarının birbirinden ayrı kalmasını sağlayan temel üreme engeli olduğu sonucuna vardılar. Laboratuvarda, bu prezigotik davranış engeli kırıldığında türler kendi aralarında halen daha üreyebildiklerinden, türler arasındaki genetik ayrılmanın çok küçük olması olasıdır. Bu durum, doğadaki türleşmenin göreceli olarak yakın zamanda gerçekleşmiş olduğunu göstermektedir.

KAYNAK O. Seehausen and J.J.M. van Alphen, The effect of male coloration on female mate choise related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei complex*), *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:1-8(1998).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer ışığı turuncuya çevirme, cichlid balıklarının çiftleşme davranışını etkilememiş olsaydı, araştırmacıların kararı nasıl farklı olabilirdi?

Allopatrik ve Simpatrik Türleşme: *Tekrar*

Şimdi, yeni türlerin oluşumunu sağlayan türleşmenin iki ana tarzını tekrarlayalım. Allopatrik türleşmede yeni tür, atasal populasyonundan coğrafik olarak yalıtılmasıyla oluşur. Coğrafik yalıtım, gen akışını kısıtlar. Sonuç olarak, atasal türden gelen diğer üreme engelleri, yalıtılmış populasyonda meydana gelen genetik değişikliklerin yan ürünleri olarak ortaya çıkabilir. Birçok farklı süreç, böyle genetik değişiklikleri, farklı çevre koşulları altındaki doğal seçmeyi, genetik sürüklenmeyi ve eşeysel seçimi üretebilir. Allopatrik populasyonlarda ortaya çıkan içsel üreme engelleri bir kez oluştuğunda, atasal populasyonla sonradan temas durumuna gelse bile aralarındaki üremeyi önleyebilir.

Buna zıt olarak simpatrik türleşme, aynı alanda bulunan populasyonun geri kalan kısmından alt populasyonu yalıtan üreme engellerinin ortaya çıkmasını ister. Allopatrik türleşmeye göre daha seyrek rastlanmasına karşın, simpatrik türleşme, alt populasyon içerisine ve ondan dışarıya olan gen akışı engellendiği zaman gerçekleşir. Bu, poliploidi sonucunda ortaya çıkabilir; poliploidi, bir canlının ilave kromozom takımına sahip olması durumudur. Simpatrik türleşme, doğal seçmenin alt populasyonu, habitat ve besin kaynağı olarak atasal populasyon tarafından kullanılmayan kaynaklara yöneltmesiyle ve buna bağlı olarak ortaya çıkan üreme yalıtımı sonucunda da meydana gelebilir. Simpatrik türleşme, bir de eşeysel seçim nedeniyle ortaya çıkabilir.

Türlerin meydana geldiği coğrafik içeriği tekrarladıktan sonra, şimdi, yeni ya da kısmen oluşmuş türler temas durumuna geçtiklerinde ne olabileceğini ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 24.2

1. Allopatrik ve simpatrik türleşme arasındaki temel farklılıkları özetleyiniz. Türleşmenin hangi tipi, neden daha yaygındır?
2. Simpatrik türleşmenin gerçekleşmesini daha olası kılan, simpatrik populasyonlarda gen akışını azaltabilen iki mekanizmayı tanımlayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Allopatrik türleşmenin ortaya çıkması anakaraya yakın bir adada mı yoksa aynı büyüklükte olan ancak daha yalıtılmış bir adada mı daha olasıdır? Öngörünüzü açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 13.8'deki (s.254) mayoz bölünme sürecini inceledikten sonra, mayoz sırasındaki nasıl bir hatanın poliploidiye yol açabileceğini açıklayınız

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 24.3

Hibrid zonları, üreme yalıtımına yol açan faktörleri ortaya koyar

Eğer üreme engeli tamamlanmamış bir tür diğeri ile temas durumuna gelirse ne olur? Bir olası sonuç, **hibrid zonun** oluşmasıdır; hibrid zonu, farklı türün üyelerinin birbirleriyle karşılaşıp üredikleri ve böylece en azından bir miktar karışık atalı yavruların meydana geldiği bölgedir. Bu bölümde hibrid zonlarını ve bu zonların, üreme yalıtımının evrimine neden olan faktörler hakkında neleri ortaya koyduğunu inceleyeceğiz.

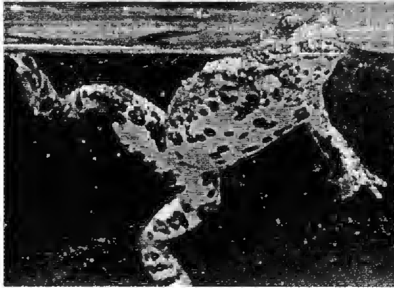
Hibrid Zonlarındaki Modeller

Bazı hibrid zonları, dar bantlar oluşturur. Örneğin **Şekil 24.13**'de görüldüğü gibi kara kurbağası cinsi *Bombina*'nın iki türü olan sarı-karınlı kurbağa (*B. variegata*) ve kırmızı-karınlı kurbağa (*B. bombina*) için hibrid zonları böyledir. Haritada kırmızı hat ile gösterilmiş olan bu hibrid zonun uzunluğu 4000 km'yi aşar, fakat, genişliği çoğu yerde 10 km.den daha azdır. Hibrid zonu, sarı-karınlı kurbağanın yüksek ra-

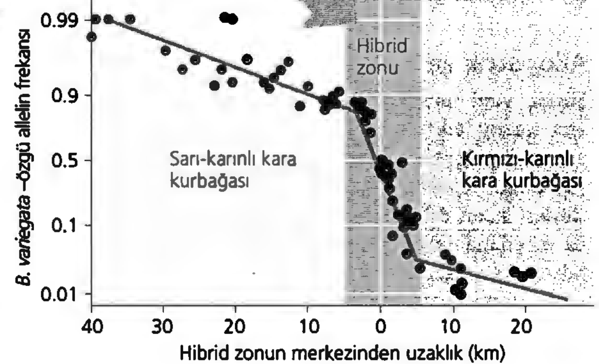




Kırmızı-karınlı kara kurbağası, *Bombina bombina*: alçak rakımlarda yaşar.



Sarı-karınlı kara kurbağası, *Bombina variegata*: yüksek rakımlarda yaşar



▲ **Şekil 24.13 Avrupa'da *Bombina* kara kurbağaları için dar bir hibrid zonu.** Grafik, Polonya'da Krakow yakınındaki zonun genişliği boyunca, türe özgü allel frekanslarının dağılım tarzını göstermektedir. Frekansları 1.0'e yakın olan bireyler sarı-karınlı kara kurbağalarıdır, frekansları 0.0'a yakın olan bireyler kırmızı-karınlı kara kurbağalarıdır ve bunların arasındaki frekansa sahip bireylerin hibrid olduğu düşünülmektedir.

? *Bu grafik, gen akışının, kırmızı-karınlı kara kurbağalarından sarı-karınlı kara kurbağalarının alanına doğru olduğuna mı işaret etmektedir? Açıklayınız.*

kımlı habitatlarının kırmızı-karınlı kurbağanın alçak rakımlı habitatlarıyla karşılaştığı yerlerde ortaya çıkar. Bu zonun karşıdan karşıya kat eden bir "diliminde", sarı-karınlı kurbağaya özgü allellerin frekansı, sadece sarı-karınlı kurbağanın bulunduğu sınır kısmında %100'iken, zonun orta kısmında %50'ye ve sadece kırmızı-karınlı kurbağanın bulunduğu sınır kısmında %0'a inmektedir.

Hibrid zonda, allel frekanslarının bu şekilde bir durum sergilemesine ne neden olmaktadır? Biz bundan gen akışının engellenmesi sonucunu çıkarabiliriz-diğer türlü, bir atasal türden gelen alleller, diğer atasal türün gen havuzunda da yaygın olurdu. Coğrafik engeller, gen akışını azaltıyor mu? Bu örnekte değil; çünkü kurbağalar bu hibrid zonu boyunca hareket edebilir. Daha önemli bir faktör, hibrid kurbağalarda, hem kaburgaların spin şeklinde kaynaşmasını ve larvaların kusurlu ağız parçalarına sahip olmasını kapsayan morfolojik anormallikler mevcuttur hem de embriyo ölüm oranı artmıştır. Hibritlerin yaşama ve üreme gücü zayıf olduğundan, onlar atasal türün üyeleriyle, yaşayabilme yeteneğine sahip çok az sayıda yavru üretir. Sonuç olarak hibrid bireyler, allellerin bir türden diğerine geçirilmesinde nadiren basamak taşı olarak hizmet eder. Hibrid zonun dışında, gen akışına karşı ilave engeller, atasal türün yaşadığı farklı çevre koşullarındaki doğal seçme tarafından sağlanabilir.

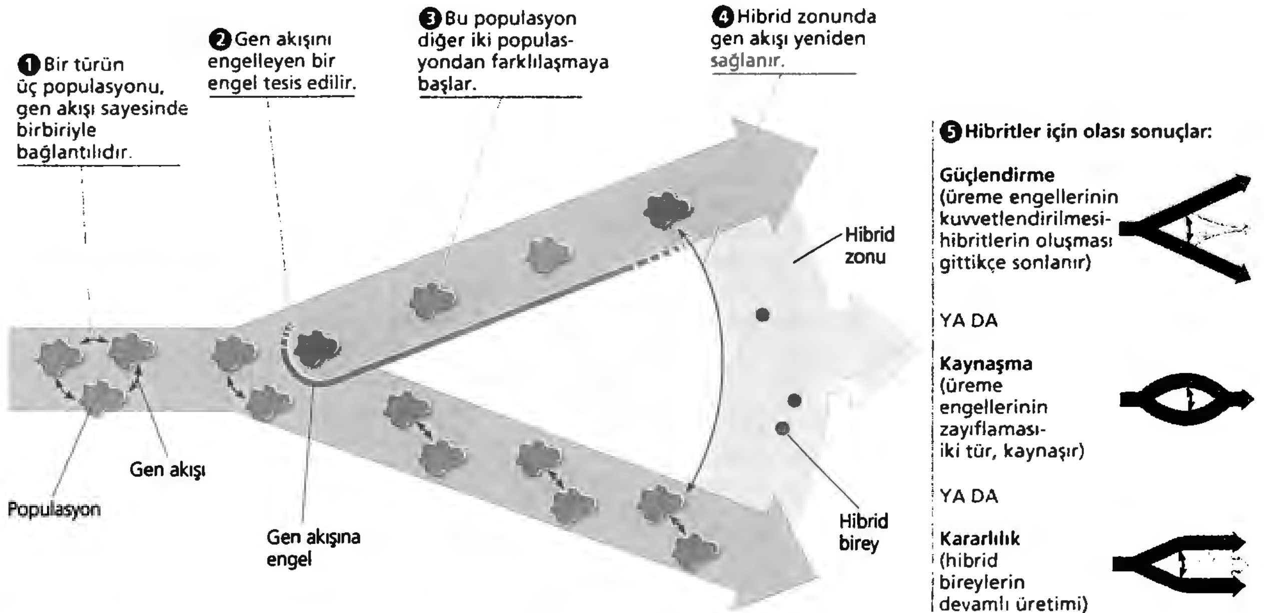
Diğer hibrid zonları, daha karmaşık durum sergilemektedir. Örneğin, birçok bitki türü, çok özel çevre koşullarının bir arada olduğu yerlerde bulunur. Doğada, böyle koşullara sahip olan elverişli"yamalar", çoğunlukla düzensiz olarak dağıtılmış ve bir diğerinden yalıtılmış durumdadır. Böyle iki bitki türü aralarında çoğaldıklarında (melezlenme), birbiriyle bağlantısız yama grubunda hibrid zon meydana gelir; bu, uzamsal olarak Şekil 24.13'de gösterilmiş olan devamlılık gösteren banttan daha karmaşık bir durum sergilemektedir. Fakat, onlar karmaşık ya da basit konumlanma modeli sergilemiş olmalarına bakılmaksızın aralarında üreme engeli henüz tamamlanmamış iki tür, temas durumuna geldiklerinde hibrid zonları oluşur. Oluştuğunda, hibrid zonları zamanla nasıl değişir?

Zaman İçerisinde Hibrid Zonları

Bir hibrid zonu çalışmak, türleşme üzerinde doğal bir deneyi gözlemlemek gibidir. Hibritler, üreme bakımından atalarından yalıtılacaklar mı ve Kuzeybatı Pasifik'deki tekesakalı bitkisindeki poliploidide olduğu gibi, yeni bir tür oluşturacak mı? Eğer değilse, hibrid zonun, zaman içerisinde, üç olası sonucu vardır: engellerin kuvvetlendirilmesi, türlerin birleşmesi ya da kararlı hale getirilmesi (**Şekil 24.14**). Türler arasındaki üreme engelleri, zamanla güçlenebilir (hibritlerin oluşmasına sınırlama getirir) ya da zaman içerisinde zayıflar (ayrılan türlerin tek bir tür halinde kaynaşmasına yol açar). Ya da hibritlerin, üretilmesi devam edebilir; böylece uzun süreli ve kararlı hibrit zonu ortaya çıkar. Şimdi, bu üç olasılığı ileri süren arazi çalışmalarını inceleyelim.

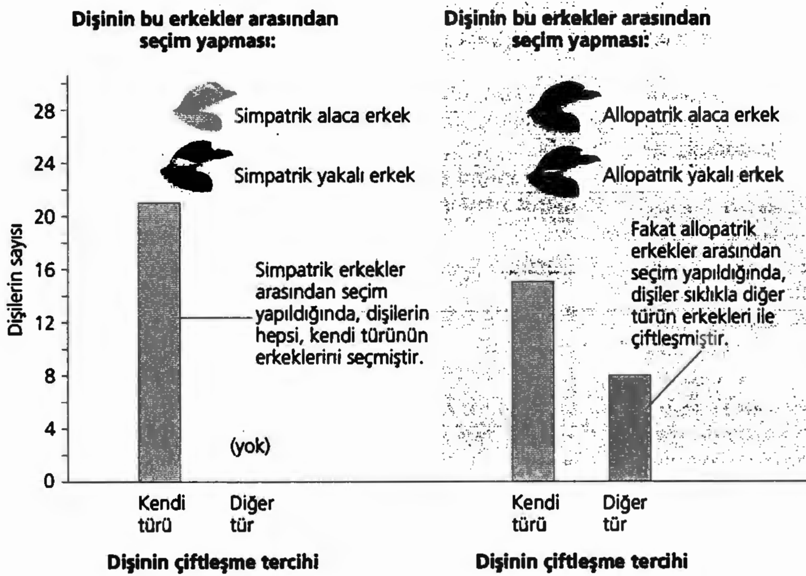
Güçlendirme: Üreme Engellerinin Güçlendirilmesi

Bombina örneğinde olduğu gibi, hibritler kendi atasal türünün üyelerine göre daha az uyum gösterirse, doğal seçmenin uyumsuz hibritlerin oluşumunu indirgeyerek prezigotik



▲ **Şekil 24.14** **Hibrid zon oluşumu ve zaman içerisinde hibritler için olası sonuçları.** Renkli kalın oklar, zamanın akışını göstermektedir.

EĞER ÖYLE İSE? *Bu süreçte, eğer 3.basamakta gen akışı yeniden tesis edilecek olursa ne olabileceğini tahmin ediniz.*



▲ **Şekil 24.15 Avrupa sinekkapan kuşlarının birbirine çok yakın akraba olan türlerinde üreme engellerinin kuvvetlendirilmesi.**

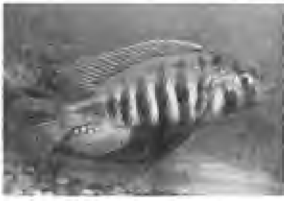
üreme engellerini kuvvetlendirdiğini söyleyebiliriz. Bu süreç, üreme engellerini *kuvvetlendirmeyi* içerdiğinden **güçlendirme** adı verilmiştir. Eğer güçlendirme oluyorsa, mantıksal olarak, simpatrik populasyonlar arasındaki üreme engellerinin allopatrik populasyonlardakine göre daha kuvvetli olması gereklidir.

Örnek olarak, Avrupa sinekkapan kuşunun birbirine yakın akraba olan iki türünde, yani siyah sinekkapan ve yakalı sinekkapan türlerinde güçlendirme ile ilgili kanıtları düşünelim. Bu kuşların allopatrik populasyonlarında, iki türün erkek bireyleri birbirlerine çok benzer. Fakat simpatrik populasyonlarında, iki türün erkek bireyleri çok farklı görünüşe sahiptir: siyah sinekkapanın erkekleri, soluk kahverengidir; oysa yakalı sinekkapanın erkekleri, genişçe bir beyaz renkli yamaya sahiptir. Yakalı ve siyah sinekkapan dişileri, simpatrik populasyonlardaki erkekler arasında tercih yaptıklarında diğer türün erkeğini seçmez; fakat eğer dişiler, allopatrik populasyonlardaki erkekler arasından seçme yaparlarsa sıklıkla hata yapar (**Şekil 24.15**). Böylece eğer güçlendirme oluşuyor ise, tahmin edeceğiniz üzere üreme engeli, simpatrik populasyonlarda allopatrik populasyonlardakine göre daha kuvvetli olmaktadır. Benzer sonuçlar, kuşları, böcekleri, bitkileri ve diğer kuşları kapsayan bir takım canlı grubunda gözlenmiştir. Fakat, kısaca tartışacağımız *Bombina* kurbağaları üzerinde yapılan çalışmada, ilginç bir şekilde, güçlendirme gözlenmemiştir.

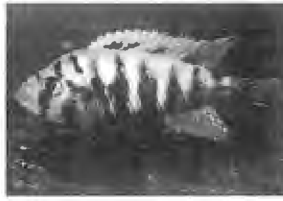
Kaynaşma: Üreme Engellerinin Zayıflaması

Şimdi, üreme engelleri güçlü olmayan iki türün, hibrit zonunda birbiriyle temas haline geldiği durumu düşünelim. Üreme engelleri zayıf olunca öylesine fazla gen akışı olur ki iki türün gen havuzları gittikçe birbirine benzer hale gelir. Gerçekte, türleşme süreci tersine döner ve hibritleşen iki tür sonunda tek bir tür halinde kaynaşır. Böyle bir durum, daha önce tartıştığımız Victoria Gölünün cichlid balık türlerinin bazıları arasında gerçekleşmiş olabilir. Geçen 30 yıllık sürede, Victoria Gölünün önceki 600 cichlid balık türünün yaklaşık 200 'ü ortadan kalkmıştır. Bu türlerden bazıları, ortama sokulan Nil levreği gibi avcı türler nedeniyle ortadan kaldırılmıştır. Fakat Nil levreği tarafından yenmeyen birçok tür de ortadan kalkmıştır- belki de tür kaynaşması nedeniyle ortadan kalkmışlardır. Ekolojik olarak benzer özelliklere sahip cichlid türlerinin birçok çifti, üreme bakımından yalıtılmış durumdadır; çünkü, bir türün dişileri çiftleşmek için belirli bir renge sahip erkekleri tercih ederken diğer türün dişileri çiftleşmek için farklı bir renge sahip erkekleri tercih etmektedir (bakınız Şekil 24.12). Araştırmacılar, kirlenmenin sularda yarattığı bulanıklığın dişilerin kendi türüne ait erkekleri yakın akraba türün erkeklerinden ayırt etmede rengi kullanma yeteneğini, indirgemiş olabileceğini düşünmektedir. Eğer daha sonraki kanıtlar bu hipotezi desteklerse, öyle görünüyor ki Victoria Gölündeki kirlilik, birbirini tetikleyen bir seri etki yaratmıştır. İlk olarak kirlenme, dişilerin kendi türüne ait erkekleri ayırt etme yeteneğini azaltarak, aralarında üreme yalıtımı gerçekleşmiş olan türlerin üyeleri arasında çiftleşme frekansının artışına yol açmıştır. İkinci olarak, bu çiftleşmelerin sonucunda birçok hibrid türemiş, atasal türlerin gen havuzlarının birleşmesi gerçekleşmiş ve tür kaybı meydana gelmiştir (**Şekil 24.16**).

Benzer olaylar, kutup ayılarını (*Ursus maritimus*) etkileyebilir. Fosiller ve genetik analizler, kutup ayılarının 100.000 ve 200.000 yıl önce boz ayıların (*U. arctos*) Kuzey Amerika populasyonlarından evrimleşmiş olduğuna işaret etmektedir. Son yıllardaki küresel ısınma, kutup ayılarının fok balıkları ve diğer avlarını avladıkları Arktik Okyanus buzullarının kapladığı alanı küçültmüştür. Kutup ayılarının buzul habitatların yok olması (onları soyu tükenme riskiyle karşı karşıya getirmekte), onların boz ayılarla karşılaşabileceği karasal ortamda bulunma olasılığını artırmaktadır. Doğada, kutup ayıları ve boz ayıların melez yavruları kaydedilmiştir (bakınız Şekil 24.4). Kutup ayılarının habitatlarının ortadan kalkmaya devam etmesi, böyle hibritlerin sayısını artırarak bu iki türün gen havuzlarının birleşmesine yol açabilir; yani, kutup ayılarının olası yok oluşuna katkı yapabilir.



Pundamilia nyererei



Pundamilia pundamilia



***Pundamilia* "bulanık sular"**
Bulanık sulu alanlardan alınan hibrid yavru

▲ **Şekil 24.16 Kaynaşma: Üreme engellerinin kırılması.** Son 30 yılda Victoria Gölünde suların bulanıklığındaki artış, *P. nyererei* ve *P. pundamilia* arasındaki üreme engellerini zayıflatmış olabilir. Bulanık sulu alanlarda, iki tür yoğun bir şekilde hibritleşmektedir, bu durum, onların gen havuzlarının kaynaşmasına yol açmaktadır.

Kararlılık: Hibrit Bireylerin Devamlı Oluşumu

Birçok hibrid zon, hibritlerin devamlı üretilmesi anlamında kararlıdır. Bazı durumlarda, bu olay gerçekleşmektedir; çünkü hibritler, en azından belirli habitatlarda ve yıllarda, her bir atasal türün üyelerine göre yaşamlarını daha iyi sürdürmekte ya da üreyebilmektedir. Fakat kararlı hibrit zonlar, hibritlere *karşı* seçilimin uygulandığı yerlerde de gözlenmiştir; bu, beklenmedik bir sonuçtur.

Bombina hibrid zonundaki hibritlerin çok büyük dezavantajı olduğunu hatırlayın. Sonuç olarak, kendi türlerinin üyeleriyle çiftleşmeyi tercih eden bireylerin yavruları, başka türlerin yavrularıyla gelişigüzel çiftleşen bireylerin uyumsuz hibrit yavrularına göre yaşamlarını daha iyi sürdürmeli ya da üremelidir. Bu bize, üreme engellerini kuvvetlendiren ve böylece, hibrit kurbağaların üretimini sınırlayan güçlendirme olayının olması gerektiğini çağrıştırmaktadır. Fakat, 20 yıldan daha uzun süren çalışmada, güçlendirme ile ilgili herhangi bir kanıt bulunmamıştır ve hibritler sürekli olarak üretilmiştir.

Bu bulgu, nasıl açıklanabilir? Bir olasılık, *Bombina* hibrid zonunun darlığıyla ilişkilidir (bakınız Şekil 24.13). Kanıtlar, her iki atasal türün üyelerinin, atasal populasyonların yer aldığı zonun dışına göç ettiklerine işaret etmektedir. Böyle hareketler, zon içerisindeki üreme yalıtımını artırmak için çalışan seçilimi potansiyel olarak alt ederek hibritlerin devamlı üretimine yol açar. Eğer hibrid zon geniş olsaydı, bunun olma olasılığı daha düşük olacaktı; çünkü zonun merkezi, hibrid zonun dışına yerleşmiş uzak atasal populasyonlardan çok az gen akışı kabul edecektir.

Özetle, bazen hibrid zonlardaki ürünler, bizim tahminlerimizle çakışır (Avrupa sinekkapanları ve cichlid balıklar) ve bazen çakışmaz (*Bombina*). Fakat bizim tahminlerimizin doğrulanıp doğrulanmadığına bakılmaksızın, hibrit zonlarındaki olaylar, yakın akraba türler arasındaki üreme engellerinin zamanla nasıl değiştiğine ışık tutabilir. Gelecek bölümde, hibritleşen türler arasındaki etkileşimlerin, aynı zamanda türleşmenin genetik kontrolü ve hızına nasıl bir bakış sağladığını inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 24.3

1. Hibrit zon ne demektir; ve türleşme çalışılırken neden bu zonlar "doğal laboratuvarlar" olarak kabul edilirler?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Coğrafik olarak ayrılmaları nedeniyle birbirinden farklılaşmış ancak henüz üreme yalıtımı tamamlanmadan birbirleriyle temasları yeniden başlamış olan iki tür düşünün. Eğer bu iki tür arasında gelişigüzel çiftleşme olacak olursa ve (a) hibrid yavruların yaşama yeteneği ve üremesi, tür içi çiftleşmelerden gelen yavrulara göre daha zayıfsa; ya da (b) hibrid yavruların yaşama yeteneği ve üremesi, tür içi çiftleşmelerden gelen yavrularınkiyle aynı ise, zamanla ne olacağını tahmin ediniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **24.4**

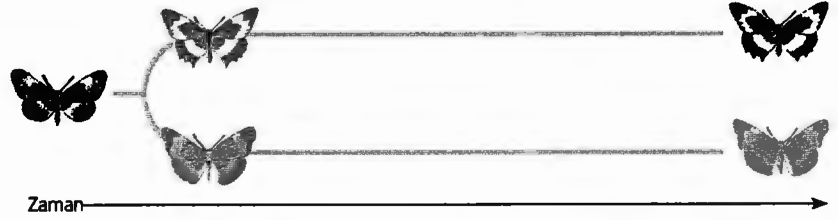
Türleşme, hızlı ya da yavaş gerçekleşebilir ve az ya da çok sayıda gendeki değişikliklerden kaynaklanabilir

Darwin, "sırların sırrını" –yani türleşmeyi- düşünmeye başladığı zaman, cevaplanmamış birçok soruyla karşılaştı. Bölüm 22'de okuduğunuz gibi, O, doğal seçme yoluyla evrimleşmenin hem canlı çeşitliliğini ve hem de canlıların adaptasyonlarını açıklamaya yardım ettiğini anlayınca, bu soruların bazılarını yanıtladı. Fakat Darwin'den beri biyologlar, türleşme konusunda temel sorular sormaya devam etmiştir. Örneğin, yeni bir türün oluşması için ne kadar süre geçmesi lazım? Ve bir tür, iki türe ayrılacağı zaman ne kadar gen değişikliğe uğrar? Bu sorulara verilecek yanıtlar da, ortaya çıkmaya başlıyor.

Türleşmenin Zaman Süreci

Yeni türlerin oluşmasının ne kadar zaman aldığı konusunu açıklamak için, fosil kayıtlardaki çok sayıdaki örnekten, morfolojik verileri (fosiller dahil) kullanan çalışmalardan ya da belirli canlı gruplarındaki türleşme olayları arasındaki zaman aralığını değerlendiren moleküler verilerden gelen bilgileri bir araya toplayabiliriz.

(a) Noktalanmış modelde, yeni türler, atasal türden dallandıklarında büyük ölçüde değişirler; ve ondan sonra var oldukları sürenin geri kalan bölümünde çok az değişiklik geçirirler



(b) Diğer türler, bir başka türden zaman içerisinde gittikçe değişerek yavaş yavaş farklılaşır.



▲ **Şekil 24.17 Türleşmenin temposu ile ilgili iki model.**

Fosil Kayıtlarındaki Modeller

Fosil kayıtlar, bir jeolojik tabakada aniden ortaya çıkan ve birkaç katman boyunca önemli bir değişiklik göstermeden varlığını sürdürdükten sonra ortadan kaybolan yeni türlerin olduğuna ilişkin birçok olay içermektedir. Örneğin, kendilerini yeni yapan morfolojileri ile fosil kayıtlarda ilk kez sahneye çıktıktan sonra ortadan kalkıncaya kadar geçen milyonlarca yıllık süre içerisinde çok az değişim gösteren düzinelerce denizel omurgasız türü vardır. Amerika Doğa Tarihi Müzesinden fosil bilimci Niles Eldredge ve Harvard Üniversitesinden Stephen Jay Gould, durgun görünen bu dönemlerin ani değişiklikle noktalanmasını belirtmek için **noktalanmış denge (punctuated equilibria)** adını vermiştir (**Şekil 24.17a**). Diğer türler, noktalanmış denge modeli sergilemez; onun yerine, uzun zaman periyodu boyunca daha tedrici olarak (yavaş yavaş) değişirler (**Şekil 24.17b**).

Noktalanmış denge ve tedrici değişim modelleri, yeni bir tür oluşumunun ne kadar süre alacağı konusunda bize ne anlatır? Bir türün 5 milyon yıldır yaşamını sürdürdüğünü; fakat, onun yeni bir tür olarak tanımlanmasına yol açan morfolojik değişikliklerin çoğunun var oluşunun ilk 50.000 yıllık süresi içerisinde -yani yaşadığı toplam sürenin sadece %1'lik kısmı- ortaya çıkmış olduğunu varsayalım. Bu şekilde kısa olan (jeolojik bakımdan) zaman periyotları, fosil tabakalarda ayırt edilemez; çünkü, sediment birikme hızı, böyle yakın zamanlarda oluşmuş birbirine çok yakın tabakaları ayırt ettirmek için çok yavaştır. Bu nedenle, onun fosilleri esas alındığında, tür aniden ortaya çıkmış gibi ve ondan sonrada, ortadan kalkmadan öncesine kadar ya çok az değişiklik gösterdiği ya da hiç değişiklik göstermediği şeklinde gözlenecektir. Böyle bir tür, kendi fosillerinin ima ettiğinden (bu olayda 50.000 yıllık süre) daha yavaş olarak ortaya çıkmış olabilmesine karşın, noktalanmış denge modeli türleşmenin nispeten hızlı olarak gerçekleştiğine işaret etmektedir. Fosilleri çok daha tedrici değişim gösteren türler için, yeni bir biyolojik türün ne zaman oluştuğunu kesin olarak söyleyemeyiz; çünkü, üreme yalıtımı hakkındaki bilgiler fosilleşmez. Ancak, böyle gruplardaki türleşme muhtemelen yavaş ilerlediğinden, belkide milyonlarca yıl alabilir.

Türleşme Hızları

Noktalanmış denge modeli, türleşme sürecinin başladığında, nispeten hızlı olarak tamamlanabildiğini ileri sürmektedir-bu öneri, sayıca artan çalışmalar ile desteklenmektedir.

Örneğin, İndiana Üniversitesinde yürütülen bir çalışma, yabani ayçiçeği türü olan *Helianthus anomalus*'un hızlı türleşme sonucunda oluştuğunu ileri sürmektedir. Genetik kanıtlar, bu türün, *H. annuus* ve *H. petiolaris* isimli diğer iki ayçiçeği türünün melezlenmesiyle ortaya çıktığına işaret etmektedir. Hibrit tür olan *H. anomalus*, ekolojik olarak farklılık göstermektedir ve üreme bakımından her iki atasal türden de yalıtılmıştır (**Şekil 24.18**). Melezlenme olayının ardından kromozom sayısında değişikliğin olduğu allopoliploid türleşmenin sonuçlarının aksine, bu ayçiçeklerinde iki atasal tür ve hibrit, aynı sayıda kromozoma sahiptir ($2n = 34$). O zaman, türleşme nasıl oldu? Bu soruya cevap vermek için, araştırmacılar, doğadaki olayları taklit eden bir deney tasarladılar (**Şekil 24.19**). Deney sonuçları, doğal seç-

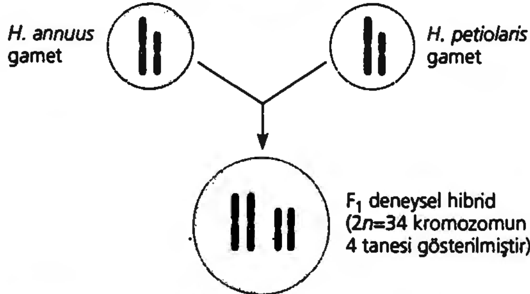


▲ **Şekil 24.18 Bir hibrid ayçiçeği türü ve onun kurak kumul habitatı.** Yabani ayçiçeği türü olan *Helianthus anomalus*, bu türe yakın fakat daha nemli ortamlarda yaşayan *H. annuus* ve *H. petiolaris* isimli iki ayçiçeği türünün hibritleşmesinden ortaya çıkmıştır.

▼ **Şekil 24.19** **SORGULAMA**

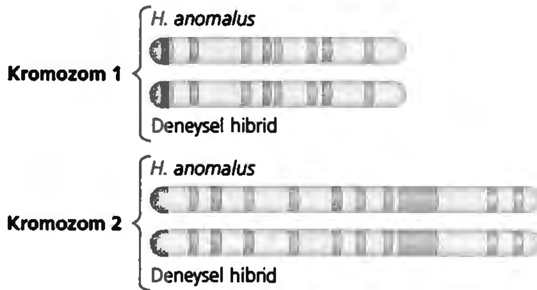
Hibritleşme, ayçiçeklerinde türleşmeye nasıl yol açar?

DENEY İndiana Üniversitesinde, Loren Rieseberg ve çalışma arkadaşları, laboratuvarda deneysel olarak hibrit üretmek için *H. annuus* ve *H. petolaris* türlerini iki atasal ayçiçeği türü olarak birbiriyle çaprazladı (her gamet için, n= 17 kromozomun sadece ikisi gösterilmiştir).



İlk kuşakta (F_1), deneysel hibritlerin her kromozomunun tamamıyla, atasal türlerin birinden ya da diğerinden gelen DNA'dan meydana geldiğini not ediniz. Araştırmacılar, daha sonra, F_1 ve takip eden kuşakların verimli olup olmadıklarını test ettiler. Araştırmacılar aynı zamanda, deneysel hibritdeki kromozomları, doğal olarak oluşmuş hibrit olan H. anomalus'un kromozomları ile karşılaştırmak için türe-özgü genetik markörler kullanmışlardır.

BULGULAR F_1 deneysel hibritlerinin sadece %5'i verimli olmasına karşın, sadece dört kuşak sonra hibrid verimliliği %90'nın üstüne çıkmaktadır. Bu beşinci hibrit kuşaktaki bireylerin kromozomları, F_1 kuşağındaki bireylerin kromozomlarından farklıdır; fakat, *H. anomalus*'un doğal populasyonundan alınan bireylerin kromozomlarına benzerdir.



SONUÇ Zamanla, deneysel hibrit populasyonundaki kromozomlar, *H. anomalus* türünün doğal populasyonundan alınan bireylerin kromozomlarına benzer hale gelecektir. Deneysel hibritlerin verimliliğinde gözlenen artış, atasal türlerin birbiriyle uyum sağlamayan DNA bölgelerini ortadan kaldıran seçilim sayesinde olduğunu akla getirmektedir. Genel olarak, öyle görünmektedir ki türleşme sürecinin başlangıç basamakları, hızlı gerçekleşmiştir ve laboratuvar deneylerinde taklit edilebilmiştir.

KAYNAK L.H.Rieseberg et al. Role of gene interactions in hybrid speciation: evidence from ancient and experimental hybrids, Science 272:741-745 (1996).

EĞER ÖYLE İSE? *Deneysel hibritlerin artan verimliliği, laboratuvar koşulları altında gelişen doğal seçmeden kaynaklanmış olabilir. Sonuçlar için, bu alternatif açıklamayı değerlendiriniz.*

menin, kısa bir zaman periyodu içerisinde hibrit populasyonlarda kapsamlı genetik değişiklikler meydana getirebildiğine işaret etti. Bu değişikliklerin, hibritleri üreme bakımından atalarından farklılaştırmak suretiyle *H. anomalus* denen yeni türün oluşumuna neden olduğu ortaya çıkmaktadır.

Ayçiçeği örneği, elma kurtçuk sineği, Victoria Gölü cichlid balıkları ve daha önce tartıştığımız meyve sineği örnekleri, *dallanma (divergens) başlar başlamaz* yeni türlerin hızlı bir şekilde ortaya çıkabileceğini akla getirmektedir. Fakat, türleşme olayları arasındaki zamanın toplam uzunluğu ne kadardır? Bu zaman aralığı, yeni oluşmuş türün populasyonlarının diğerinden dallanmaya başlamasından önce geçen zaman, ve dallanmanın başlamasından itibaren türleşmenin tamamlanması için geçen sürenin ilavesinden oluşmaktadır. Sonuçlandığında, türleşme olayları arasındaki toplam zaman önemli ölçüde değişebilir. Örneğin, bitki ve hayvanların 84 grubundan elde edilen verilerin yer aldığı bir çalışmada, türleşme olayları arasındaki zaman aralığının 4000 yıldan (Uganda'daki Nabugabo Gölünde yaşayan cichlid balıklarında) 40 milyon yıla (bazı kınkanatlılarda) değiştiği görülmektedir. Genellikle, türleşme olayları arasındaki süre, ortalama olarak 6.5 milyon yıldır ve nadiren 500.000 yıldan azdır.

Böyle verilerden ne öğrenebiliriz? İlk olarak, bu veriler göstermektedir ki yeni oluşmuş bir türün başka bir yeni türü vermesi için ortalama olarak milyonlarca yıl geçebilir. Bölüm 25'te göreceğimiz gibi bu sonuç Dünya'da kitlesel yok oluşların ardından canlıların toparlanmasının ne kadar uzun zaman alacağını bize ima etmektedir. İkinci olarak, yeni türlerin ortaya çıkmasında zaman bakımından aşırı değişkenliğin olması, canlıların bünyelerinde tık tık diye çalışan ve düzenli zaman aralıklarıyla onların yeni tür üretmesine yol açan "türleşme saatinin" olmadığını göstermektedir. Bunun yerine, türleşme yalnız populasyonlar arasındaki gen akışı kesintiye uğradıktan sonra başlar; bu kesintiye belki çevresel koşulların değişmesi, ya da az sayıda bireyi yalıtılmış bir alana taşıyan fırtına gibi öngörülemeyen olaylar yol açabilir. Ayrıca gen akışı kesilince, populasyonlar genetik olarak öylesine farklılaşmalıdırlar ki üreme bakımından yalıtılsınlar- diğer olaylardan önce hepsi, muhtemelen türleşme sürecini tersine çevirerek gen akışının sürdürülmesine yol açar (bakınız Şekil 24.16).

Türleşme Genetiğinin İncelenmesi

Devam etmekte olan türleşme olayının (hibrit zonlarındaki gibi) çalışılması, üreme yalıtımına yol açan özellikleri ortaya koyabilir. Bu özellikleri kontrol eden genleri belirlemek suretiyle bilim insanları, evrimsel biyolojinin temel sorusunu araştırabilir: Yeni bir tür oluştuğu zaman kaç tane gen değişir?

Birkaç olayda, üreme yalıtımının ortaya çıkması, tek bir gendeki değişikliğe uygun olarak gerçekleşmiştir. Örneğin, *Euhadra* cinsine ait Japon salyangozunda tek bir gendeki değişiklik, üremenin mekanik olarak engellenmesiyle sonuçlanmıştır. Bu gen, kabuğun sarmal olarak kıvrılma yönünü kontrol etmektedir. Kabuk farklı yönlerde kıvrılacak olursa, salyangozun genital organları, çiftleşmeyi önleyecek tarzda konumlanır (Şekil 24.3f, benzer bir örneği göstermektedir).

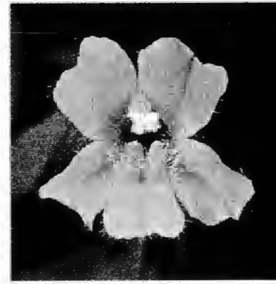
Maymun çiçeğinin yakından akraba iki türü olan *Mimulus cardinalis* ve *M. lewisii* arasında mevcut olan büyük üreme engeli, nispeten az sayıda genin etkisi altında ortaya çıktığı görülmektedir. Bu iki tür, birkaç prezigotik ve postzigotik engelle yalıtılmıştır. Bunlardan prezigotik engel olan tozlaştırıcı (polinatör) seçimi, yalıtımın büyük kısmından sorumludur: *Mimulus cardinalis* ve *M. lewisii* arasındaki hibrit zonda, polinatör ziyaretlerinin hemen hemen %98'i, bir türle ya da diğeriyle sınırlanmıştır.

Maymun çiçeğinin iki türü, farklı polinatörler tarafından ziyaret edilir: kolibriler, kırmızı çiçekli *M. cardinalis* türünü, bombus arıları pembe çiçekli *M. lewisii* türünü tercih ederler. Michigan State Üniversitesinden Douglas Schemske ve çalışma arkadaşları, polinatör seçiminin maymun çiçeğindeki en az iki lokus tarafından etkilendiğini göstermiştir; onlardan biri, "yellow upper" ya da *yup* lokusu olup çiçek rengini etkilemektedir (**Şekil 24.20**). Schemske ve çalışma arkadaşları, iki atasal türü birbiriyle çaprazlayıp F_1 hibritlerini üretmiş ve ondan sonra da, F_1 hibritlerinin her iki atasal tür ile geri çaprazlamalarını tekrarlamıştır; ve böylece *M. cardinalis* türünün bu lokusunda bulunan alleli *M. lewisii*'ye aktarmayı, ve de bunun tersini, başarmışlardır. Arazide gerçekleştirilen deneyde, *M. cardinalis yup* allelli *M. lewisii* bitkilerinin, yabanıl tip *M. lewisii* bitkilerindekinden 68 kat daha fazla kolibriler tarafından ziyaret edildiği saptanmıştır. Benzer şekilde *M. lewisii yup* allelli *M. cardinalis* bitkilerinin yabanıl tip *M. cardinalis* bitkilerindekinden 74 kat daha fazla bombus arıları tarafından ziyaret edildiği saptanmıştır. Böyle tek bir lokustaki mutasyon, polinatör tercihini etkileyebilir ve bundan dolayı maymun çiçeklerindeki üreme yalıtımına katkı yapabilir.

Diğer canlılarda türleşme süreci, çok sayıda gen ve gen etkileşimlerinden etkilenir. Örneğin bir meyve sineği türü olan *Drosophila pseudoobscura*'nın iki alttürü arasındaki hibrit kısırlığı, en azından dört lokus arasındaki gen etkileşimlerinden kaynaklanmaktadır; ve ayçiçeği hibrit zonunda daha önce tartıştığımız postzigotik yalıtım, en azından 26 kromozom segmenti (ve bilinmeyen sayıda genin) tarafından etkilenir. Sonuç olarak çalışmalar, üreme yalıtımının gelişmesini az ya da çok sayıda genin etkileyebildiğini ve bundan dolayı da yeni türlerin ortaya çıktığını bize bildirmektedir.

Türleşmeden Makroevrime

Görüldüğü gibi, türleşme, cichlid balıklarının sırt kısmındaki görünüşte oldukça küçük olan renk farklılığı ile başlayabilir. Bununla birlikte, türleşme tekrar tekrar olduğunda, böyle farklılıklar birikebilir ve daha belirgin hale gelir; ve sonunda, atalarından büyük ölçüde farklılık gösteren yeni bir canlı grubu ortaya çıkar (balinaların, karada yaşayan memelilerden köken almasında olduğu gibi; bakınız Şekil 22.20). Ayrıca, bir canlı grubu, çok sayıda yeni tür üreterek kapsam bakımından büyürken bir diğer canlı grubu, türlerinin soyunun tükenmesi nedeniyle küçülebilir. Bu şekilde çok sayıda türleşme ve soyu tükenme olaylarının topluca etkileri, fosil kayıtlarda belgelenen geniş kapsamlı evrimsel değişiklikleri biçimlendirmeye yardım etmiştir. Gelecek bölümde, makroevrimi incelemeye başladığımızda, böyle büyük ölçekli evrimsel değişikliklere bakacağız.



(a) Tipik *Mimulus lewisii*



(b) *M. cardinalis* türünün çiçek rengi allelini taşıyan *M. lewisii*



(c) Tipik *Mimulus cardinalis*



(d) *M. lewisii* türünün çiçek rengi allelini taşıyan *M. cardinalis*

▲ **Şekil 24.20 Polinatör tercihini etkileyen bir lokus.** Polinatör tercihi, Mimulus lewisii ve *M. cardinalis* arasındaki üremeye karşı güçlü engel sağlar. Araştırmacılar, *M. lewisii* türünün çiçek renginden sorumlu allelini *M. cardinalis*'e aktardıklarında ya da tersi gerçekleştirildiğinde, polinatör tercihinde kayma olduğunu gözlediler.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer M. lewisii yup alleline sahip M.cardinalis bireyleri, her iki maymun çiçeği türünün bulunduğu bir alana dikilecek olsaydı, hibrid yavruların üretimi nasıl etkilenebilirdi?*

KAVRAM KONTROLÜ 24.4

1. Türleşme, farklılaşarak birbirinden ayrılmaya başlayan populasyonlar arasında hızlı olabilir; ancak türleşme olayları arasındaki zamanın uzunluğu, çoğunlukla milyon yıllık süreden daha fazladır. Çelişkili gözüken bu durumu açıklayınız.
2. Maymun çiçeği bitkisinin iki türünde *yup* lokusunun, üremeye karşı prezigotik engel olarak etki ettiğine ilişkin kanıtları sıralayınız. Bu sonuçlar, *yup* lokusunun tek başına bu türler arasındaki üreme engellerini kontrol edeceğini kanıtlar mı? Açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 13.11 (s.259) ve Şekil 24.19'u (s.503) birbiriyle karşılaştırın. Hangi hücresel olay, hibrit kromozomlarının her iki atasal türden de DNA içermesine yol açar? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 24.1

Biyolojik tür kavramı üreme yalıtımının önemini vurgular (ss. 488-492)

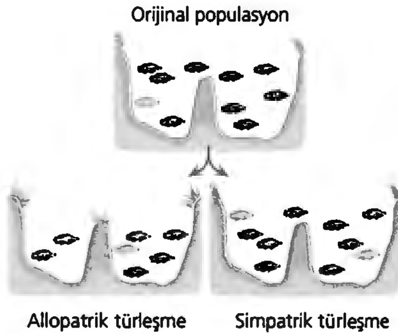
- Biyolojik **tür**, bireyleri kendi aralarında üreme potansiyeline sahip, yaşayabilen verimli yavrular üreten; fakat diğerlerinin üyeleriyle bu işlemleri gerçekleştiremeyen bir populasyon grubudur. **Biyolojik tür kavramı**, gen havuzlarını ayıran prezigotik ve postzigotik engeller sayesindeki üreme yalıtımı üzerinde durur.
- Türleşmenin nasıl olduğu konusundaki düşüncemize yardımcı olmasına karşın, biyolojik tür kavramı da sınırlamalara sahiptir. Örneğin, biyolojik tür kavramı, sadece fosillerden bilinen canlılara ya da üremesini sadece eşeysiz olarak gerçekleştiren canlılara uygulanamaz. Böylece bilim insanları, bazı durumlarda, **morfolojik tür kavaramı** gibi diğer tür kavramını kullanırlar.

? *Biyolojik tür kavramında gen akışının önemini açıklayınız.*

KAVRAM 24.2

Türleşme, coğrafik ayrılma ile ya da ayrılma olmaksızın gerçekleşebilir (ss. 493-498)

- **Allopatrik türleşmede,** bir türün iki populasyonu birbirinden coğrafik olarak ayrıldığı zaman aralarındaki gen akışı indirgenir. Bu ayrılma periyodu boyunca, populasyonlardan biri ya da her ikisi evrimsel olarak değişiklik geçirebilir ve aralarında prezigotik ya da postzigotik üreme engellerinin oluşması gerçekleşir.
- **Simpatrik türleşmede,** yeni tür, atasal türün bulunduğu aynı coğrafik alanda ortaya çıkar. Bitki türleri (ve daha nadir olarak da hayvan türleri), poliploidi yoluyla simpatrik olarak gelişmiştir. Simpatrik türleşme, habitat değiştirme (kaydırma) ve eşeysel seçilimden de kaynaklanabilir.



? *Simpatrik türleşmeye neden olan faktörler aynı zamanda allopatrik türleşmeye de neden olabilir mi? Açıklayınız.*

KAVRAM 24.3

Hibrid zonları, üreme yalıtımına yol açan faktörleri ortaya koyar (ss. 498-501)

- Birçok canlı grubu, **hibrid zonlar** oluşturur; bu zonlarda farklı türlerin üyeleri karşılaşır ve çiftleşerek karışık atalı olan en azından bir miktar yavru üretirler.
- Birçok hibrit zon, zaman süreci içerisinde hibrit yavrular üretilmeye devam ettiği için *kararlılık* gösterir. Diğerlerinde, **güçlendirme** olayında, üremeye karşı prezigotik engeller kuvvetlendirilir; böylece, uyumsuz hibritlerin oluşması azaltılır. Yine bazı diğer hibrid zonlarındaki üreme engelleri, zamanla zayıflayabilir: bu olay türlerin gen havuzlarının *kaynaşması* ile sonuçlanır (türleşme sürecinin tersi durum).

? *Eğer atasal tür farklı çevrede yaşıyorsa, hibrid zonun uzun süreli kararlılığını hangi faktörler destekleyebilir?*

KAVRAM 24.4

Türleşme, hızlı ya da yavaş gerçekleşebilir ve az ya da çok sayıda gendeki değişikliklerden kaynaklanabilir (ss. 501-504)

- Yeni türler, farklılaşma başladığında hızlı bir şekilde oluşabilir-fakat, yeni bir türün oluşması milyonlarca yıllık bir süre de alabilir. Türleşme olayları arasındaki zaman aralığı, birkaç bin yıldan onlarca milyon yıla olmak üzere önemli ölçüde değişebilir.
- Genetikteki yeni gelişmeler, araştırmacılara, bazı türleşme olaylarında işe karışan özgün genleri saptayabilme olanağı vermiştir. Sonuçlar, türleşme olayının, az sayıda ya da çok sayıda genle kontrol edilebileceğine işaret etmektedir.

? *Türleşme, sadece uzak geçmişte mi olmuştur ya da yeni türler günümüzde de ortaya çıkmaya devam ediyor mu? Açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. İçinde gen akışının rahatlıkla gerçekleştiği en büyük birim aşağıdakilerden hangisidir?
   a. populasyon.
   b. tür.
   c. cins.
   d. hibrid
   e. şube.

2. Hawaii Adalarının aynı kısımlarında yaşayan, meyve sineği Drosophila'nın farklı türlerinin erkekleri, farklı kur yapma davranışı sergilemektedir. Bu gösteri davranışları, dişileri cezb etmede işlev gören diğer erkeklerle kavgayı ve diğer yapay hareketleri kapsamaktadır. Bu durumda ne tip üreme yalıtımı söz konusudur?
   a. habitat yalıtımı
   b. zamanlamaya dayalı yalıtım
   c. davranışa dayalı yalıtım
   d. gamete dayalı yalıtım
   e. postzigotik engeller

3. Noktalanmış denge modeline göre,
   a. doğal seçme, evrimleşme mekanizması olarak önemli değildir.
   b. yeterli bir zaman süresi içerisinde, mevcut türlerin çoğu yavaş yavaş yeni türlere dallanacaktır.
   c. çoğu yeni tür, meydana gelirken kendine özgü özellikleri kısa zaman periyodunda ve göreceli olarak hızlı bir şekilde biriktirmiştir, ve varlığını tür olarak sürdürdüğü sürenin geri kalan kısmında çok az değişiklik geçirmiştir.
   d. evrimleşme olaylarının çoğu simpatrik populasyonlarda gerçekleşir.
   e. türleşme, genellikle, tek bir mutasyona uygun olarak ortaya çıkar.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Kuş el kitapları, bir zamanlar, mersin ötleğenini ve Audubon ötleğenini ayrı türler olarak listeledi. Son zamanlarda bu kuşlar, tek bir türün (*Dendroica coronata*) doğu ve batı formları olarak sınıflandırılmıştır. Eğer bu olay doğruysa, aşağıdaki evrim-

sel kanıtlardan hangisi, bu yeniden sınıflandırmanın nedeni olabilecektir?

a. İki form, doğada kendi aralarında sıklıkla üremekte, ve yavruları yaşamlarını sürdürüp çoğalabilmektedir.
b. İki form, benzer habitatlarda yaşam sürer.
c. İki form, çok sayıda ortak gene sahiptir.
d. İki form, benzer besin gereksinimlerine sahiptir.
e. İki form, çok benzer renklenmeye sahiptir.

5. Aşağıdaki faktörlerden hangisi, allopatrik türleşmeye katkı *yapmayacaktır?*

a. Populasyonun ana populasyondan coğrafik olarak yalıtılması.
b. Ayrılmış olan populasyon küçük olması ve genetik sürüklenmenin olası.
c. Yalıtılmış olan populasyonun, atasal populasyondan farklı seçilim baskısına maruz kalması.
d. Ayrılmış populasyonların gen havuzlarını, farklı mutasyonların farklılaştırması
e. İki populasyon arasında, yoğun bir şekilde gen akışı olması.

6. A bitki türünün diploid kromozom sayısı 12'dir. B bitki türünün diploid kromozom sayısı 16'dır. Yeni bir C bitki türü, bu iki türden allopoliploidi yoluyla oluşmuştur. Bu C türünün diploid kromozom sayısı, muhtemelen aşağıdakilerden hangisi olacaktır?

a. 12. b. 14. c. 16. d. 28. e. 56.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

7. Siyah sinekkapanların erkek bireylerinden oluşan bir grubun, yakalı sinekkapanların bulunmadığı bir bölgeden her iki türün bulunduğu bir bölgeye göç ettiğini varsayalım (bakınız Şekil 24.15). Yine farz edelim ki bu olay çok nadir olarak gerçekleşiyor. Bu durumda aşağıdaki senaryolardan hangisinin *en düşük* olasılıkla gerçekleşmesi beklenir?

a. Hibrid yavruların frekansı artacaktır.
b. Göçmen siyah erkekler, yerli siyah erkeklerden daha az sayıda yavru üretecektir.
c. Siyah dişiler, yakalı erkeklerle daha nadir olarak çiftleşecektir.
d. Göçmen erkekler, siyah dişilere göre yakalı dişilerle daha fazla çiftleşecektir
e. Hibrit yavruların frekansı azalacaktır.

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Tüm insan populasyonlarını tek bir tür altında toplamanın biyolojik temeli nedir? Gelecekte ikinci bir insan türünün ortaya çıkabileceği senaryosu düşünebilir misiniz?

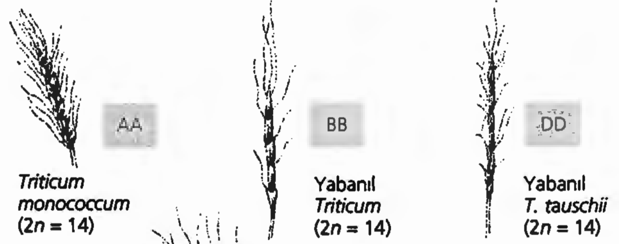
9. **BİLİM; TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

Birleşik Devletlerde nadir rastlanan kırmızı kurt (*Canis lupus*), çok daha fazla sayıda bulunan çakal (*Canis latrans*) ile melezleştiği bilinmektedir. Kırmızı kurtlar ve çakallar, morfoloji, DNA ve davranış bakımından farklı olmalarına karşın, genetik kanıtlar, yaşayan kırmızı kurt bireylerinin gerçekte hibrit olduğuna işaret etmektedir. Kırmızı kurt, soyu tehlike altında olan tür olarak kabul edilmiş ve bu nedenle Tehlikede Olan Türler Yasasına göre yasal koruma altına alınmıştır. Bazı insanlar, varlığını sürdüren kırmızı kurtların bir "saf tür" değil hibrit olması nedeniyle onların tehlike altındaki tür statüsünün geri çekilleceğini düşünmektedir. Siz bu görüşe katılır mısınız? Niçin katılırsınız ya da katılmazsınız?

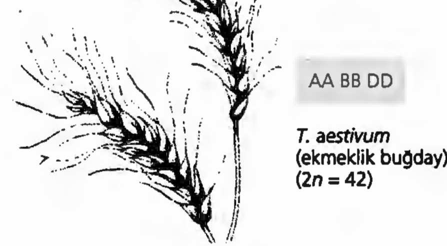
10. **BİLİMSEL SORGULAMA**

ÇİZİNİZ Bu bölümde, ekmeklik buğdayın (*Triticum aestivum*), üç farklı atasal türün her birinden gelen iki takım kromozom içeren allohekzaploid bir tür olduğunu gördünüz. Genetik analizler, bu sorunun devamında resmedilmiş üç türün *T. aestivum* türüne kromozom takımı katkısı yaptığına işaret etmektedir. (Buradaki büyük harfler, bireysel genleri değil kromozom takımlarını göstermektedir). Kanıtlar, aynı zamanda, ilk poliploidi olayının, daha erken kültüre alınmış buğday türü *T. monococcum* ve yabani *Triticum* çimi arasında kendiliğinden hibritleşme ile olduğunu göstermektedir. Bu bilgilere dayanarak, allohekzaploid *T. aestivum* türünü meydana getirebilecek olası olaylar zincirini bir diyagram şeklinde gösteriniz.

Atasal türler:



Ürün:



11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yaşamın Genetik Temeli Eşeyli çoğalan türlerde, her bir birey, yaşama, iki atasal canlıdan kalıtım yoluyla aldığı DNA ile başlar. Yazacağınız kısa bir denemede (100-150 kelimelik), bu fikri, homolog kromozomlara sahip iki türe ait canlılar çiftleşip (F1) melez yavrular ürettiklerinde ne olacağına uygulayınız. F_1 melezlerinin kromozomlarındaki DNA'nın yüzde olarak ne kadarı her bir atasal türden gelecektir? Melezler çiftleşip F_2 kuşağını ürettiklerinde ve daha sonraki hibrit yavrularda, rekombinasyon ve doğal seçmenin, hibrit kromozomlardaki DNA'nın bir atasal türden ya da diğerinden gelip gelmeyeceğini nasıl etkiyebilir?

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
Özel Ders Türlerin tanımlanması
Aktiviteler Makroevrime Genel Bakış • Allopatrik Türleşme • Poliploidi Yoluyla Türleşme
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı
Deneme testleri • Toplu testler • *BioFlix* 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Dünyadaki Yaşamın Tarihi



▲ **Şekil 25.1 Bu dinozorun nerede yaşadığı konusunda fosil kanıtlar ne söyler?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

25.1 İlkin Dünya'daki koşullar canlılığın ortaya çıkmasını olası kıldı

25.2 Fosil kayıtlar yaşamın tarihini belgeler

25.3 Yaşamın tarihindeki anahtar olaylar arasında birhücreli ve çok hücreli organizmaların ortaya çıkması ile karaya yerleşme yer alır

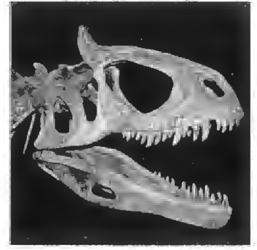
25.4 Organizma gruplarının yükseliş ve düşüşleri, türleşme ve ortadan kalkma oranlarındaki farklılıkları yansıtır

25.5 Vücut biçimindeki temel değişiklikler gelişimle ilgili genlerin sekanslarındaki ve düzenlenmelerindeki değişikliklerden kaynaklanabilir

25.6 Evrim, amaca yönelik değildir

GENEL BAKIŞ

Kayıp Dünyalar



▲ ***Cryolophosaurus* kafatası**

Antarktika'nın günümüzdeki ziyaretçileri Dünya'nın en zorlu ve en çorak ortamlarından birisi ile karşılaşırlar. Bu olağanüstü soğuk topraklarda sıvı halde su neredeyse hiç bulunmaz, canlılık nadirdir ve oldukça küçüktür. Örneğin burada yaşam süren tamamen karasal olan en büyük hayvan, yaklaşık 5 mm boyunda bir sinektir. Ancak çok önceleri Antarktika'yı inceleyen kaşifler, kendileri bu koşullarda hayatta kalmayı başarabildiği gibi aynı zamanda bazıları şaşırtıcı bir keşifte bulundu: fosil kayıtlar bir zamanlar bugün hiçbir iz kalmamış olsa da buralarda yaşamın var olduğunu göstermekteydi. Fosiller günümüzden 500 milyon yıl önce Antarktika'yı çevreleyen okyanus sularının ılık olduğunu ve tropikal omurgasızlarla dolu olduğunu göstermektedir. Daha sonra kıta, yüzlerce milyon yıl boyunca ormanlarla kaplı kalmıştır. Çeşitli zamanlarda 3 metre boyundaki avcı "korkunç kuşlar" ve *Tyrannosaurus rex*'in 7 metre uzunluğundaki bir akrabası olan muhteşem *Cryolophosaurus* benzeri dev dinozorlar (**Şekil 25.1**) gibi çok sayıda hayvan bu ormanlarda dolaşmıştır.

Dünyanın başka yerlerinde bulunan fosiller, bu kadar şaşırtıcı olmasa da benzer öyküleri anlatmaktadır: Geçmişteki organizmalar günümüzde yaşayanlardan oldukça farklıydılar. Fosillerin de gösterdiği gibi dünyadaki yaşamın değişimi tür düzeyi üzerindeki geniş kapsamlı evrimi ifade eden **makroevrimi** göstermektedir. Bir dizi türleşme olayı sonrası karasal omurgalıların ortaya çıkışı, yaşamın çeşitliliğindeki kitlesel ortadan kalkmaların etkisi ve kuşlardaki uçma gibi önemli adaptasyonların kökeni makroevrimsel değişimlere örnek verilebilir.

Hepsi bir arada incelendiğinde böylesi değişimler, Dünya'daki yaşamın evrimsel tarihinin genel bir görüntüsünü önümüze sermektedir. Bu bölümde yaşamın kökeni ile ilgili hipotezlerden başlayarak bu tarihi inceleyeceğiz. Söz konusu döneme ait fosil kanıtlar bulunmadığından yaşamın kökeni tüm bölümdeki en spekülatif başlık olacaktır. Daha sonra fosil kanıtlardan elde edilen kanıtlara dönerek ve bunların yaşamın tarihindeki önemli olaylara dair bize ne söylediklerini inceleyerek dikkatimizi zaman içerisinde çeşitli organizma gruplarının yükseliş ve düşüşlerini şekillendirmeye yardımcı olan etkenlere vereceğiz.

KAVRAM 25.1

İlkin Dünya'daki koşullar canlılığın ortaya çıkmasını olası kıldı

İlkin Dünya'daki yaşam ile ilgili doğrudan kanıtlar yaklaşık 3.5 milyar yıllık mikroorganizma fosillerinden elde edilmiştir. Ancak yaşayan bu ilk hücreler, ne zaman ve nasıl ortaya çıkmışlardır? Kimya, jeoloji ve fizikte yapılan gözlem ve deneyler sonucu bilim insanları burada inceleyeceğimiz bir senaryoyu

önermektedirler. İlkin Dünya'daki kimyasal ve fiziksel süreçler, doğal seçilimin belirleyici etkisinin yardımıyla dört temel aşamanın nihayetinde çok basit hücrelerin ortaya çıktığını öne sürmektedir.

1. Amino asitler ve azotlu bazlar gibi küçük organik moleküllerin abiyotik (cansız) sentezi
2. Bu küçük moleküllerin birbirlerine bağlanarak proteinler ve nükleik asitler gibi makromolekülleri oluşturması
3. Bu moleküllerin iç kimyalarını çevrelerinden ayırabilmeyi sağlayan zarlarla çevrili damlacıklar olan **protohücreler** biçiminde bir araya gelmesi
4. Nihayetinde kalıtımı olası hale getiren kendi kendini çoğaltabilen moleküllerin ortaya çıkması

Spekülasyona açık olsa da bu senaryo, laboratuvarda test edilebilen bazı öngörülerin ortaya çıkmasını sağlamıştır. Bu bölümde her bir aşama ile ilgili bazı kanıtları inceleyeceğiz.

İlkin Dünya'da Organik Bileşiklerin Sentezi

Dünya'nın ve güneş sistemindeki diğer gezegenlerin yaklaşık 4.6 milyar yıl önce toz ve kayalardan oluşan dev bir bulutun yoğunlaşarak genç bir güneşin etrafında dizilenmesi sonucu meydana geldiğine dair bilimsel kanıtlar mevcuttur. İlk birkaç milyon yıl boyunca dünya üzerinde, gezegen halen güneş sistemi oluşumu sırasında meydana gelen buz ve kaya parçaları ile bombalanıp durduğundan muhtemelen canlılık meydana gelemiyor ya da sürekli olamıyordu. Çarpışmalar, mevcut suyun buharlaşması için gereken sıcaklığı oluşturmakta ve denizlerin meydana gelmesine engel olmaktaydı. Bu ilkin evre muhtemelen 4.2 – 3.9 milyar yıl kadar önce sona erdi.

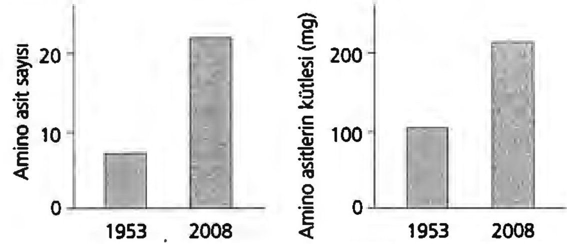
İlkin Dünya'nın bombalanması yavaşladığında gezegendeki koşullar bugünkünden olağanüstü düzeyde farklıydı. İlk atmosfer muhtemelen su buharı ve volkanik patlamalar sonucu ortaya çıkan azot ve oksitleri, karbon dioksit, metan, amonyak, hidrojen ve hidrojen sülfit de dahil olmak üzere çeşitli bileşikler nedeniyle oldukça yoğun bir yapıya sahipti. Dünya soğudukça su buharının çoğu okyanusları oluşturmak üzere yoğunlaştı ve hidrojenin çoğu uzaya kaçtı.

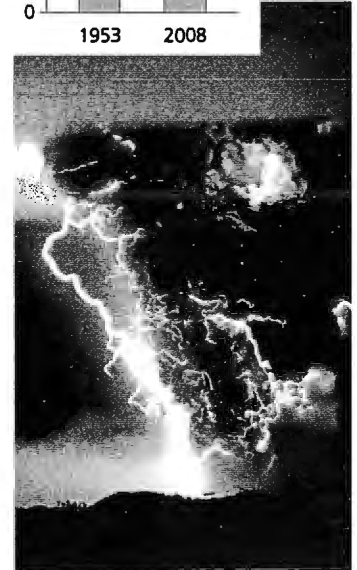
Rus kimyager A. I. Oparin ve İngiliz bilim insanı J. B. S. Haldane, 1920'lerde birbirlerinden bağımsız olarak Dünya'nın ilkin atmosferinin organik bileşiklerin daha basit moleküllerden meydana gelebileceği indirgeyici (elektron ekleyen) bir ortam olduğunu öne sürdüler. Bu organik sentez için gerekli enerji, yıldırımlar ve yoğun UV radyasyonundan gelmiş olmalıydı. Haldane, ilkin okyanusların yaşamın ortaya çıktığı bir "ilkin çorba" halinde organik moleküllerin bir çözeltisi olduğunu ifade etmekteydi.

Chicago Üniversitesinde Harold Urey ile çalışan Stanley Miller, 1953'te Oparin-Haldane hipotezini bilim insanlarının o dönemde ilkin dünyada var olan duruma benzeyen bir ortamı laboratuvar koşullarında oluşturarak test etti (bakınız Şekil 4.2). Miller'in düzeneği bugünkü organizmalarda bulunan amino asitlerden ve başka organik bileşiklerden meydana gelmekteydi. O günden bu yana birçok laboratuvar, Miller'in klasik deneyini atmosfer için farklı tertipler kullanarak tekrarladılar, bunlardan bazılarında organik bileşikler meydana gelmiştir.

Bununla birlikte ilkin Dünya'daki atmosferde indirgenebilecek miktarda metan ve amonyak bulunup bulunmadığı belirsizliğini korumaktadır. Bazı kanıtlar ilkin atmosferin temel olarak azot ve karbon dioksitten meydana geldiğini ve ne indirgeyici ne de oksitleyici (elektron ayıran) özellikte olmadığını göstermektedir. Son yıllarda böylesi "nötral" atmosferler kullanılarak yapılan Miller-Urey tipi deneyler sonucunda da organik moleküller oluşmuştur. Buna ek olarak ilkin atmosferde muhtemelen volkan ağızlarının yakınlarında bulunan küçük cepler indirgeyiciydi. Büyük ihtimalle ilk organik bileşikler volkanların yakınlarında ya da Dünya'nın derinliklerinden gelen sıcak su ve minerallerin okyanus tabanlarından fışkırdığı derin deniz bacaları yakınlarında oluşmuşlardı. 2008 yılında bu volkanik-atmosfer hipotezini test etmekte olan araştırmacılar Miller'ın deneylerinden birinde elde ettiği molekülleri modern cihazlar yardımı ile yeniden analiz ettiler. Bu çalışma ile yapay olarak oluşturulan volkanik patlamalar sonucunda çok sayıda amino asit oluşmuştur (**Şekil 25.2**).

Miller-Urey tipi deneyler, ilkin atmosferin içeriği hakkında çeşitli varsayımların kullanılması sonucu organik moleküllerin abiyotik sentezinin mümkün olduğunu göstermektedir. Organik moleküllerin bir diğer kaynağı da meteoritler olabilir. Dünyaya çarpan meteoritler arasında karbonlu kondritler de -yani kütlesinin %1-2'si karbon bileşiği olan kayaçlar- bulunmaktadır. 1969 yılında Avustralya'ya düşen 4.5 milyar yaşındaki Murchison meteoritinin parçacıkları olan kondrit, bazıları fazla miktarlarda olmak üzere 80'den fazla amino asit içermektedir. Bu amino asitler, eşit miktarda D ve L izomeri karışımından oluştuğundan (bakınız Bölüm 4) Dünya kaynaklı kontaminasyondan söz edemeyiz. Organizmalar, çok nadir rastlanan birkaç istisna dışında, yalnızca L izomerlerini yapar ve kullanırlar. Son yıllardaki çalışmalar Murchison meteoridinin lipitler, basit şekerler ve urasil gibi azotlu bazlar dahil olmak üzere bazı temel organik molekülleri de içerdiğini göstermektedir.





▲ **Şekil 25.2 Simüle edilmiş bir volkanik patlamada amino asit sentezi.** 1953'te yaptığı klasikleşmiş çalışmasının yanı sıra, Miller volkanik bir patlamayı canlandırdığı bir deney daha yapmıştır. Bu çalışmadan elde edilen sonuçların 2008'deki yeniden gözden geçirilmesinin sonucunda araştırmacılar, volkanik patlama canlandırması sonucu elde edilen amino asitlerin 1953'te yapılan deney koşulları altında üretilen amino asitlerin sayısından çok daha fazla olduğu tespit edilmiştir.

BAĞLANTI KUR *Kavram 5.4'ü (ss.78-80) gözden geçirdikten sonra, 2008'de yapılan deneyin sonucunda nasıl 20 amino asitten daha fazla sayıda amino asit üretilmiş olabileceğini açıklayınız*

Makromoleküllerin Abiyotik Sentezi

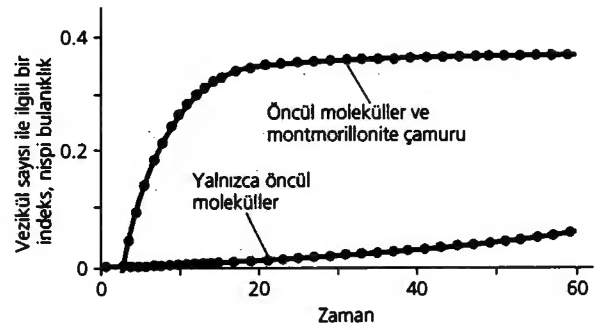
Amino asitler ve azotlu bazlar gibi küçük organik moleküllerin varlığı, bildiğimiz yaşamın ortaya çıkması için yeterli değildir. Her hücrenin enzimler ve diğer proteinler ile kendi kendine çoğalma için gerekli nükleik asitleri içeren bir makromoleküller karışımı bulunmaktadır. Bu makromoleküller ilkin Dünya'da oluşmuş olabilirler mi? 2009 yılında yapılan bir çalışmada çok önemli bir adım atılarak basit öncül moleküllerden kendiliğinden RNA monomerlerinin abiyotik sentezi gerçekleşmiştir. Ayrıca sıcak kum, balçık ya da kayalar üzerine amino asitler ya da RNA nükleotidlerinden oluşmuş çözeltileri damlatan araştırmacılar, bu moleküllerin polimerlerini meydana getirdiler. Polimerler, enzimler ya da ribozomların yardımı olmaksızın kendiliğinden oluşmuşlardır. Proteinlerin aksine bu amino asit polimerleri, bağlanmış ya da çapraz bağlanmış amino asitlerin kompleks bir karışımıdırlar. Bununla birlikte, böylesi polimerlerin ilkin Dünya'da çeşitli kimyasal reaksiyonların zayıf katalizörleri olarak iş görmüş olması olası görünmektedir.

Protohücreler

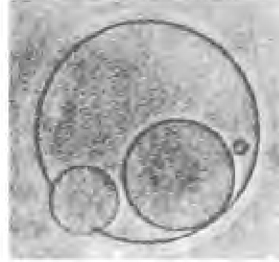
Bütün organizmalar üreme ve enerji süreçlerini (metabolizma) yürütebilmek zorundadırlar. Bu fonksiyonların her ikisi birden olmadan yaşam devam edemez. DNA molekülleri, üreme sırasında uygun şekilde kendi kendini çoğaltabilmek için gerekli komutları da içeren kalıtsal bilgiyi taşır. Ancak DNA replikasyonu, hücrenin metabolizması (bakınız Bölüm 16) ile elde edilen nükleotid yapı taşlarının teminini olası kılan süreç boyunca gerekli ayrıntılı enzimatik sistemlere ihtiyaç duyar. Bu durum kendini kopyalayabilen moleküllerin ve yapı taşlarının bir metabolizma-benzeri kaynağının ilkin protohücrelerde birlikte ortaya çıktığını akla getirmektedir. Bu nasıl olmuştur?

Gerekli koşullar bir zar benzeri yapı ile çevrili içi sıvı dolu gözcükler olan *veziküllerde* bir araya gelmiş olabilir. Son dönemde yapılan deneyler abiyotik koşullarda oluşturulan veziküllerin hem basit anlamda üreme ve metabolizma gibi bazı temel yaşam özelliklerini sergileyebildiğini hem de vezikül içindeki kimyasal koşulları etrafını çeviren ortamdan ayırarak koruyabildiğini göstermiştir.

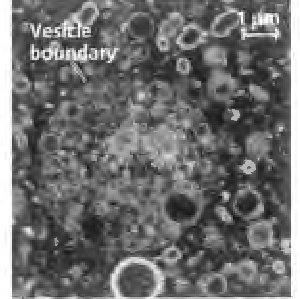
Örneğin lipitler ve diğer organik moleküller suya eklendiğinde veziküller kendiliğinden oluşabilirler. Bu olduğunda karışımdaki hidrofobik moleküller plazma zarındaki lipit çift tabakasına benzer biçimde yine çift tabakalı olarak organize olabilirler. Volkanik küllerin havalandırılması ile ortaya çıkan yumuşak bir mineral balçığı olan *montmorillonit* gibi maddelerin eklenmesi sonucu vezikülün kendiliğinden oluşma oranı artmaktadır (**Şekil 25.3a**). İlkin Dünyada oldukça sık olduğu düşünülen bu balçık, organik moleküllerin yoğunlaşabildiği bir yüzey işlevi görmekte ve moleküllerin birbiri ile reaksiyona girmesi ve veziküllerin oluşmasını arttırmaktadır. Abiyotik olarak oluşan veziküller, kendi kendine "çoğalabilirler" (**Şekil 25.3b**) ve içeriklerini seyreltmeden boyutlarını artırmaktadırlar ("büyümektedirler"). Veziküller ayrıca RNA ve diğer organik moleküllerin tutunduğu montmorillonit parçacıklarını soğurabilirler (**Şekil 25.3c**). Sonuç olarak yapılan deneyler bazı veziküllerin seçici geçirgen çift tabakalı bir ayraca sahip olduğunu ve yaşam için çok önemli bir ön koşul olan dış reaktif kaynaklarını kullanarak metabolik reaksiyonları gerçekleştirebileceklerini göstermektedir.



(a) Kendiliğinden birleşme. Montmorillonte çamurunun varlığı, veziküllerin birleşmelerini büyük oranda artırmaktadır.



(b) Üreme. Şekildeki daha küçük veziküller oluşturan bu vezikül gibi, veziküller kendi kendilerine üreyebilirler (Işık mikroskobu görüntüsü).



(c) RNA'nın emilimi. Şekildeki bu vezikül, RNA ile kaplı montmorillonit çamuru parçaları ile birleşmiş durumdadır.

▲ **Şekil 25.3 Abiyotik yolla oluşturulmuş veziküllerin özellikleri.**

Kendi Kendine Çoğalabilen RNA ve Doğal Seçilimin Doğuşu

İlk kalıtsal materyal büyük olasılıkla DNA değil, RNA idi. Colorado Üniversitesinden Thomas Cech ve Yale Üniversitesinden Sydney Altman, protein sentezinde merkezi rol oynayan RNA'nın aynı zamanda bir dizi enzim benzeri katalitik fonksiyonları yerine getirebildiğini buldular. Cech, bu RNA katalizörlerine **ribozim** adını verdi. Bazı ribozimler, nükleotid yapı taşları ile desteklendiğinde RNA'nın kısa parçalarının tümleyici kopyalarını yapabilirler.

Moleküler düzeydeki doğal seçilim ile laboratuvar koşullarında kendini eşleme becerisi olan ribozomlar üretilmiştir. Bu nasıl yapılmış olabilir? Tek düze sarmal yapısındaki çift-iplikçikli DNA'nın aksine tek-iplikçikli RNA molekülleri nükleotid sekanslarını kullanarak bir seri özgül üç boyutlu yapı üretebilirler. Bazı çevre koşullarında belirli baz dizisine sahip RNA

molekülleri, diğer RNA dizilerine göre daha kararlıdır, daha az hata ile çok daha hızlı kendini eşleyebilir. Çevre koşullarına daha iyi uyan diziye sahip ve kendini eşleme yeteneği daha yüksek olan RNA molekülü en yüksek sayıda molekül nesli oluşturabilir. Nadiren bir kopyalama hatası sonucu bir molekül atasal sekanstan çok daha kararlı ya da kendini eşlemede daha becerikli bir yapıya dönüşebilir. Benzer seçilim olayları ilkin Dünya'da da ortaya çıkmış olabilir. Bu nedenle günümüzdeki moleküler biyoloji onları taşıyan veziküllerin bilgilerini depolayan ve genetik bilgiyi çoğaltabilme becerisine sahip küçük RNA moleküllerinden gelen bir "RNA dünyasından" gelmiş kabul edilebilir.

Kendini eşleyebilen, katalitik RNA'ya sahip bir vezikül etrafında bulunan ve RNA taşımayan ya da bu tip özelliklere sahip RNA taşımayan komşularından farklıdır. Eğer bu vezikül büyür, çoğalır ve soylarına bu RNA moleküllerini aktarır ise bu yavrular ebeveynlerinin belirli özelliklerini taşıyabilen protohücreler olacaklardır. Her ne kadar böylesi ilk protohücreler çok az özelliklere özgülleşmiş sınırlı miktarlarda genetik bilgi taşımışlarsa da kalıtılan özellikleri üzerinde doğal seçilim etki göstermiş olabilir. İlkin protohücrelerin en başarılı olanlarının sayıları artmıştır; çünkü kaynaklarını hem etkin bir şekilde kullanabilmiş hem de bu özelliklerini sonraki kuşaklara aktarabilmişlerdir.

Kalıtsal bilgiyi taşıyan RNA dizileri, protohücrelerde bir kez ortaya çıktığında artık başka değişikliklerin meydana gelmesi mümkün olabilmiştir. Örneğin RNA, DNA nükleotidlerin düzenlenebileceği şablonları temin etmiştir. Çift-iplikçikli DNA tek-iplikçikli ve daha kırılgan RNA'ya göre kalıtsal bilginin depolandığı çok daha kararlı bir yapıdır. DNA aynı zamanda kendisini daha doğru bir şekilde çoğaltabilir. Gen duplikasyonları ve diğer süreçler, ayrıca protohücrelerdeki özelliklerin artmasına bağlı olarak genetik bilginin daha yüksek oranda kodlanması nedeniyle genomlar giderek büyüdüğü için doğru bir şekilde gerçekleşen kendini eşleme önemli bir avantajdır. DNA ortaya çıktıktan sonra, RNA molekülleri genlerin translasyonunda düzenleyici ve aracılık olan günümüzdeki rollerini üstlenmeye başlamışlardır. Artık gelinen aşama, fosil kayıtlarda değişim basamaklarını gördüğümüz, çeşitlenmiş yaşam formlarının filizlenebilmesi için uygun hale gelmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 25.1

1. Miller klasik deneyinde hangi hipotezi test etmiştir?
2. Protohücrelerin ortaya çıkması yaşamın kökeninde nasıl bir anahtar basamak rolü oynamıştır?
3. **BAĞLANTI KUR** Bir "RNA dünyasından" günümüzün "DNA dünyasına" değişim sürecinde genetik bilginin RNA'dan DNA'ya aktarılmış olması gerekir. Şekil 17.3 (s. 329) ve 19.8 (s.389)'i inceledikten sonra bunun nasıl ortaya çıktığını tartışınız. Böyle bir geçiş günümüzde de sıklıkla görülmekte midir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 25.2

Fosil kayıtlar yaşamın tarihini belgeler

Yaşama dair en eski izlerden başlayarak fosil kayıtlar geçmişte kalan dünyayı görebileceğimiz bir pencere açar ve milyarlarca yıl boyunca devam eden yaşamın evrimini, bir an için bile olsa görmemizi sağlar. Bu bölümde fosil kayıtların yaşam tarihindeki büyük değişiklikleri nasıl gün yüzüne çıkardığını ve bunların neler olduğunu, ayrıca nasıl oluştuklarını inceleyeceğiz.

Fosil Kayıtlar

Bölüm 22'de tortul kayaçların fosiller açısından zengin kaynaklar olduğunu incelemiştik. Sonuçta fosil kayıtlar *strata* (bakınız Şekil 22.3) adı verilen tortul kaya tabakaları arasında biriken fosillerin dizilimi ile ortaya çıkar. Bazı başka faydalı bilgiler, kehribar (fosilleşmiş ağaç özsuyu) içerisinde korunmuş böcekler ve buzda donmuş memeliler gibi başka fosil tiplerinden de sağlanabilmektedir.

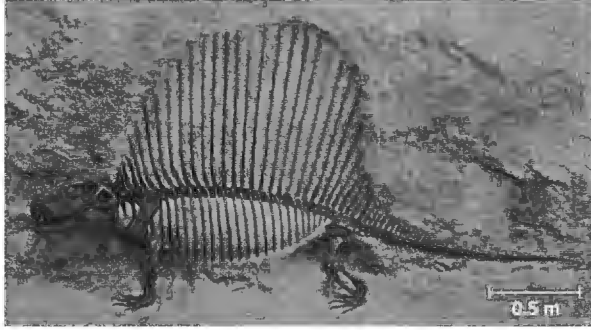
Fosil kayıtlar Dünya'daki organizma çeşitlerinde zamanın farklı noktalarında çok büyük değişimler olduğunu göstermektedir (**Şekil 25.4**). Geçmişteki organizmaların çoğu günümüzdekilere hiç benzemediği gibi bir zamanlar çok sık rastlanılanların da günümüzde nesli tükenmiştir. Daha sonra inceleyeceğimiz gibi fosiller, aynı zamanda yeni organizma gruplarının bir zamanlar yaşamış olanlardan nasıl köken aldığını da göstermektedir.

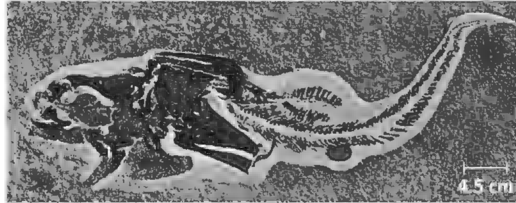
Fosil kayıtlar ne kadar sağlam ve belirgin olsa da bunların evrimsel değişimin tamamlanmamış kayıtları olduğunu aklımızdan çıkarmamamız gerekir. Dünya'daki organizmaların çoğu fosiller halinde korunabilmek için doğru zamanda ve doğru yerde ölmemektedirler. Oluşan fosillerin çoğu ise daha sonra ortaya çıkan jeolojik etkiler nedeniyle tahrip olmakta ve geriye kalanların da yalnızca çok az bir kısmı gün ışığına çıkarılabilmektedir. Sonuç olarak bilinen fosil kayıtların çoğu çok uzun bir süre boyunca yaşamda kalan yoğun ve belirli çevre koşullarında yaygınlık gösteren ve fosilleşmeye uygun sert kabuk, iskelet ya da başka kısımlara sahip olan türlerden oluşmaktadır. Bu sınırlamalar içinde dahi fosil kayıtlar çok geniş bir jeolojik zaman çizelgesinde biyolojik değişim hakkında çok önemli ve detaylı bilgiler içermektedir. Daha da ötesi, arka bacaklara (Şekiller 22.19 ve 22.20) sahip atasal balina fosilleri gibi yakın zamanda ortaya çıkartılan bazı fosiller gibi örnekler, yeni keşifler sayesinde fosil kayıtlardaki boşlukların doldurulmaya devam ettiğini göstermektedir.

Bu yeni keşiflerin bir kısmı tamamen rastlantısal olsa da başka örnekler paleontolojinin öngörü değerini betimlemektedir. Örneğin erken karasal omurgalıların yakın bir atasını keşfetme amacı ile çalışan araştırmacılar, böylesi bir fosilin büyük ihtimalle yaklaşık 375 milyon yıllık (daha önce bulunan fosillerin yaşı düşünülerek) kayaçlar içeren bir nehir yatağında (tortul kayaçlara sahip olan) bulunabileceğini öngörmüşlerdir. Dünya'da böyle özelliğe sahip az sayıda yerde yapılan birkaç yıllık kazılar sonucu bu öngörüler meyvesini karada yürüyen ilk omurgalıların çok yakın akrabası sucul bir organizma olan *Tiktaalik*'in keşfiyle vermiştir (bakınız Şekiller 25.4 ve 34.20).

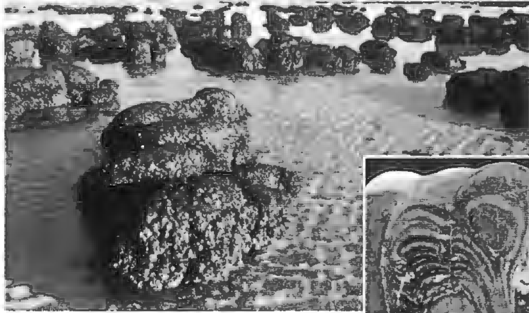
▼ **Şekil 25.3 Yaşamın tarihinin belgelenişi.** Bu fosiller farklı zaman noktalarını temsil eden organizmaları göstermektedir. Diyagramın en sonunda yalnızca prokaryotlar ve bir hücreli ökaryotlar gösterilse de bu organizmalar bugün de yaşamaya devam etmektedir. Aslına bakılırsa Dünya'daki çoğu organizma bir hücrelidir.

▼ Zamanının bilinen en büyük karnivoru olan *Dimetrodon,* memeliler ile, sürüngenlerle olduğundan daha yakın akrabadırlar. Sırt tarafında bulunan yelken benzeri yapısı, büyük olasılıkla sıcaklığın düzenlenmesinde kullanılmıştır.





▲ Başı ve ön uçlarını kaplayan kemik yapıda bir kalkanı olan bir placoderm (balık benzeri bir omurgalı) olan *Coccosteus cuspidatus*



▲ Shark Körfezi, Avustralya'da da görüldüğü gibi bazı prokaryotlar şekildeki gibi stromatolit adı verilen kaya tabakalarını oluşturmak için ince sediment tabakalarını bir araya getirirler.



▲ Fossilleşmiş bir stromatolitin enine kesiti

Günümüzde

100 milyon yıl önce

175

200

270

300

375

400

500

525

565

600

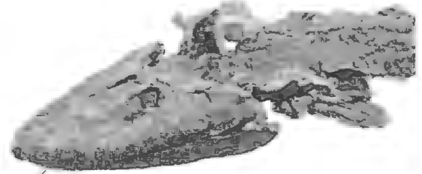
1,500

3,500

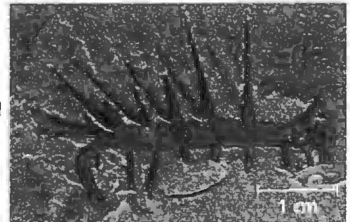
▼ Bir plesiosaur olan *Rhomaleosaurus victor*. Bu büyük denizel sürüngenler 200 milyon yıl ile 65.5 milyon yıl öncesine kadar önemli predatörlüdürler.

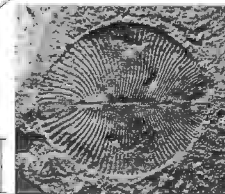


▼ Karada ilk kez yürümüş olan omurgalıların en yakın akrabası olan ve yok olmuş olan denizel bir organizma, *Tiktaalik*.



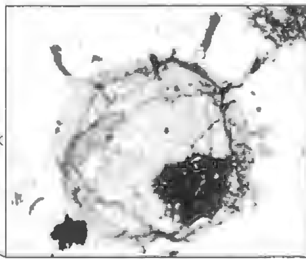
▶ Kanada kayalıklarındaki Burgess Shale fosil yataklarında bulunan morfolojik olarak oldukça çeşitli olan bir hayvan grubu olan *Hallucigenia*





◀ Yok olmuş yumuşak vücutlu organizmalardan oluşan Ediacaran biyotasının bir üyesi olan *Dickinsonia costata*.

▶ Kuzey Avustralya'da bulunan bir hücreli ökaryotik bir alg olan *Tappania*.



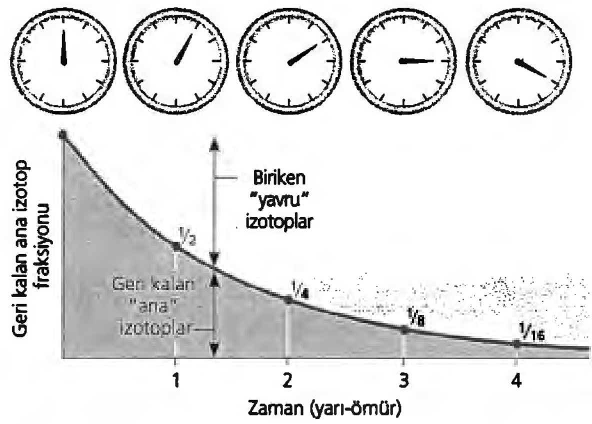
Kayaçlar ve Fosillerin Yaşı Nasıl Belirlenir

Fosiller, eğer bu bilinmez öykünün içerisinde nerede yer aldıkları belirlenirse yaşam tarihini yeniden oluşturmada çok değerli veriler sağlarlar. Kaya tabakalarındaki fosillerin sıralanması görece yaşları bakımından fosillerin yer aldığı tabakaların dizilimi hakkında bilgi verirken onların gerçek (kesin) yaşları hakkında bir şey söylemezler. Fosillerin çeşitli tabakalardaki görece yerlerini incelemek, eski bir evdeki duvar kağıtlarının temizlenme sürecine benzer. Her bir tabakanın hangi sıra ile yerleştirildiğini tespit edebilirsiniz; ancak bu tabakaların hangi yıllarda yapıştırıldığına dair bilginiz olmaz.

Fosillerin kesin yaşlarını nasıl tespit edebiliriz? ("Kesin" tarihleme derken hatasız tarihlemeyi değil, yıl olarak verilen yaşın *önce* ve *sonra* gibi görece terimler yerine kullanıldığını aklımızda tutmalıyız.) En çok kullanılan yöntemlerden bir tanesi, radyoaktif izotopların bozunmasını (bakınız Bölüm 2) temel alan **radyometrik tarihleme**dir. Bu süreçte radyoaktif "atasal" bir izotop sabit bir zaman içerisinde yavru bir izotopa bozunmaktadır. Bozunma oranı, atasal izotopun bozunması için geçen sürenin %50'sini ifade eden **yarılanma ömrü** ile ifade edilir (**Şekil 25.5**). Her radyoaktif izotop tipinin sıcaklık, basınç ya da diğer çevresel değişkenlerden etkilenmeyen kendine özgü bir yarılanma-ömrü vardır. Örneğin karbon-14 görece çok çabuk bozunur; yarılanma-ömrü 5.730 yıldır. Uranyum-238 ise son derece yavaş bozunmaktadır; yarılanma-ömrü 4.5 milyar yıldır.

Fosiller, organizma henüz daha canlı iken vücutlarında biriken elementlerin izotoplarını içerirler. Örneğin yaşayan bir organizma en yaygın karbon izotopu olan karbon-12'yi içerdiği gibi radyoaktif bir izotop olan karbon-14'ü de bulundurmaktadır. Organizma öldüğünde karbon birikimi durur ve dokulardaki karbon-12 miktarı, zaman içerisinde değişmez. Öte yandan ölüm sırasında sahip olunan karbon-14 yavaş yavaş başka bir element olan azot-14'e bozunur. Böylece bir fosilde karbon-14 miktarının karbon-12'ye oranını ölçersek fosilin yaşını belirleyebiliriz. Bu yöntem ile 75.000 yıl yaşına kadar olan fosiller üzerinde çalışmak olasıdır, daha yaşlı olan fosillerde günümüzdeki tekniklerle ölçülemeyecek kadar az miktarda karbon-14 bulunmaktadır. Daha uzun yarılanma-ömrüne sahip radyoaktif izotoplar daha yaşlı fosillerin yaşını belirlemek için kullanılmaktadır.

Tortul kayaçlarda bulunan bu yaşlı fosillerin yaşını hesaplamak oldukça zorludur. Organizmalar kemik ya da kabuklarını yapılandırırlarken uranyum-238 gibi uzun yarılanma-ömrüne sahip radyoizotopları kullanmazlar. Ayrıca tortul kayaçların kendileri de farklı yaşlara sahip katmanlardan oluşurlar. Bu nedenle sıklıkla bu yaşlı fosillerin tarihlendirilmesini doğrudan gerçekleştiremeyiz, bunun yerine volkanik kayaçların iki tabakası arasına sıkışıp kalmış fosillerin yaşlarını dolaylı bir yöntem ile hesaplarız. Lav, volkanik kayaçlar biçiminde soğuduğunda çevrede bulunan radyoizotoplar da yeni oluşan bu kayaçların içerisine hapsedilir. Bu radyoizotoplardan bir kısmı uzun yarılanma-ömrüne sahip olduklarından jeologlar bu eski volkanik kayaçların yaşını tahmin edebilirler. Eğer fosili çevreleyen iki volkanik tabakanın 525 ve 535 milyon yıl yaşında olduğu hesaplanırsa bu durumda örneğin fosillerin de kabaca 530 milyon yıl yaşında olduğu söylenebilir.



▲ **Şekil 25.5 Radyometrik tarihlendirme.** Bu şemada saatlerde gösterilen her bir bölme yarılanma süresini göstermektedir.

ÇİZİNİZ *Uranyum-238'in radyoaktif bozunmasını göstermek için bu grafiğin x-eksenini zaman ölçüsü olarak yılı temel alarak yeniden işaretleyiniz (Uranyum'un yarılanma ömrü 4.5 milyar yıldır).*

Fosillerin tarihlendirilmesinin nasıl olduğunu gördüğümüze göre onlardan neler öğrenebileceğimizi bir örnek üzerinde tartışalım.

Yeni Organizma Gruplarının Ortaya Çıkması

Bazı fosiller, yeni organizma gruplarının kökeni hakkında detaylı bilgi edinmemizi sağlayabilirler. Böylesi fosiller yeni özelliklerin nasıl ortaya çıktığını betimledikleri gibi bu değişimlerin meydana gelmesinin ne kadar sürdüğünü de söyleyerek evrimi anlamamızda merkezi rol oynarlar. Şimdi memelilerin kökenini inceleyerek böylesi bir durumu örnekleyelim.

Amfibiler ve sürüngenler ile birlikte memeliler, dört bacağı olması nedeniyle *tetrapod*lar (Yunanca *tetra* dört ve *pod* ayak demektir) adı verilen bir hayvan grubuna dâhildirler. Memelilerde bilim adamlarının onların kökenini izlemesine yardımcı olan ve kolaylıkla fosilleşebilen bir dizi kendine özgü anatomik yapılar bulunmaktadır. Örneğin memelilerde alt çene, tek bir kemikten (alt çene kemiği) oluşurken diğer tetrapodlarda birçok kemikten meydana gelir. Ayrıca memelilerde alt ve üst çeneler arasında menteşe görevi gören diğer tetrapodlardan farklı bir dizi kemik bulunur. Bölüm 34'te inceleyeceğimiz gibi memelilerin orta kulağında sesin iletimini sağlayan kendilerine özgü üç kemik bulunmaktayken (çekiç, örs ve üzengi kemikleri) diğer tetrapodlarda bunlardan yalnızca bir tanesi (üzengi) vardır. Son olarak, memelilerin dişleri kesici (kopartmak için), köpekdişi (parçalamak için) ve çok uçlu premolarlar ve molarlar (çiğnemek ve öğütmek için) biçiminde değişmiştir. Bunun aksine diğer tetrapodların dişleri, genellikle farklılaşmamış bir sıra sivri diş şeklindedir.

Şekil 25.6'da ayrıntılı biçimde gösterildiği gibi fosil kayıtlar, memeli çenesi ve dişlerindeki bu kendine özgü özelliklerin zaman içerisinde bir dizi basamakta kademeli şekilde evrimleştiğini göstermektedir. Şekil 25.6'yı incelerken buradaki fosil kafataslarının memelilerin kökenini belgeleyen örneklerden yalnızca çok az bir kısmını içerdiğini unutmayınız. Eğer

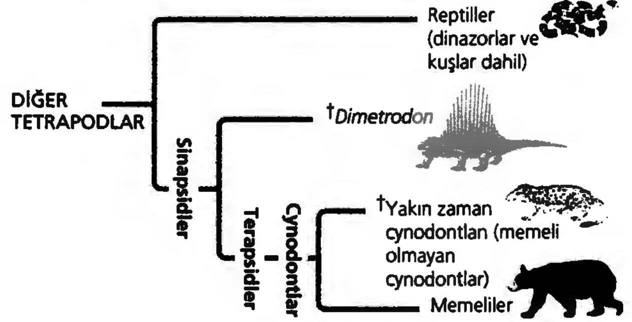
▼ **Şekil 25.6**

İnceleme Memelilerin Kökeninin Keşfedilmesi

120 milyon yıllık süreç içerisinde memeliler sinapsidler olarak adlandırılan bir tetrapod grubundan kademeli bir şekilde gelişmişlerdir. Şekilde, yaşayan memeliler ile onların sinapsid ataları arasındaki ara basamaklarını temsil eden pek çok fosil organizmadan birkaç tanesi gösterilmiştir. Sağda, memelilerin kökeninin evrimsel kapsamını gösteren ağaç diyagramı yer almıştır (Kama sembolü yok olmuş nesilleri göstermektedir).

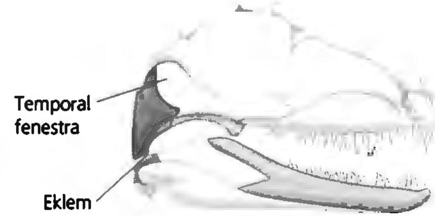
Kafatası kemikleri anahtarı

- Artiküler
- Kuadrat
- Dentari
- Skuamozal



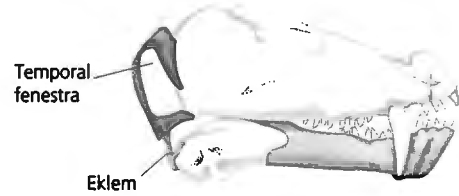
Sinapsid (300 milyon yıl önce)

Sinapsidlerin alt çenesinde çoklu kemikler ve tek yerinden keskin dişleri bulunmaktaydı. Çene eklemi artiküler ve kuadrat kemiklerden oluşmaktaydı. Sinapsidlerde göz çukurlarının arkasında *temporal fenestra* isimli bir açıklık vardır. Çenelerini kapamak için kullanılan kuvvetli yanak kasları büyük olasılıkla *temporal fenestra*'dan geçmekteydi. Zaman içerisinde, çenelerin kapanması için gerekli kuvveti arttırmak için bu açıklık genişlemişti ve alt ve üst çeneler arasında bulunan eklemin önünden hareket etmekteydi (tıpkı bir kapıyı kolay kapatmak için kapı kenarından kapı kulpunu uzaklaştırmak gibi).



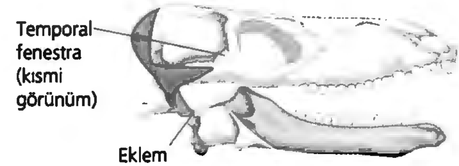
Terapsidler (280 milyon yıl önce)

Daha sonra, bir grup sinapsid olan terapsidler ortaya çıkmıştır. Terapsidlerin büyük diş kemikleri, uzun yüzleri ve özelleşmiş dişlerin ilk örnekleri olan büyük köpekdişleri bulunmaktaydı. Bu eğilimler bir terapsid grubu olan cynodontlarda devam etmiştir.



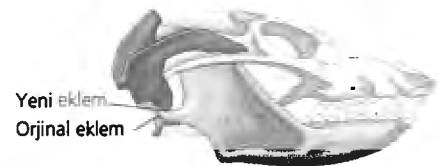
İlkin cynodontlar (260 milyon yıl önce)

İlkin cynodont terapsidlerinde diş kemiği alt çenedeki en büyük kemikti ve temporal fenestra büyüktü ve çene ekleminin önünde yer almaktaydı ve pek çok sivri çıkıntısı olan dişler ilk kez ortaya çıkmıştı. İlkin sinapsidlerde olduğu gibi, eklemin artikular-kuadrat eklemi bulunmaktaydı.



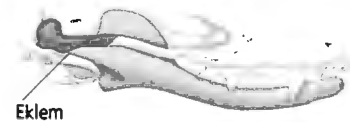
Gelişmiş cynodontlar (220 milyon yıl önce)

Gelişmiş cynodontlarda dişlerde karmaşık yapıda sivri çıkıntılar bulunmaktaydı ve alt ve üst çene eklemleri iki noktada eklemlenmekteydi: orijinal artiküler-kuadrat eklemi korurlarken, diş ve skuamoz kemikleri arasında ikinci bir eklem oluşturmuşlardı (Temporal fenestra, gösterilen açılarda bu ve aşağıdaki cynodont kafatasında görünmemektedir).



Yakın zaman cynodontları (195 milyon yıl önce)

İlkin memelilerdeki bazı çok yakın zaman cynodontlarında orijinal artiküler-kuadrat eklem kaybolmuştu ve yaşayan memelilerdeki gibi alt ve üst çene arasında bulunan kemik-skuamoz eklem bulunan tek eklemdi. Artiküler ve kuadrat kemikler sesleri iletmek için kulak bölgesine hareket etmişlerdi (gösterilmemektedir). Memeli soyunda bu kemikler daha sonra malleus ve incus şeklinde Şekil 34.31'de gösterilen kemikler şeklinde evrimleştiler.



dizideki bütün bilinen fosiller, biçimlerine göre düzenlenip yan yana dizilmiş olsalardı bu özelliklerin bir gruptan diğerine çok daha yumuşak bir şekilde geçtiğini görebilirdiniz. Bu fosillerden bazıları günümüz yaşamındaki en baskın gruplardan birinin, yani memelilerin, özelliklerinin daha önce ortaya çıkmış bir başka grup olan cynodontlardan kademeli bir biçimde geliştiğini göstermektedir. Diğerleri ise organizmaların yaşam gruplarının dizilendiği ağacın dallarında milyonlarca yıl bulunduğunu, ancak daha sonra günümüzde yaşayan hiçbir temsilcisi kalmadan ortadan kalktığını anlatmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 25.2

1. Ölçümleriniz incelemekte olduğunuz fosilleşmiş bir kafatasında karbon-14/karbon-12 oranının günümüzde yaşayan hayvanların kafatasları ile kıyaslandığında yaklaşık olarak 1/16 olduğunu göstermektedir. Bu fosilleşmiş kafatasının yaşı, yaklaşık olarak kaçtır?
2. Fosil kayıtları kullanarak zaman içerisinde yaşamın nasıl değiştiğini gösteren bir örnek veriniz.
3. EĞER ÖYLE İSE? Araştırmacıların 300 milyon yıl önce yaşamış bir organizmaya ait bir fosil bulduğunu ancak bunun memelilere ait dişler ve yine bir memeliye ait çene yapısına sahip olduğunu varsayalım. Bu fosilden yola çıkarak memelilerin kökeni ve iskelet yapılarının evrimi hakkında nasıl bir çıkarım yapardınız? Açıklayınız.

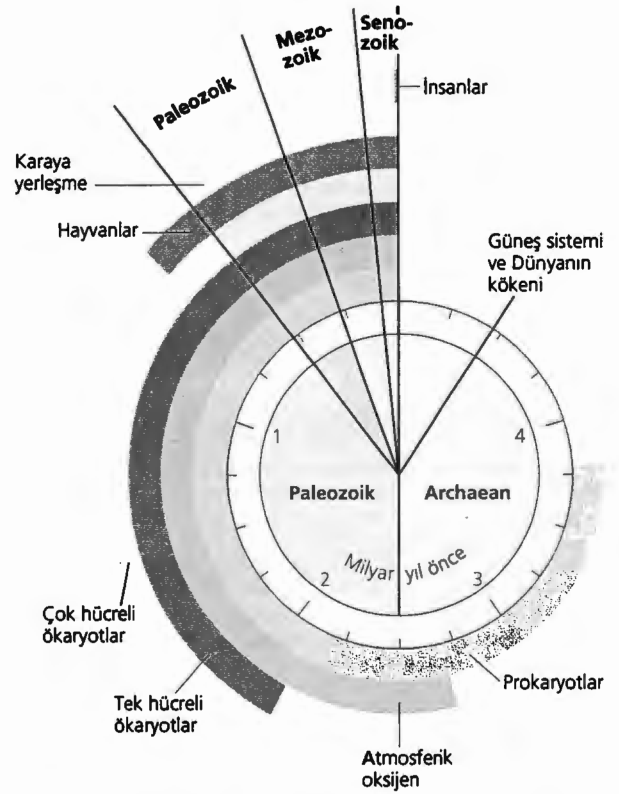
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 25.3

Yaşamın tarihindeki anahtar olaylar arasında birhücreli ve çok hücreli organizmaların ortaya çıkması ile karaya yerleşme yer alır

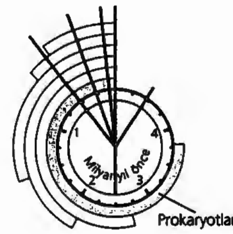
Fosiller üzerine yapılan çalışmalar, jeologların Dünya'nın tarihini üç dönemde (eon) inceleyebilecekleri bir **jeolojik kayıt** oluşturmalarına yardımcı olmuştur (**Tablo 25.1**, karşı sayfada). İlk iki dönem (Arkean ve Proterozoik), yaklaşık 4 milyar yıl sürmüştür. Fanerozoik dönem ise kabaca son yarım milyar yılı içermektedir ve bu dönemde Dünya'daki hayvanların çoğu ortaya çıkmıştır. Bu dönem üç jeolojik devreye ayrılmıştır: Paleozoik, Mezozoik ve Senozoik. Her devir, Dünya'nın ve üzerindeki yaşamın tarihinde belirgin bir çağı ifade etmektedir. Örneğin Mezozoik devir bazen "sürüngenler çağı" olarak isimlendirilir, çünkü dinozorların da bulunduğu sürüngen fosillerinin çok yoğun olarak rastlandığı bir dönemi ifade etmektedir. Devirler arasındaki sınırlar, fosil kayıtlarda gözlenen ve birçok yaşam formunun kaybolduğu onun yerine de hayatta kalanların evrilmesi sonucu oluşan başka formların geldiği büyük ortadan kalkma olayları ile bağlantılıdır.

Daha önce gördüğümüz gibi fosil kayıtlar, jeolojik zaman boyunca yaşamın tarihi hakkında genel bir fikir edinmemizi sağlar. Şimdi Ünite 5'te ayrıntılarıyla incelediğimiz konulara dönüş yaparak daha önce incelediğimiz önemli olayları irdeleyeceğiz. **Şekil 25.7**'de jeolojik kayıttaki olayları daha kolay gösterebilen bir saat modeli hazırlanmıştır. Bu saat modeli, bu bölümde çeşitli konuları anlatırken karşınıza çıkacak ve hatırlatmalar yapacaktır.



▲ **Şekil 25.7 Dünyanın tarihi boyunca gerçekleşmiş bazı anahtar olayları gösteren saat örneği.** Saat dünyanın kökeni olan 4.6 milyar yıldan günümüze kadar hareket etmektedir.

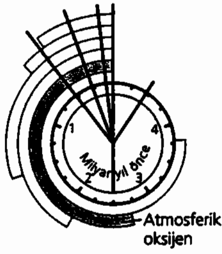
İlk Tek Hücreli Organizmalar



Yaşama ilişkin doğrudan en eski kanıtlar, fosilleşmiş stromatolitlerden elde edilmiş olup 3.5 milyar yıl ile tarihlendirilmiştir (bakınız Şekil 25.4). **Stromatolitler,** bazı prokaryotların sedimentlerin yüzeyine bağlanarak film şeklinde ince tabakalar meydana getirdiği kayaçlardır. Günümüzdeki stratomalitler az sayıdaki ılık, sığ ve tuzlu körfezlerde meydana gelmektedir. Eğer mikrobiyal komüniteler 3.5 milyar yıl önce stratomalitler oluşturacak kadar karmaşık bir yapıya ulaşmışlarsa, tek hücreli organizmaların çok daha önce, muhtemelen 3.9 milyar yıl kadar önce ortaya çıktıklarını varsayabiliriz. İlkin prokaryotlar, en az 3.5 milyar yıldan yaklaşık 2.1 milyar yıl önceye kadar Dünya'nın biricik sakinleriydiler. Biraz sonra göreceğimiz gibi bu prokaryotlar gezegenimizdeki yaşamı tamamen değiştirdiler.

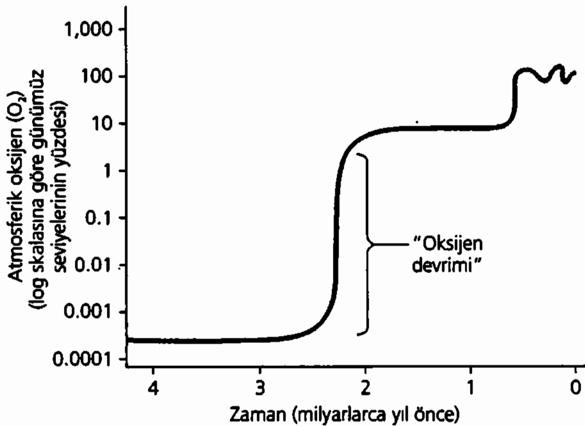
Tablo 25.1 Jeolojik Kayıt

Eonların görece süresi	Çağ	Dönem	Devir	Yaş (milyonlarca yıl önce)	Yaşamın tarihinde bazı önemli olaylar
Fanerozoik	Senozoik	Kuaterner	Holosen	0.01	Tarihsel zaman
			Pleistosen	2.6	Buzul çağları, *Homo* cinsinin ortaya çıkışı.
		Neogen	Pliosen	5.3	İki ayak üzerinde yürüyen insan atalarının ortaya çıkışı
			Miyosen	23	Memeli ve angiospermlerin yayılışı devam ediyor; insanın en ilk doğrudan atalarının görülmesi
		Paleogen	Oligosen	33.9	Pek çok primat grubun ortaya çıkması
			Eosen	55.8	Angiosperm baskınlığının artışı, günümüze ait pek çok memeli takımının yayılışı devam eder
			Paleosen	65.5	Memeli, kuş ve tozlaştırıcı böceklerin büyük yayılışı
Proterozoik	Mezozoik	Kretase		145.5	Angiospermlerin (çiçekli bitkiler) ortaya çıkışı ve çeşitlenmesi; dinozorlar dahil pek çok organizma grubunun soyu bu devir sonunda tükenir
		Jura		199.6	Gymnospermler baskın bitkiler olmaya devam eder; dinozorlar bol ve e çeşitlidir
		Trias		251	Kozalaklı bitkiler (gymnospermler) baskın; dinozorlar evrimleşmiş ve yayılmışlar; memeliler ortaya çıkmış
	Paleozoik	Permiyen		299	Sürüngenlerin yayılışı; günümüzde mevcut olan böcek gruplarının ortaya çıkması; dönem sonunda pek çok denizel ve karasal organizmanın yok olması
		Karbonifer		359	Vasküler bitkiler geniş ormanlar oluşturmuş; ilk tohumlu bitkilerin ortaya çıkması; sürüngenlerin ortaya çıkması; amfibilerin baskın olması
		Devoniyen		416	Kemikli balıkların çeşitlenmesi; ilkin tetrapodların ve böceklerin ortaya çıkması
		Silüryen		444	İlkin vasküler bitkilerin çeşitlenmesi
		Ordovisyen		488	Denizel algler bol; çeşitli mantarlarla, bitkilerle ve hayvanlarla karaların kolonizasyonu
Archaean		Kambriyen		542	Pek çok hayvan şubesinin çeşitliliğinde ani bir artış (Kambriyen patlaması)
		Ediakaran		635	Çeşitli alg ve yumuşak vücutlu omurgasız hayvanların ortaya çıkması
				2,100	En eski ökaryotik hücre fosillerinin görülmesi
				2,500	
				2,700	Atmosferik oksijen konsantrasyonunun artmaya başlaması
				3,500	En eski prokaryotik hücrelerin ortaya çıkması
				3,800	Dünya'nın yüzeyindeki bilinen en eski kayalar
				Yaklaşık. 4,600	Dünya'nın oluşması



Atmosferik oksijenin (O_2) büyük çoğunluğu, biyolojik kökenli olup fotosentez sırasında suyun ayrıştırıldığı basamakta üretilir. Oksijenli fotosentez ilk kez ortaya çıktığında, bu süreç sonucu oluşan serbest O_2, çözünmüş demirle reaksiyona girmesine yetecek konsantrasyona ulaşıncaya kadar büyük olasılıkla çevresinde bulunan suda çözünmüştür. Bunun sonucunda da demirin demir oksit şeklinde çökmesiyle sedimentler oluşmuş olmalıdır. Bu sedimentler, damarlı demir oluşumları şeklinde sıkışarak bugün demir cevheri kaynağı olan demir oksit içeren kırmızı tabakaları oluşturmuştur. Çözünmüş tüm demir bir kez çöktüğünde, deniz ve göller oksijence doygun hale gelinceye kadar O_2 suda çözünmüştür. Bunun gerçekleşmesinden sonra, O_2 sonunda sudan ayrılıp atmosfere karışmıştır. Bu değişim, 2.7 milyar yıl önce başlayan demirce zengin karalarda bulunan kayaların paslanması şeklinde bir etki bırakmıştır. Bu zamandizini, günümüz siyanobakterilerinin (oksijen salan, fotosentetik bakteriler) 2.7 milyar yıl önce ortaya çıkmış olabileceğine işaret etmektedir.

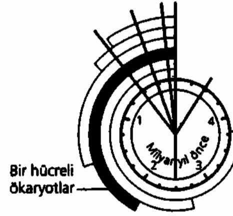
Atmosferik O_2'nin miktarı 2.7 milyar yıldan 2.3 milyar yıla kadar derece derece artmıştır; ancak daha sonra hızlı bir şekilde günümüz seviyelerinin %1'i ile %10'u arasında artmıştır (**Şekil 25.8**). Bu oksijen devriminin yaşam üzerinde çok büyük bir etkisi olmuştur. Kimyasal yapısı nedeniyle oksijen kimyasal bağları parçalar ve enzimleri inhibe ederek hücrelere zarar verebilmektedir. Bunun sonucunda, atmosferik oksijenin artan seviyeleri pek çok prokaryotik organizmayı yok etmiştir. Bugün yaşayan soylarını gördüğümüz çoğu tür, anaerobik şartlar altında kalabilen habitatlarda yaşamlarını sürdürmüşlerdir (bakınız Bölüm 27). Diğer hayatta kalanlar arasında, organik moleküllerde saklı enerjiyi alabilmek için oksijenin kullanıldığı hücresel solunum dahil, değişen atmosfer koşullarına uygun çeşitli adaptasyonlar ortaya çıkmıştır.



▲ **Şekil 25.8 Atmosferik oksijenin artışı.** Eski kayaçların kimyasal analizi, Dünya tarihi boyunca bulunan atmosferik oksijen seviyelerinin belirlenmesini olası kılmıştır.

Daha önce de değinildiği gibi, atmosferik O_2 seviyelerinde ilk kez gerçekleşen dereceli artışın, büyük olasılıkla atasal siyanobakteriler tarafından oluşturulduğu düşünülmektedir. Birkaç yüz milyon yıl sonra, oksijendeki artış ivme kazanmıştır. Bu ivmeyi kazandıran neydi? Bu konuda ortaya atılan bir hipoteze göre, bu artış kloroplast içeren ökaryotik hücrelerin evriminin ardından gerçekleşmiştir; bu konuya bir sonraki kısımda değinilecektir.

İlk Ökaryotlar

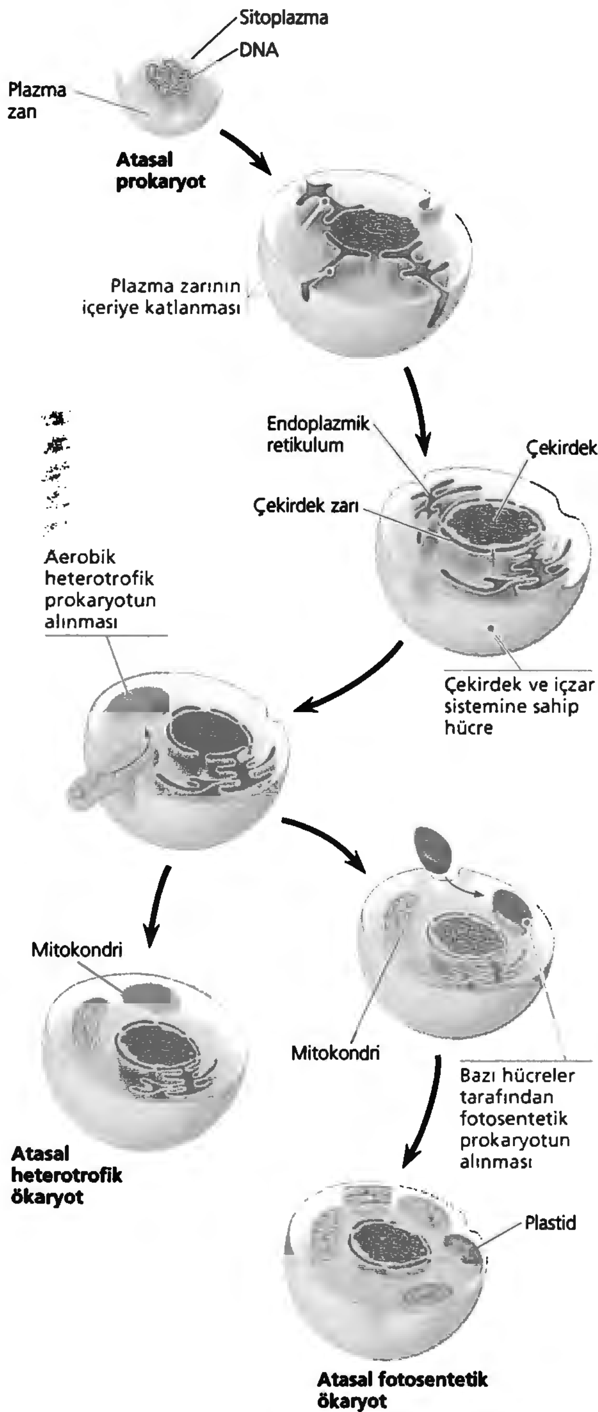


Ökaryotik organizmaların en eski olduğu yaygın olarak kabul edilen fosilleri, yaklaşık olarak 2.1 milyar yıl yaşındadır. Ökaryotik hücrelerin prokaryotik hücrelerden daha kompleks bir organizasyona sahip olduklarını hatırlayın: Ökaryotik hücrelerde çekirdek zarı, mitokondri, endoplazmik retikulum ve prokaryotların sahip olmadığı diğer iç yapılara sahiptir. Ayrıca, prokaryotik hücrelerin aksine, ökaryotik hücrelerde, vücut şekillerini değiştirmelerine neden olan ve diğer hücrelerin etrafını sarmaya ve yutabilmelerine olanak sağlayan bir hücre iskeletine sahiptirler.

Bu ökaryotik özellikler, prokaryotik hücrelerden nasıl evrimleşmiştir? Pek çok kanıt, mitokondri ve plastidlerin (kloroplast ve ilgili organeller için kullanılan genel bir terim) önceden büyük hücrelerin içerisinde yaşamaya başlamış olan küçük prokaryotlar olduğunu ileri süren **endosimbiyont teorivi** desteklemektedir. *Endosimbiyont* terimi, *konak hücre* adı verilen başka bir hücre içerisinde yaşayan bir hücreyi ifade etmektedir. Mitokondri ve plastidlerin prokaryotik atalarının konak hücre içerisine sindirilmemiş av veya iç parazitler şeklinde giriş sağlayabildiği düşünülebilmektedir. Böylesi bir mekanizmanın gerçekleşmesi pek mümkün görünmese de, bilim insanları 5 yıl kadar önce, av ya da parazit olarak başlayan endosimbiyontların konak ile aralarında karşılıklı yarar sağlayan bir ilişkileri olduğunu yaptıkları doğrudan gözlemler sonucu tespit etmişlerdir.

Aralarındaki ilişkiler nasıl başlamış olursa olsun, simbiyozun karşılıklı yarar sağlar hale nasıl geldiği ile ilgili varsayımda bulunabiliriz. Heterotrof olan bir konak (diğer organizmaları ya da bu organizmalardan salınan maddeleri tüketen organizma) fotosentetik endosimbiyontlardan salınan besinleri kullanabilir. Gitgide aerobik hale gelen bir dünyada, kendisi anaerob olan konak, oksijeni avantajlı hale getiren endosimbiyontlardan yararlanmış olmalıdır. Zaman geçtikçe, yapıları birbirinden ayrılmayacak şekilde konak ve endosimbiyontlar tek bir organizma halini alacaktır. Tüm ökaryotlar mitokondriye ve bu organellerin kalıntılarına sahip olsa da, hepsi plastide sahip değildir. Bu nedenle, **sıralı endosimbiyoz** hipotezi, bir seri endosimbiyotik olay yoluyla mitokondrinin plastidlerden önce ortaya çıkmış olduğunu varsaymaktadır (**Şekil 25.9**).

Mitokondri ve plastidlerin endosimbiyotik orijinleri olduğunu destekleyen pek çok kanıt bulunmaktadır. Her iki organelin iç zarlarındaki enzimler ve yaşayan prokaryotların plazma zarlarında bulunan enzimler ve transport sistemi ile



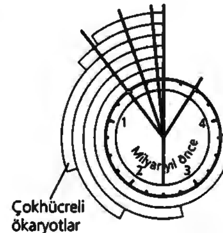
▲ **Şekil 25.9 Sıralı endosimbiyoz yoluyla ökaryotların ortaya çıktığına ilişkin bir hipotez.** Mitokondriler için önerilen atalar, aerobik olan heterotrof prokaryotlardır (yani onlar, diğer organizmalardan elde ettiği organik molekülleri yıkmak için oksijeni kullanıyordu). Plastidler için önerilen atalar, fotosentetik prokaryotlardır. Bu şekildeki oklar, evrimsel zaman boyunca değişikliği göstermektedir.

homologdur. Mitokondri ve plastidler, belirli prokaryotlarda da görülen bir bölünme işlemi ile replike olurlar. Buna ek olarak, bu organellerin her biri bakteri kromozomu gibi, tek ve halkasal bir DNA molekülü bulundurur ve bu DNA molekülü histonlar veya büyük miktarlardaki diğer proteinler ile ilişkili değildir. Serbest yaşayan organizmalardan türemiş olan organellerden bekleneceği gibi, mitokondri ve plastidler de DNA'larını protein şeklinde yazacak ve kodlayacak hücresel bir düzene sahiptirler (ribozomlar dahil olmak üzere). Sonuç olarak, büyüklük, RNA sekansları ve çeşitli antibiyotiklere direnç açısından mitokondri ve plastidlerin ribozomları, ökaryotik hücrelerin sitoplazmik ribozomları ile karşılaştırıldığında prokaryotik ribozomlara daha benzerdir.

Çok Hücreliliğin Kökeni

Bir orkestra, bir keman solist ile karşılaştırıldığında daha fazla çeşitlilikte bir müzik bestesi seslendirir; orkestranın kompleks yapısı mümkün olabildiğince daha büyük farklılıklar sunmaktadır. Buna benzer şekilde, yapısal olarak karmaşık ökaryotik hücrelerin görüntüsü, daha basit yapıdaki prokaryotlara göre morfolojik açıdan daha fazla çeşitliliğin evrimini yansıtmaktadır. İlk ökaryotlar ortaya çıktıktan sonra, çok sayıda bir hücreli formlar ortaya çıkmış ve bu da günümüzde halen daha mevcut olan tek hücreli ökaryotların çeşitlenmesine yol açmıştır. Çeşitlenmede başka bir yol daha ortaya çıkmıştır: bazı tek hücreli ökaryotlar, aralarında algler, bitkiler, mantarlar ve hayvanların yeraldığı çok hücreli formların ortaya çıkmasına yol açmıştır.

İlkin Çok Hücreli Ökaryotlar

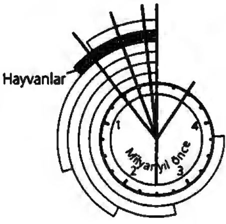


DNA sekanslarının karşılaştırılmasına dayanarak bilim insanları çok hücreli ökaryotların atasının, 1.5 milyar yıl önce yaşadığını ileri sürmektedirler. Bu varsayım fosil kayıtlarından elde edilmiştir; çok hücreli ökaryotlar içerisinde bilinen en eski fosil, yaklaşık 1.2 milyar yıl önce yaşamış olan küçük bir alg türüne aittir. Daha büyük ve daha çeşitli çok hücreli ökaryotlar, 575 milyon yıl öncesine kadar ortaya çıkmamıştır (bakınız Şekil 25.4). Ediacaran biyota olarak adlandırılan bu fosiller, bazıları 1m'nin üzerinde olabilen, 575-535 milyon yıl arasında yaşamış olan, yumuşak vücutlu organizmalardı.

Çok hücreli ökaryotlar niçin geç Proterozoik evresine kadar büyüklük ve çeşitlilik açısından sınırlı özelliklere sahipti? Jeolojik kanıtlara göre ortaya atılan bir hipotez, 750'den 580 milyon yıl öncesine kadar gerçekleşmiş olan bir seri buzul çağının olduğuna işaret etmektedir. Bu periyot boyunca çeşitli zamanlarda buzullar yeryüzünün tüm karalarını kaplamış ve denizlerin yüzeyleri bir buz örtü ile örtülmüştü. Bu "kartopu dünya" hipotezine göre yaşamın çoğu derin deniz delikleri ve sıcak su kaynaklarına ya da buz örtüsü olmayan ekvatoriyal bölgelerdeki okyanuslara hapsedilmiş olacaktı. Çok hücreli ökaryotların (575 milyon yıl önce ortaya çıkan) ilk büyük çe-

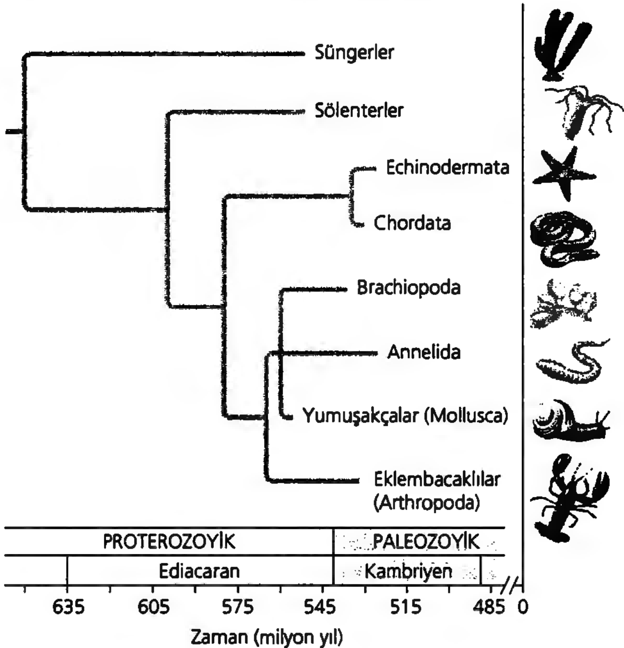
şitlenmesine ilişkin ilk fosil kayıtlar, bu kartopu dünyanın eridiği zamana dayanmaktadır. Çeşitlenme 40 milyon yıllık bir süreye ulaştığında, çok daha olağanüstü bir evrimsel değişim meydana gelecekti.

Kambriyen Patlaması



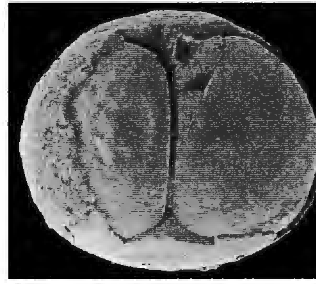
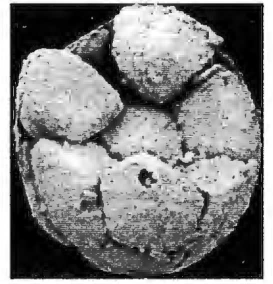
Günümüzde bulunan pek çok hayvan şubesi, ani bir şekilde Kambriyen periyodu sırasında (535-525 milyon yıl önce) oluşmuş olan fosiller içerisinde saptanmıştır. Bu olaya **Kambriyen patlaması** denilmektedir. Çeşitli hayvan gruplarının -süngerler, Cnidaria üyeleri (deniz şakayıkları ve akrabaları) ve yumuşakçalar- fosilleri geç Proterozoik devrinden toplanan kayalarda bulunmuştur (**Şekil 25.10**).

Kambriyen patlamasından önce tüm iri hayvanlar, yumuşak vücutluydu. Büyük pre-Kambriyen hayvanlarının fosilleri avlanma ile ilgili çok az kanıt sunmaktadır. Bunun yerine, bu hayvanlar otçul (algler üzerinde), süspansiyondan beslenen tipte ya da leşçillerdi, ancak avcı değillerdi. Ancak Kambriyen patlaması bu durumu değiştirecekti. Oldukça kısa bir zaman zarfında (10 milyon yıl) 1 metrenin üzerinde boya sahip avcıların pençe ya da avlarını yakalamada kullandıkları başka özel yapıları bulunmaktaydı; aynı zamanda, sivri dikenler ve sağlam vücut zırhı, avlarında da görülmeye başlanmıştı (bakınız Şekil 25.4).



▲ **Şekil 25.10 Seçilmiş hayvan gruplarının ortaya çıkması.** Beyaz kutular, fosil kayıtlarına göre bu hayvan gruplarının en erken ortaya çıkışını temsil etmektedir.

ÇİZİNİZ *Kordalıların ve halkalı solucanların en yakın atasını temsil eden dallanma noktasını daire içerisine alınız. O atanın yaşı konusunda asgari tahmin nedir?*

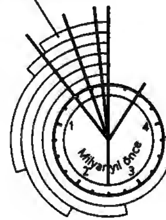
(a) İki hücreli evre **(b) Sonraki evre**

▲ **Şekil 25.11 Hayvan embriyosu olabileceği düşünülen Proterozoik fosilleri (SEM).**

Kambriyen patlaması dünya üzerinde çok büyük bir etki yaratmasına rağmen, başka hayvan şubelerinin bu zamandan çok daha önce ortaya çıkmış olabilmesi olasıdır. Bazı DNA analizlerine göre, çoğu hayvan şubesinin 700 ile 1 milyar yıl öncesinde ortaya çıktığı ve çeşitlendiği bulunmuştur. Bu tahminler doğru olmasa bile, Çin'den yakın zamanda tespit edilmiş fosiller, yaşayan hayvan şubeleriyle benzerlik gösteren hayvanlar, Kambriyen patlaması gerçekleşmeden 10 milyon yıldan daha önce mevcuttular. Tespit edilenler arasında, çoğu bilim insanı tarafından hayvan embriyosu ya da hayvanlara yakın bir gruba ait artık yok olmuş bir grubun üyeleri olabileceği düşünülen 575 milyon yıl yaşında çok iyi bir şekilde saklanmış fosiller bulunmuştur (**Şekil 25.11**). Özet olarak Kambriyen patlaması, Çin'den elde edilen fosillere göre en az 40 milyon yıl ile karakterize edilen uzun bir süreçtir. Bazı DNA temelli tahminlere göre bazı hayvan şubelerinin ortaya çıkışı ile denk bir şekilde, patlamanın 100 milyonlarca yıl kadar bir süre boyunca gerçekleşmiş olabileceği söz konusudur.

Karasal Ortama Yerleşme

Yaşam tarihinde bir başka mihenk taşı ise karalara yerleşip çoğalma olayıdır. Siyanobakterilerin ve diğer fotosentetik prokaryotların 1 milyar yıl önce nemli karasal yüzeyleri kapladığına ilişkin fosil kanıtlar mevcuttur. Ancak, funguslar, bitkiler ve hayvanlar gibi daha büyük yaşam formlarının karada kolonize olması 500 milyon yıl öncesine kadar başlamamıştı. Bu, sucul ortamlarda başlamış olan ve dereceli ilerleyen evrimsel süreç, karada üremeye ve su kaybını önleyen adaptasyonlar sayesinde gerçekleşmiştir. Örneğin, kara bitkileri günümüzde maddeleri iç kısımlara ileten bir damar sistemine ve su kaybını önlemek için su geçirmez bir mumsu tabakaya sahiptirler. Bu adaptasyonların erken sinyalleri,



420 milyon yıl öncesinde mevcuttu; bu dönemde bir damar sistemine sahip olan fakat gerçek kök ya da yapraklara sahip olmayan küçük bitkiler (yaklaşık 10 cm uzunluğunda) bulunmaktaydı. Yaklaşık 50 milyon yıl sonra, bitkiler çeşitlenmeye başladılar; ve bu bitkiler arasında kök ve yaprakları olan ağaç benzeri bitkiler yer almaktaydı.

Bitkiler funguslarla birlikte karada kolonize olmaya başladılar. Bugün bile, çoğu bitkinin kökleri, toprakta bulunan su ve minerallerin emiliminin sağlanmasında funguslar ile işbirliği içerisindedir (bakınız Bölüm 31). Bu köklerde bulunan funguslar, daha sonra bu bitkilerden organik besinlerini alırlar. Bitki ve funguslar arasında karşılıklı yarar sağlayan böylesi bir ilişkinin kanıtları, bazı çok eski fosilleşmiş köklerde saklıdır.

Çoğu hayvan grubu günümüzde karasal ortamlarda karakterize edilmesine karşın, en fazla yayılmış ve en fazla çeşitlilik gösteren karasal hayvanlar eklembacaklılar (özellikle böcek ve örümcekler) ve tetrapodlardır. Eklembacaklılar, yaklaşık 420 milyon yıl önce karaları işgal etmiş olan ilk hayvanlardır. Fosil kayıtlara göre, en eski tetrapod örnekleri yaklaşık 365 milyon yıl önce yaşamış ve bunların lob şeklinde solungaçları olan bir grup balıktan evrimleştiği düşünülmektedir (bakınız Bölüm 34). Daha geç ortaya çıkmış olsak da, tetrapodlar arasında insanlar da bulunmaktadır. İnsan soyu, diğer primatlardan yaklaşıl 6-7 milyon yıl önce ayrılmış ve bizim içerisinde bulunduğumuz tür ise yaklaşık olarak 195.000 yıl önce ortaya çıkmıştır. Eğer dünya tarihi, günümüz saatine uyarlansaydı, insanlar 0.2 saniyeden daha kısa bir süre önce ortaya çıkmış olacaktı.

KAVRAM KONTROLÜ 25.3

1. Atmosferde serbest oksijenin ortaya çıkışı o zaman yaşayan prokaryotlarda kitlesel bir yok olmaya neden olmuştur. Niçin?
2. Hangi bulgular ökaryotik hücrelerin evriminde mitokondrinin plastidlerden önce oluştuğunu desteklemektedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bugüne ait fosil kayıtları nasıl bir görüntü çizerlerdi?

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 25.4

Organizma gruplarının yükseliş ve düşüşleri, türleşme ve ortadan kalkma oranlarındaki farklılıkları yansıtır

Dünya oluştuğundan beri, yeryüzündeki yaşam, bazı organizma gruplarının ortaya çıkışına ve yok oluşlarına tanıklık etmiştir. Anaerobik prokaryotlar ortaya çıkmış, gelişmiş ve atmosferik oksijen miktarı arttığında inişe geçmişlerdir. Milyarlarca yıl sonra, denizlerde ilk tetrapodlar ortaya çıkmış ve pek çok sayıda yeni organizma grubunun ortaya çıkışına ön ayak olmuştur. Bunlardan biri olan amfibiler, diğer tetrapodlar (dinozorlar ve daha sonra memeliler) baskın omurgalılar olarak onların yerini almadan önce 100 milyon yıl boyunca karasal hayata egemen olmuştu.

Bu ve diğer büyük organizma gruplarının ortaya çıkışı ve yok oluşları, yaşam tarihini şekillendirmiştir. Odak noktamızı daraltırsak, herhangi bir gruptaki ortaya çıkış ve yok oluş, bu grup içerisinde bulunan bireylerin türleşme ve yok olma dereceleri ile ilişkilidir. Tıpkı ölümlerden çok doğumların gerçekleşmesinin populasyonu artırması gibi, bir grup organizmanın ortaya çıkışı da, yok olanlardan daha fazla sayıda yeni türlerin oluşturması ile gerçekleşmektedir. Tam tersi, bir azalma olduğunda gerçekleşir. Daha sonra göreceğimiz gibi, organizma gruplarının yaşam sürecindeki böylesi değişiklikler, plaka tektoniği, kitlesel yok oluşlar ve uyumsal dallanmalar gibi büyük ölçekli süreçlerden etkilenmiştir.

Plaka Tektoniği

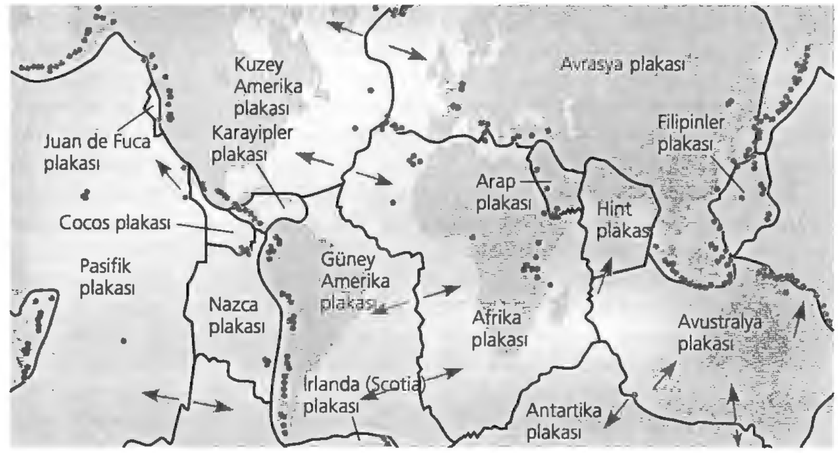
Eğer Dünya'nın fotoğrafları her 10.000 yıl süresince çekilmiş olsa ve bir film yapmak üzere birbirlerine eklenmiş olsalar, hepimizin hayal etmekte zorlanacağı bir şeyi göstermiş olacaktır: Zamanla üzerinde yaşadığımız kıtaların yer değiştirdiği. 1,5 milyar yıl önce ortaya çıkmış çok hücreli ökaryotlardan beri, Dünya'nın çoğu kara kitlesinin süper kıta oluşturmak için bir araya geldiği ve daha sonra birbirinden ayrıldığı üç büyük olay (1.1 milyar, 600 milyon ve 250 milyon yıl önce) meydana gelmiştir. Bunun sonucunda, her seferinde, yeni bir görüntü ortaya çıkmıştır. Geleceğe bakarak, bazı jeologlar kıtaların tekrar bir araya geleceğini ve günümüzden yaklaşık 250 milyon yıl sonra süper kıta oluşturacaklarını düşünmektedirler.

Plaka tektoniği teorisine göre kıtalar, Dünya kabuğunun büyük plakalarının kısımlarını oluşturmaktadır; ve bu kabuk, mantonun sıcak alt tabakası üzerinde yüzmektedir (**Şekil 25.12**). Mantodaki hareketler plakaların zaman içinde hareket etmesine neden olur ve bu olay *kıtaların kayması* olarak bilinir. Jeologlar, bugün, plakaların hareket derecelerini ölçebilmektedirler. Bu genellikle her bir yıl için sadece birkaç santimetredir. Jeologlar, aynı zamanda, oluştukları zamanda kayalarda kaydedilmiş olan manyetik sinyalleri kullanarak kıtaların geçmişte bulundukları lokasyonlar hakkında fikir sahibi olabilmektedir. Bu metodun işe yaramasının nedeni, bir kıta pozisyonu zaman içerisinde değiştirdiğinde, onun yeni oluşmuş kayaları içerisinde manyetik kuzeyin yönünün kaydedilmesidir.



► **Şekil 25.12 Dünya'nın iç kısmı.** Kabuğun kalınlığı bu şekilde abartılı bir şekilde gösterilmiştir.

Dünya'nın belli başlı tektonik plakaları **Şekil 25.13**'te gösterilmiştir. Dağ ve adaların oluşumu gibi çoğu önemli jeolojik süreçler, plaka sınırlarında gerçekleşir. Bazı durumlarda iki plaka, Kuzey Amerika ve Avrasya plakalarında olduğu gibi günümüzde her yıl yaklaşık olarak 2 cm kadar birbirinden ayrılmaktadır. Diğer durumlarda ise, iki plaka birbirlerinin yanından kayma hareketi yaparak, depremlerin sıklıkla yaşandığı bölgeleri oluştururlar. Kaliforniya'daki berbat San Andreas Fayı, iki plakanın birbirinin yanından kaydığı bir sınır içerisinde yer almaktadır. Diğer bazı durumlarda ise, iki plakanın birbirine çarpması söz konusudur. Okyanus plakaları (okyanus dibinde bulunanlar) karasal plakalardan daha yoğundurlar. Bunu sonucunda, okyanus plakası karasal bir plaka ile çarpıştığında, okyanus plakası genellikle karasal plakanın altında batmış durumda kalır. Eğer iki okyanus plakası ya da iki karasal plaka birbirleriyle çarpışırsa, çok şiddetli çalkantılar oluşur ve plaka sınırlarında dağlar oluşur. Bu durumu yansıtan bir olay 45 milyon yıl önce gerçekleşmiş olup Hint plakası Avrasya plakasına çarpmış ve bu sayede Himalaya dağları oluşmaya başlamıştır.



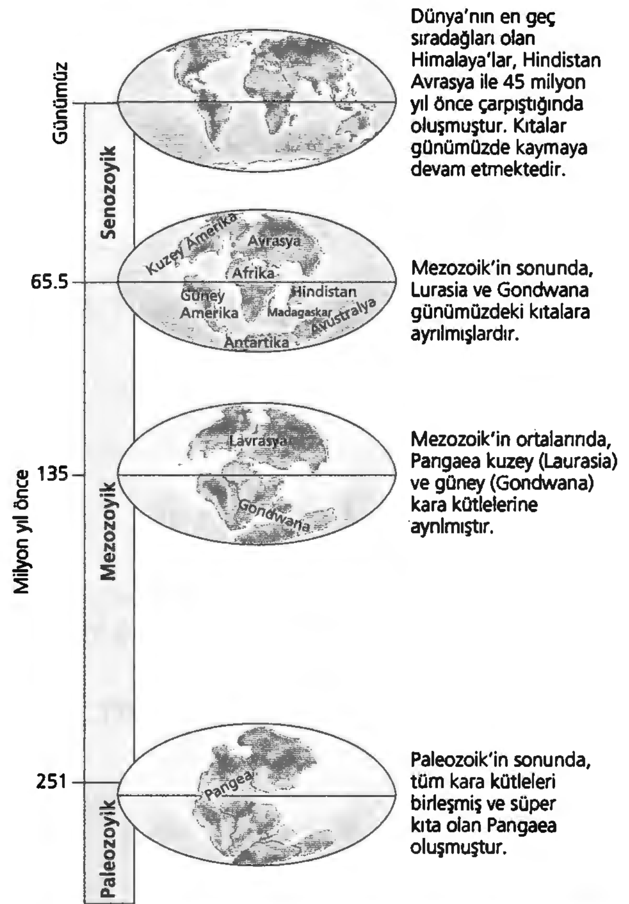
▲ **Şekil 25.13 Dünya'nın belli başlı tektonik plakaları.** Oklar, hareket yönünü göstermektedir. Kırmızımsı noktalar şiddetli tektonik aktivitenin gerçekleştiği bölgeleri göstermektedir.

Kıtaların Kaymasının Sonuçları

Plaka hareketleri, coğrafi yapıyı yavaş bir şekilde değiştirir; ancak bu hareketlerin kümülatif etkileri daha büyük olmaktadır. Yaşadığımız gezegenin fiziksel özelliklerini yeniden şekillendirmenin yanında, kıta kaymasının Dünya'daki yaşam üzerinde de büyük etkisi olmaktadır.

Bu büyük etkiyi oluşturmasındaki en büyük nedenlerden biri, kıta kaymalarının organizmaların yaşadığı habitatları değiştirmesidir. **Şekil 25.14**'te gösterilen değişiklikleri inceleyin. Yaklaşık 250 milyon yıl önce, plaka hareketleri **Pangaea** adı verilen süper kıtayı oluşturmak üzere daha önceden ayrılmış durumda bulunan karasal kütleleri bir araya getirmiştir. Okyanus havzaları daha derin hale gelerek deniz seviyesini düşürmüş ve daha sığ olan kıyı denizlerinin suyunu almaya başlamıştır. Bu sırada, tıpkı şimdi olduğu gibi, çoğu denizel türler, daha sığ sularda yaşamaya devam etmiş ve Pangaea'nın oluşumu bu tip habitatlarının büyük bir bölümünü yok etmiştir. Çoğu kıtanın iç kısmı, günümüzün Orta Asya ikliminden bile çok daha soğuk ve kuraktı. Özetleyecek olursak, Pangaea'nın oluşumunun fiziksel ortam koşulları ve iklim üzerinde olağanüstü bir etkisi olmuş ve bu durum, bazı türlerin yok olmasına ve bu krizi atlatarak hayatta kalan organizma grupları için ise yeni fırsatların çıkmasına neden olmuştur.

Organizmalar üzerinde büyük bir etkiye sahip olan kıta kaymasının başka bir yönü de, kıtanın konumunun kayması durumunda iklimde meydana gelen değişikliklerdir. Örneğin, Kanada'nın güney ucu olan Labrador, bir zamanlar tropikler-



▲ **Şekil 25.14 Phanerozoik dönemde gerçekleşen kıta kaymalarının tarihçesi.**

de bulunurken son 200 milyon yılda 40° kuzeye yaklaşmıştır. Organizmalar, kıta konumlarının kayması sonucu iklim değişiklikleriyle karşı karşıya kaldıklarında ya adaptasyon gösterip yeni bölgelere yerleşirler ya da yok olurlar.

Kıtaların kayması, aynı zamanda, büyük ölçekte allopatrik türleşmeye ön ayak olmaktadır. Süper kıtalar ayrıldıklarında, bir zamanlar bir arada olan bölgeler coğrafik olarak izole hale gelirler. Son 200 milyon yıldır kıtalar birbirinden ayrıldıkça, her bir alan başka kıtalardakilerden köken almış olan bitki ve hayvan soylarının ortaya çıkmış olduğu evrimsel bir alan halini almıştır.

Sonuç olarak kıtaların kayması, Permiyen tatlısu sürüngenlerine ait aynı türün fosillerinin neden hem Brezilya ve Ghana'da keşfedildiği şeklindeki soyu tükenmiş türlerin coğrafik dağılışı ile ilgili soruları açıklamaya yardım edebilir. Günümüzde okyanus ile 3.000 km kadar birbirinden ayrılmış olan bu iki farklı bölge, bu sürüngenler henüz yaşıyorlarken bir aradaydılar. Kıtaların kayması ayrıca, organizmaların günümüzdeki dağılımlarını da açıklayabilir; örneğin Avustralya faunasının ve florasının dünyadaki diğer bölgelerdekinden niçin bu kadar farklı olduğunu açıklar. Keseli memeliler Avustralya'da, plasentalı (Eutheria) memelilerin diğer kıtalarda üstlendiği ekolojik rolleri yerine getirmektedirler (bakınız Şekil 22.18). Fosil kayıtlarına göre, keseliler bugün Asya olarak bilinen bölgede ortaya çıkmış ve kıtalar henüz birarada iken Güney Amerika'dan Avustralya'ya ulaşmışlardır. Güney'deki kıtaların daha sonraki ayrılmalarının sonucu Avustralya'yı su üstünde yüzen ve keseliler ile dolu büyük bir sal haline getirmiştir. Avustralya'da keseliler çeşitlendiler ve orada yaşayan az sayıdaki plasentalı (Eutheria) memeli ortadan kalktı; diğer kıtalarda ise keselilerin çoğu yok olurken plasentalılar çeşitlendiler.

Kitlesel Yok Oluşlar

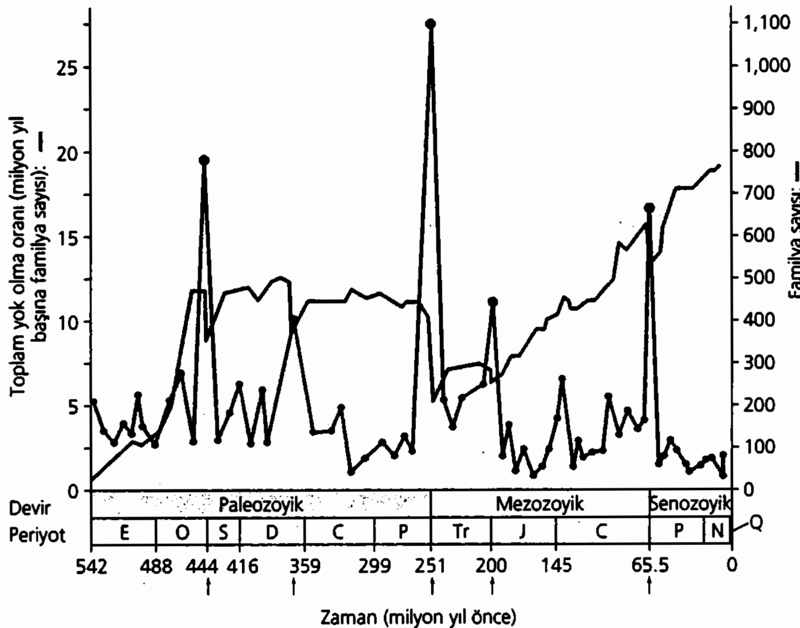
Fosil kayıtlarına göre, bir zamanlar yaşamış olan türlerin büyük çoğunluğu şu anda yok olmuş durumdadır. Bir tür, pek çok nedenden dolayı yok olur. Habitatı zarar görmüş olabilir, ya da yaşadığı çevre türün istemeyeceği bir şekilde değişmiş olabilir. Örneğin, eğer okyanus sıcaklıkları birkaç derece bile düşse, önceki koşullara çok iyi uyum sağlamış olan türler yok olurlar. Çevredeki fiziksel faktörler kararlı kalsa bile, biyolojik faktörler değişebilmektedir; örneğin bir türün ortaya çıkması, bir diğerini ortadan kaldırabilir.

Türlerin yok olması düzenli bir şekilde gerçekleşiyor olsa da, bazı durumlarda küresel boyuttaki yıkıcı çevresel değişiklikler, yok olma derecesini çarpıcı bir şekilde gerçekleştirebilir. Böylesi bir durum olduğunda, **kitlesel yok oluşlar** gerçekleşir ve bu, Dünya çapında çok sayıda türün yok oluşuna neden olur.

"Büyük Beş" Kitlesel Yok Oluş Olayı

Fosil kayıtlarına göre son 500 milyon içinde, beş kez kitlesel yok oluş olayı gerçekleşmiştir (**Şekil 25.15**). Bu olaylar, özellikle, fosil kayıtları neredeyse tamamlanmış olan ve sığ denizlerde yaşayan sert vücutlu hayvanların yok oluşlarının açıklanması amacıyla belgelenmiştir. Her bir kitlesel yok oluş olayında, Dünya'daki denizel türlerin %50 ya da daha fazlası yok olmuştur.

İki büyük kitlesel yok oluş olayı- Permiyen ve Kretase- ilgiyi en çok toplayanlar olmuştur. Paleozoik ve Mezozoik evreler (251 milyon yıl önce) arasındaki sınırı belirleyen evre olan Permiyen kitlesel yok oluş olayında, denizel türlerin %96'sı



◄ **Şekil 25.15 Kitlesel yok oluş ve yaşamın çeşitliliği.** Kırmızı oklar ile gösterilen beş temel kitlesel yok oluş olayı denizel hayvan familyalarında yok oluş derecesinde en yüksek değerleri temsil etmektedir (kırmızı çizgi ve soldaki dikey eksen). Bu kitlesel yok oluşlar, zaman içerisinde denizel hayvan familyalarının sayısındaki artışı sekteye uğratmıştır (mavi çizgi ve sağdaki dikey eksen).

? *Permiyen kitlesel yok oluş olayında denizel türlerin %96'sı yok olmuştur. Mavi çizginin o dönemde neden yalnızca %50'lik bir düşüşü gösterdiğini açıklayın.*

okyanuslardan yok olmuş ve okyanus yaşamını değiştirilemez bir şekilde değiştirmiştir. Bu süreçten karasal yaşam da etkilenmişti. Örneğin, bilinen 27 böcek takımından 8 tanesi ortadan kalkmıştır. Bu kitlesel ortadan kalkış 500.000 yıldan daha kısa bir sürede, büyük ihtimalle de birkaç bin yılda gerçekleşmiştir.

Permiyen kitlesel yok oluşu, şu anda Sibirya olarak bilinen bölgede gerçekleşen muazzam volkanik patlamaların gerçekleştiği sırada gerçekleşmiştir. Bu periyot, volkanik hareketlerin son yarım milyar yıl boyunca görülen aktif dönemiydi. Jeolojik verilere göre, 1.6 milyon km^2'lik bir alan (Batı Avrupa'nın yaklaşık yarısı kadar) yüzlerce hatta binlerce metre kalınlığında bir lav tabakasıyla kaplıydı. Çok büyük miktarlarda larva ve kül fışkırtmasının yanında, bu patlamalar 6°C'lik bir küresel iklim değişikliği oluşturmaya yetecek kadar karbon dioksit oluşturmuş olabileceği düşünülmektedir. Ekvator ve kutuplardaki düşük sıcaklık farklılıkları, oksijen konsantrasyonlarında genel bir düşüşe neden olabilecek okyanus sularının karışmasını yavaşlatmış olabilir. *Okyanus oksijensizliği* adı verilen bu düşük oksijen koşulları, bir taraftan oksijen soluyanların boğulmasına neden olurken diğer taraftan dışarı zehirli bir metabolik yan ürün olan H_2S (hidrojen sülfür) gazı salan anaerobik bakterilerin büyümesini teşvik etmiş olabilir. Bu gaz atmosfere yayıldıkça, kara bitkilerini ve hayvanları doğrudan öldürerek ortadan kalkmalarına neden olmuş ve organizmaları UV radyasyonunun zararlı etkilerinden koruyan bir "kalkan" olan ozon tabakasının hasara uğramasına yol açmıştır.

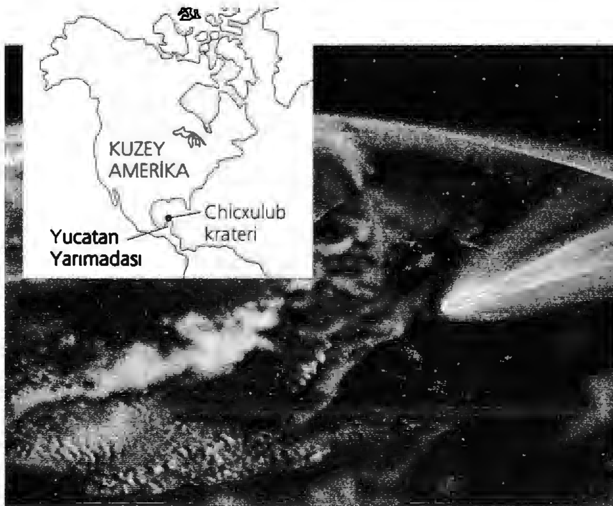
Kretase kitlesel yok oluşu, yaklaşık 65.5 milyon yıl önce gerçekleşmiş ve Mezozoik ile Senozoik evreleri arasında bir sınır oluşturmuştur. Bu olay, tüm denizel türlerin yarısından fazlasını yok etmiş ve karasal bitkileri ve dinozorlar dahil (aynı grupta bulunan kuşlar dışında) çoğu familyaları elimine etmiştir. Kretase'de gerçekleşmiş kitlesel yok oluşun bir nedeninin Mezozoik ve Senozoik evrelere ait sedimentleri ayıran iridyum bakımından zengin ince bir kil tabakası olabileceği düşünülmektedir. İridyum, Dünya'da çok ender olarak bulunan bir elementken, meteoritler ve Dünya'ya zaman zaman düşen diğer dünya dışı objelerde sık rastlanan bir elementtir. Kaliforniya Üniversitesi, Berkeley'den Walter Alvarez ve ondan sonra gelen Luis Alvarez ve meslektaşları bu kilin, bir asteroid veya büyük bir kuyrukluyıldızın Dünya ile çarpışması sonucu atmosfere karışan büyük bir bulut yıkıntısının yan ürünü olduğunu bulmuşlardır. Bu bulut, güneş ışığının ulaşmasını engelleyerek, aylar boyunca küresel iklimde değişikliklere neden olmuştur.

Böyle bir asteroid veya kuyrukluyıldıza ilişkin herhangi bir kanıt var mıdır? Araştırma, Meksika'nın Yucatán kıyısında bulunan sedimentlerin altında yer alan ve 65 milyon yıl yaşındaki bir kırık olan Chicxulub krateri üzerine odaklanmış durumdadır (**Şekil 25.16**). Bu krater, 10 km çapında bir objenin oluşturabileceği büyüklükte bir kraterdir. Bu konuyla ilgili eleştirel değerlendirme halen sürmektedir.

Altıncı Bir Kitlesel Yok Oluş Olayı Yolda Mı?

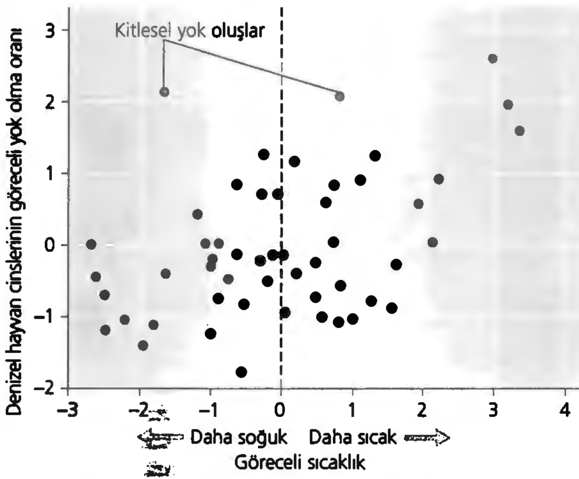
Bölüm 56'da değineceğimiz gibi, habitat yıkımı gibi insan aktiviteleri çoğu türün yok olma tehlikesiyle karşı karşıya kalmasını sağlayacak şekilde küresel çevreyi değiştirmektedir. Son 400 yılda, binden fazla tür yok olmuştur. Bir altıncı kitlesel yok oluş olayı yolda mı?

Bu soruyu cevaplamak oldukça zor. Bunun nedenlerinden biri, günümüzde gerçekleşen yok oluşların belgelenme zorluğudur. Örneğin tropikal yağmur ormanlarında daha tanımlanmamış pek çok tür vardır. Bu nedenle, tropikal ormanların hasara uğratılması, daha var olduklarını bile bilmeden türleri yok olma durumuna getirebilir. Böylesi belirsizlikler, türlerin





▲ **Şekil 25.16 Dünya ve Kretase'deki yaşam üzerindeki Travma.** Karayip Denizi'nin altında 65 milyon yıllık Chicxulub krateri 180 km uzunluğundadır. Kraterin at nalı şekli ve tortul kayalardaki yıkıntılar güneybatı yönünden bir asteroid ya da kuyrukluyıldızın düşük bir açıyla çarptığını göstermektedir. Bu çizimi yapan sanatçının yorumu, oluşturduğu etkiyi ve hemen oluşturduğu etkiyi göstermektedir: Kuzey Amerika'daki çoğu bitki ve hayvanları saatler içerisinde öldürebilecek özellikteki sıcak buhar bulutu ve yıkıntılar.



▲ **Şekil 25.17 Fosil yok oluşlar ve sıcaklık.** Yok oluş dereceleri, küresel sıcaklık değerlerinin artış gösterdiği durumlarda artmıştır. Oksijen izotop oranları kullanılarak sıcaklık değerlerinin tahmini yapılmış ve 0'ın ortalama sıcaklık değeri olduğu bir indekse dönüştürülmüştür.

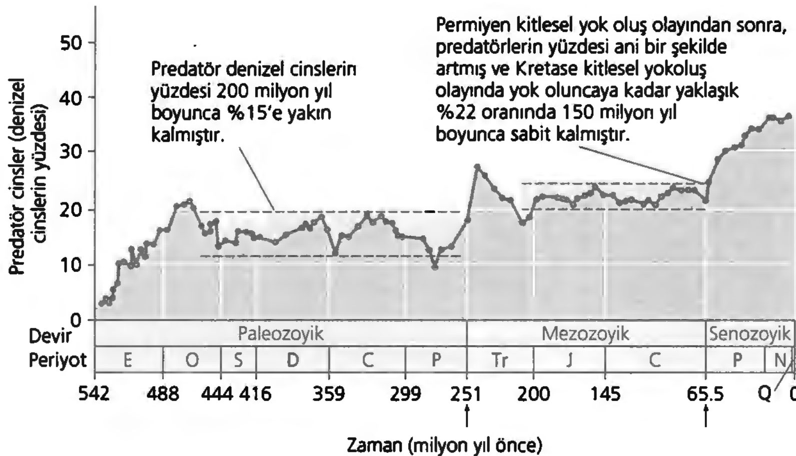
şu anda yok olduğu krizin tam olarak anlaşılmasını güç hale getirmektedir. Yine de, şu ana kadar gerçekleşmiş kayıplar, Dünya zerinde yaşayan canlıların yüksek bir yüzdesinin yok olmuş olduğu ve daha önce bahsettiğimiz beş büyük kitlesel yok oluş olayına erişmiş durumda değildir. Bu durum, bugünün mevcut durumunun ciddi olmadığının göstergesi demek değildir. Görüntüleme programları çoğu türün endişe verecek düzeyde yok olduğuna işaret etmekte ve kutup ayıları, çam ağaçları ve diğer türler üzerinde gerçekleştirilen çalışmalar, iklim değişikliğinin bu türlerin yok oluşlarını hızlandırabileceğini düşündürmektedir. Fosil kayıtlar da son 500 milyon yılın üzerinde bir zamandır, küresel sıcaklıkların yüksek olduğu durumlarda yok oluş seviyelerinin de artış gösterdiğine işaret etmektedir (**Şekil 25.17**). Özetleyecek olursak, hem günümüzdeki veriler hem de fosil kanıtlar, ciddi tedbirlerin alınmaması durumunda, gelecek birkaç yüzyıl içerisinde insanlar tarafından meydana getirilmiş bir altıncı kitlesel yok olma olayı daha gerçekleşebilecektir.

Kitlesel Yok Olma Olaylarının Sonuçları

Kitlesel yok olma olaylarının ciddi ve uzun vadeli etkileri bulunmaktadır. Bir kitlesel yok oluş, çok sayıda türü ortadan kaldırmak suretiyle karmaşık bir ekolojik komüniteyi, önceki durumunun çok daha sönük bir haline indirgeyebilir. Bir kez evrimsel soy hatları ortadan kalkınca, tekrar kendini tamir edemez. Evrimin rotası sonsuza kez değişmiş olur. 66 milyon yıl önce yaşamış ilk primatların, Kretase döneminde gerçekleşmiş olan kitlesel yok oluş sürecinde ortadan kaybolmuş olduklarını bir düşünün. İnsanlar hiç var olmayacak ve dünyadaki yaşam bugünkünden oldukça farklı olacaktı.

Fosil kayıtlara göre, kitlesel bir yok olma olayının ardından yaşamın çeşitliliğinin tekrar eski seviyesine ulaşması 5-10 milyon yıl almaktadır. Bazı durumlarda, bundan daha fazla bir zaman dilimine gereksinim duyulmuştur: Denizel türlerin Permiyen'deki kitlesel yok olma olayından sonra kendilerini toparlayabilmesi yaklaşık 100 milyon yıl geçmiştir (bakınız Şekil 25.15). Eğer günümüzdeki gidişat devam ederse ve bir altıncı kitlesel yok olma olayı gerçekleşirse, yeryüzündeki yaşamın tekrar eski haline gelmesi milyonlarca yıl alacaktır.

Kitlesel yok oluşlar, içerisinde bulunan organizmaların tiplerini değiştirerek ekolojik komüniteler üzerinde değişiklikler yapabilmektedirler. Örneğin, Permiyen ve Kretase kitlesel yok olma olaylarında denizel organizmalar içerisinde avcı olanlarda ciddi bir artış olmuştur (**Şekil 25.18**). Avcı türlerin sayısındaki bir artış hem av tarafından yaşanan baskıyı, hem de avcılar arasında yiyecek için oluşan rekabeti artırabilmektedir. Ayrıca, kitlesel yok oluşlar, kendilerine avantaj sağlayacak özelliklere sahip nesillerin sayısını azaltabilmektedir. Örneğin, geç Trias döneminde midyelerin (deniztarağı gibi) kabuklarını delerek kabukluların içerisindeki hayvanı emebilen bir salyangoz grubu ortaya çıkmıştır. Kabuk delme olayı, yeni ve bol bir yiyecek kaynağına bir yönelim oluşturduysa da bu yeni oluşan grup, Trias sonunda (yaklaşık 200 milyon yıl) gerçekleşen büyük kitlesel yok oluş sürecinde ortadan kalkmıştır. Kabukları delebilen başka bir grubun (istiridye deliciler) ortaya çıkması için başka bir 120 milyon yılın geçmesini beklemek gerekmişti. Bu istiridye delici grup, daha sonra yeni türler şeklinde çeşitlen-

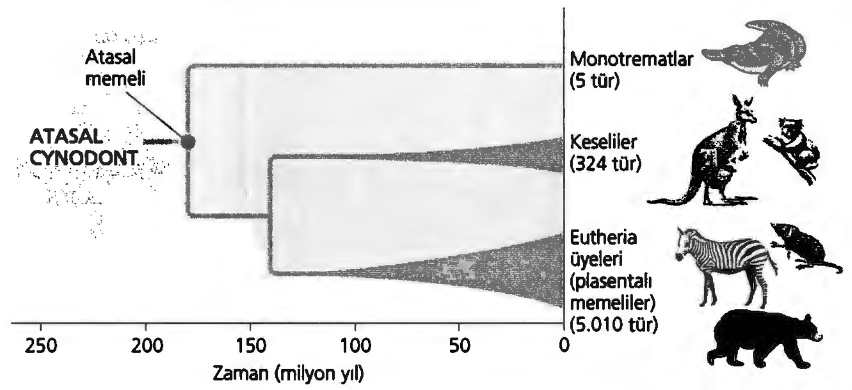


◄ **Şekil 25.18 Kitlesel yok oluşlar ve Ekoloji.** Permiyen ve Kretase kitlesel yok oluşlar (kırmızı oklar ile gösterilen) predatör olan denizel cinslerin sayısı arttırarak okyanusların ekolojik özelliklerini değiştirmiştir.

me göstermiştir. Sonuç olarak kitlesel yok olma olayları, çok sayıda türü ortadan kaldırmak suretiyle yeni canlı gruplarının çoğaldığı uyumsal yayılımlar için zemin hazırlamaktadır.

Uyumsal Dallanmalar

Fosil kayıtlar, canlıların çeşitliliğinde geçtiğimiz 250 milyon yıldır bir artış olduğunu göstermektedir (Şekil 25.15'teki mavi çizgilere bakınız). Bu artış, **uyumsal dallanmalar** tarafından doldurulmuştur; uyumsal dallanmalar, birçok yeni türe ait organizma grubunun sahip olduğu uyumsal özelliklerin kendi komünitelerinde farklı ekolojik rolleri ya da nişleri gerçekleştirmelerine imkan verdiği evrimsel değişikliklerin olduğu periyotlarda görülür. Büyük ölçekli uyumsal dallanmalar (yayılımlar), beş büyük kitlesel yok oluş olayının her birinin ardından gerçekleşmiştir; zira hayatta kalanlar, boş olan pek çok uygun ekolojik nişe uyum sağlamıştır. Uyumsal dallanmalar, tohuma ya da zırh oluşturmuş vücut örtüleri gibi büyük evrimsel yeniliklere sahip olan organizma gruplarında, ya da organizmaların diğer türlerle çok az rekabete girdiği yerleşip çoğaldıkları bölgelerde meydana gelmiştir.



▲ **Şekil 25.19 Memelilerin Uyumsal Dallanması.**

Dünya Genelinde Uyumsal Dallanmalar

Fosil kayıtlara göre, memeliler 65.5 milyon yıl önce karasal dinozorlar yok olduktan sonra çarpıcı bir uyumsal dallanma sürecinden geçmişlerdir (**Şekil 25.19**). Memeliler yaklaşık 180 milyon yıl önce ortaya çıkmış olmalarına rağmen, 65.5 milyon yıldan daha eski olan memeli fosillerinin çoğunlukla daha küçük olduğu ve morfolojik olarak çeşitlilik göstermediği görülmektedir. Çoğu türün, yaşayan noktürnal memelilerinkine benzer bir şekilde göz çukurlarına sahip olmaları nedeniyle noktürnal oldukları gözlenmiştir. *Repenomamus giganticus* türü gibi birkaç ilkin memeli, orta boya sahipti; 130 milyon yıl önce yaşamış olan bu türün uzunluğu 1 metreydi-ancak hiçbirisi pek çok dinozorun büyüklüğüne ulaşamamıştı. İlkin memeliler, daha iri ve daha çeşitlilik gösteren dinozorlar tarafından yiyecek olarak yenildikleri için ya da rekabette onlara yenik düştükleri için büyüklük ve çeşitlilik bakımından sınırlandırılmış olabilirler. Memeliler, dinozorların (kuşlar dışında) yok oluşuyla birlikte, hem çeşitlilik hem de büyüklük bakımından çeşitlenerek daha önce karasal dinozorlar tarafından işgal edilen ekolojik rolleri doldurmuşlardır.

Yaşam tarihi, komünitelerinde yepyeni ekolojik roller alan organizma gruplarındaki dallanmalar tarafından büyük oranda değişmiştir. Örnekler arasında, fotosentetik prokaryotların ortaya çıkması, Kambriyen patlamasında iri predatörlerin evrimi ve karaların bitkiler, böcekler ve tetrapodlar tarafından işgal edilmesinin ardından gerçekleşen dallanmalar (çeşitlenmeler) sayılabilir. Bu dallanmalar içerisinde en son gerçekleşen üç tanesi, karada yaşamı olası kılan evrimsel yenilikleri içermekteydi. Örneğin kara bitkilerinin çeşitlenmesi, bitkileri yer çekimine karşı destekleyen gövdelerin varlığı ve yaprakların su kaybetmesini önleyen mumsu bir örtünün bulunması gibi anahtar adaptasyonların varlığıyla işbirliği içerisindeydi. Son olarak, uyumsal bir dallanma sırasında ortaya çıkan organizmalar, hala diğer organizmalar için yeni yiyecek kaynakları olarak rol oynayabilmektedir. Doğrusu, kara bitkilerinin çeşitlenmesi, polen yiyen ya da bitkileri tozlaştıran böceklerde bir seri uyumsal dallanmayı stimüle etmiştir ve bu da, böceklerin günümüzde dünyada en fazla çeşitlilik sergileyen hayvan grubu olmalarının nedenlerinden biridir.

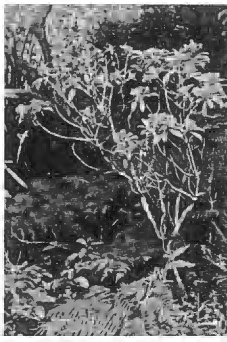
Bölgesel Uyumsal Dallanmalar

Çarpıcı uyumsal dallanmalar, daha sınırlı coğrafik alanlarda da gerçekleşmiştir. Böylesi dallanmalar, birkaç organizmanın rekabetin daha az olduğu daha uzak bir bölgeye yerleşmesiyle başlayabilir. Böylesi bir uyumsal dallanma için en iyi örneklerden biri Hawaii takımadalarıdır (**Şekil 25.20**). En yakın kıtadan yaklaşık 3.500 km uzakta bulunan bu volkanik adalar zinciri, kuzeybatıya doğru takip edildiğinde daha yaşlı oldukları görülür; en genç ada olan Hawaii adasının yaşı bir milyon yıldan daha azdır ve halen aktif olan yanardağlara sahiptir. Her bir ada, "çıplak" olarak ortaya çıkmıştır; ve bu adalar, okyanus dalgalarıyla veya rüzgarla ya daha uzak kara alanlarından ya da daha eski adalardan gelen başıboş hayvanlar tarafından zamanla işgal edilmiştir. Yükselti ve yağışlarda görülen varyasyon, her bir adanın fiziksel çeşitliliği doğal seçme ile evrimsel açılım için pek çok fırsat sağlamaktadır. Türleşme olaylarını takip eden çoklu istilalar, Hawaii'de uyumsal dallanmada bir patlamaya neden olmuştur. Bu adalarda yaşayan binlerce türün çoğu, dünya üzerinde başka hiç bir yerde bulunmamaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 25.4

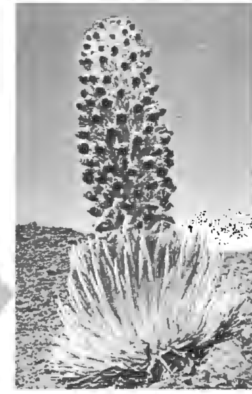
1. Kıtaların kaymasının dünyadaki yaşam üzerindeki etkilerini açıklayınız.
2. Uyumsal dallanmayı teşvik eden faktörler nelerdir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kitlesel bir yok oluş olayı ani bir felaket olayının sonrasında meydana gelmesi durumunda, yok oluş sırasında ortadan kalkan türlerle ilgili en son elde edilen fosil kayıtlar nadir ya da daha sık bulunan türlerden farklılık gösterir miydi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.



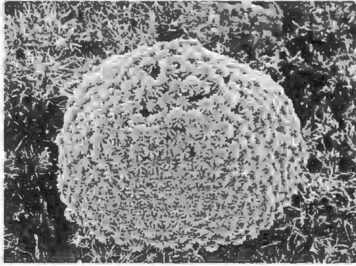
Dubautia laxa



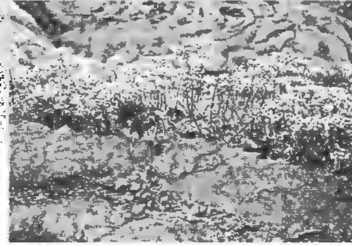


Argyroxiphium sandwicense





Dubautia waialealae



Dubautia scabra



Dubautia linearis

▲ Şekil 25.20 **Hawaii Adalarında görülen uyumsal dallanma.** Moleküler analizlere göre, şekilde görülen çok çeşitli bitkiler, atasal bir reçineli bitki türünden 5 milyon yıl önce Kuzey Amerika'da türemiştir. O zamandan beri bu bitkiler farklı habitatlara yayılmışlar ve farklı adaptasyonlar gösteren yeni türler oluşturmuşlardır.

KAVRAM **25.5**

Vücut biçimindeki temel değişiklikler gelişimle ilgili genlerin sekanslarındaki ve düzenlenmelerindeki değişikliklerden kaynaklanabilir

Fosil kayıtlar bizlere, yaşam tarihi boyunca gerçekleşmiş büyük değişikliklerin ne olduğunu ve ne zaman gerçekleştikleri hakkında bilgi vermektedir. Bunun yanında, plaka tektoniği, kitlesel yok oluş ve uyumsal dallanma gibi süreçlerin anlaşılması, değişikliklerin nasıl meydana geldiği konusunda bilgi vermektedir. Ayrıca, fosil kayıtlarda görülen değişikliklerin altında yatan nedenleri açıklayan esas biyolojik mekanizmaları da anlamaya çalışabiliriz. Bunun için, değişikliklerin altında yatan genetik mekanizmaları, özellikle de gelişimi etkileyen genleri dikkatle incelemeliyiz.

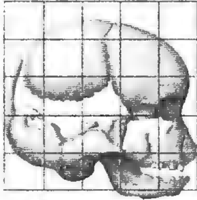
Gelişimle İlgili Genlerin Etkileri

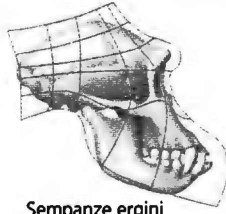
Bölüm 21'de okuduğunuz gibi, "evo-devo"-evrimsel biyoloji ve gelişim biyolojisi arasında ortaklaşa gerçekleştirilen araştırma- ne denli küçük genetik ayrılıkların bile türler arasında ne kadar büyük morfolojik değişiklikler oluşturabildiğini göstermektedir. Gelişimi kontrol eden genler, zigottan ergine gelişimi sırasında bir organizmanın formunda oran, zamanlama ve uzamsal değişiklik üzerinde etkilere sahiptir.

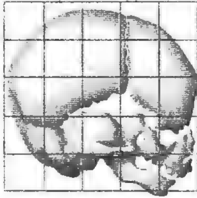
Oran ve Zamanlamadaki Değişiklikler

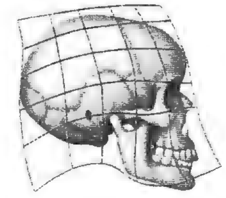
Çoğu çarpıcı evrimsel değişiklikler, **heterokroni**nin (Eski Yunancada *Hetero*, farklı, ve *chronos*, zaman) sonucudur; heterokroni, gelişimle ilgili olayların oranında ya da zamanlamasındaki bir evrimsel değişikliktir. Örneğin, bir organizmanın biçimi, kısmen, farklı vücut kısımlarının gelişim sırasındaki nispi büyüme oranlarına bağlıdır. Bu oranlardaki değişiklikler, insan ve şempanze kafataslarının karşılaştırmalı biçimlerinde







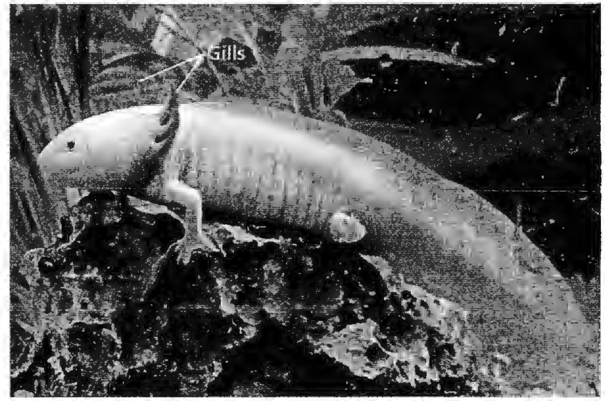




▲ **Şekil 25.21 Göreceli kafatası büyüme oranları.** İnsanın evrimsel soylarında, kafatasında diğer organlara göre çenenin büyümesini yavaşlatan mutasyonlar, başı şempanze yavrusunun başına benzeyen bir ergin oluşturmuştur.

görüldüğü gibi, ergin formda büyük değişikliklere neden olur (**Şekil 25.21**). Heterokroninin oluşturduğu çarpıcı evrimsel etkileri gösteren diğer örnekler, yarasanın kanatlarındaki iskeleti oluşturmak üzere parmak kemiklerinin büyüme oranının nasıl arttığı (bakınız **Şekil 22.15**) ve balinalarda bacak ve pelvik kemiklerin büyümesindeki yavaşlamanın indirgemeye nasıl yol açtığı ve bu hayvanlarda arka üyelerin nasıl ortadan kalktığıdır.

Heterokroni aynı zamanda, üreme ile ilgili olmayan organlara göre üreme organlarının gelişiminde zamanlamayı değiştirebilmektedir. Eğer üreme organlarının gelişimi diğer organlarınkine göre hızlı ise, bir türün eşeysel olarak olgunluğa erişmiş olan evresi, bir atasal türdeki jüvenil yapıları bünyesinde bulundurabilir. Bu durum ***paedomorfozis*** (Eski Yunanca'da *paedos*, çocuğa it, *morphosis*, oluşum) olarak bilinmektedir. Örneğin, semenderlerin çoğunda ergin hale gelmek için metamorfoza uğrayan sucul bir larval form bulunmaktadır. Ancak bazı türler, ergin formun büyüklüğüne ulaşıp cinsel olarak olgun hale gelirken, larval özellikler olan solungaç ve diğer yapıları bulundurmaya devam ederler (**Şekil 25.22**). Gelişim zamanlamasında görülen böylesi bir evrimsel değişiklik, genetik değişiklikler çok küçük olsa bile, atalarından çok farklı görünen hayvanların ortaya çıkmasına neden olabilmektedir.



▲ **Şekil 25.22 Paedomorfoz.** Bazı türlerin erginleri atalarında juvenil olan bazı özellikleri korurlar. Şekilde görülen sucul ve tam büyüklüğe ulaşan bu semender (*Ambystoma mexicanum*) solungaçlar dahil belirli larval (iribaş) özellikleri koruyarak eşeysel bakımdan olgunluğa ulaşırlar.

Son zamanlarda elde edilen kanıtlar, belki diğer genler de katkı yapmış olmasına karşın, tek bir lokustaki bir değişikliğin bir semenderde (*Ambystoma mexicanum*) paedomorfoz ortaya çıkarmak için yeterli olabileceğine işaret etmektedir.

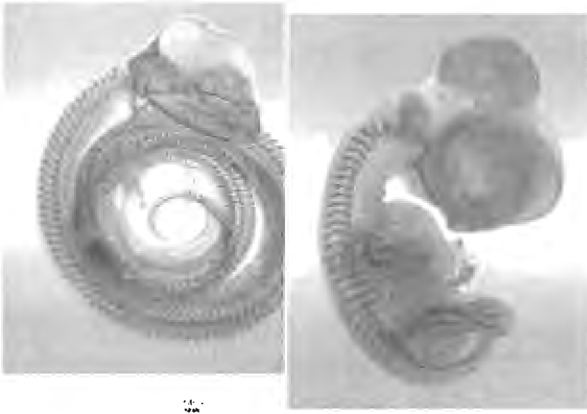
Uzamsal Örüntüdeki Değişiklikler

Önemli evrimsel değişiklikler, vücut kısımlarının organizasyonu ve yerleşimini kontrol eden genlerdeki değişikliklerden de kaynaklanabilmektedir. Örneğin, **homeotik genler** adı verilen temel düzenleyici genler (Bölüm 18 ve 21'de incelendi) bir kuşta bir çift kanadın ve bir çift bacağın nerede gelişeceği ya da bitkinin çiçek kısımlarının nasıl düzenleneceği gibi temel özelliklerin belirlenmesinde rol oynarlar.

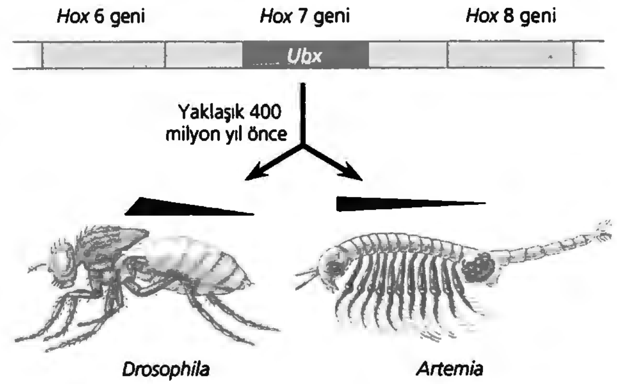
Hox genleri olarak adlandırılan bir homeotik gen sınıfının ürünleri, bir hayvan embriyosunda konumsal bilgi sağlamaktadır. Bu bilgi, hücrelerin belirli bir konum için uygun olan yapılara dönüşmelerini teşvik eder. *Hox* genlerindeki ya da ifade şekillerindeki değişikliklerin morfoloji üzeride çok büyük bir etkisi olabilmektedir. Örneğin, kabuklular arasında iki *Hox* geninin (*Ubx* ve *Scr*) ifade edildikleri yerde bir değişikliğin olması, yüzme ile ilgili bir üyenin beslenmeye ilgili bir üye haline dönüşmesinde rol oynamaktadır. İki *Hox* geninin (*HoxC6* ve *HoxC8*) ifadelerindeki değişikliklerin bacak oluşumunu engellediği yılanlarda da görülmektedir (**Şekil 25.23**). Benzer şekilde, bitki türleri karşılaştırıldığında, *Mads-box* genleri olarak bilinen homeotik genlerin ifadesindeki değişiklikler, çarpıcı biçimde farklılık gösteren çiçekler üretilmesine yol açabilir (bakınız Bölüm 35).

Gelişimin Evrimi

Şekil 25.4'deki Ediacara faunasına ait 565 milyon yıllık hayvan fosilleri, kompleks hayvanları üretmeye yetecek kadar sayıda olan bir gen takımının, Kambriyen patlamasından en az 30 milyon yıl önce ortaya çıkmış olduğu bilinmektedir. Eğer



▲ **Şekil 25.23** ***Hox* genlerinin ifade edilmesi ve üyelerin gelişimi.** *HoxC6* geninin ifade edildiği bölgeler (mor), bir yılan embriyosunun (solda) ve tavuk embriyosunun (sağda) gövdesindeki üyesiz bölgeler ile ilişki içerisindedir.



▲ **Şekil 25.24 Böcek vücut planının kökeni.** *Hox* geni *Ubx*'in ifade edilmesi, meyve sineklerinde (*Drosophila*) bacak oluşumunu baskılamış fakat *Artemia*'da baskılamamış ve böylece böcek vücut planının oluşmasına yardımcı olmuştur. Meyve sineği ve Artemia'daki Hox genleri, 400 milyon yıl önce birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Yeşil renkteki üçgen, farklı vücut bölgelerindeki Ubx ifadesinin göreceli miktarlarına işaret etmektedir.

böyle genler uzun süreden beri mevcutsa, Kambriyen patlamasından sonra ve sırasında çeşitlilikte görülen inanılmaz artışı nasıl açıklayabiliriz?

Doğal seçme yoluyla uyumsal evrim, bu soruya tek bir cevap sunmaktadır. Bu bölüm boyunca gördüğümüz protein kodlayan gen sekansları arasındaki farklılıklar seçilerek adaptasyonlar hızlı bir şekilde geliştirilebilmektedir. Buna ek olarak, gen duplikasyonları sonucu oluşan yeni genler, yeni metabolik ve yapısal fonksiyonlar kazanabilirler. Böylece, hem yeni hem de daha önce var olan genlerin uyumsal evrimleri, canlılardaki büyük çeşitliliği biçimlendirmede anahtar rol oynamış olabilir.

Önceki bölümdeki örnekler, gelişimle ilgili genlerin kritik bir rol oynamış olabileceğini ileri sürmektedir. Bir sonraki bölümde, gelişim ile ilgili genlerin nükleotid sekansları ya da düzenlenmelerindeki değişikliklerden yeni morfolojik formların nasıl doğacağını inceleyeceğiz.

Genlerdeki Değişiklikler

Gen duplikasyonları sonucunda ortaya çıkan gelişim ile ilgili yeni genler, yeni morfolojik formların ortaya çıkmasını kolaylaştırmıştır. Ancak böyle durumlarda başka genetik değişiklikler de meydana gelebildiğinden, geçmişteki genetik ve morfolojik değişiklikler arasındaki nedensel bağlantıları belirlemek zor olabilir.

Bu zorluğun üstesinden altı bacaklı böceklerin, altıdan daha fazla bacağı olan kabuklu atalardan geldiği ile ilgili gelişimsel değişiklikleri irdeleyen bir çalışma ile gelinmiştir. *Drosophila* gibi böceklerde, *Ubx* geni abdomende ifade edilirken, *Artemia* gibi kabuklularda vücudun ana gövdesinde ifade edilir (**Şekil 25.24**). *Ubx* geni ifade edildiğinde, böceklerde bacak oluşumunu baskılarken, kabuklularda baskılamaz. Bu genin nasıl çalıştığını araştırmak için araştırıcılar *Drosophila* ve *Artemia*'dan *Ubx* genini klonlamıştır. Araştırmacılar, daha sonra, meyve sineği embriyolarını ya *Drosophila Ubx* genini ya da *Artemia Ubx* genini ifade etmeleri için genetiksel olarak değiştirmişlerdir. *Drosophila* geni, beklendiği üzere, embriyolardaki bacakların %100'ünü baskılarken, *Artemia* geni yalnızca %15'ini baskılamıştır.

Araştırmacılar daha sonra kabuklularda bulunan *Ubx* geninin böceklerdeki *Ubx* genine evrimsel olarak dönüşümü ile ilgili anahtar basamakları çözmeye çalışmaktadır. Amaçları, *Artemia*'daki *Ubx* geninin bacak oluşumunu engelleyen mutasyonlarını tespit ederek, kabuklulardaki *Ubx* geninin daha çok böceklerdeki *Ubx* geni gibi davranmasını sağlamaktır. Bunu yapabilmek için, *Drosophila Ubx* genlerinin bilinen segmentlerini ve *Artemia* genlerinin bilinen segmentlerini içeren bir seri hibrid *Ubx* geni oluşturmuşlardır. Bu genleri *Drosophila* embriyolarına enjekte ederek ve bacak oluşumu üzerindeki etkilerini gözlemleyerek araştırmacılar böceklerdeki fazladan bacak gelişimi üzerindeki baskılayıcı etkiye sahip amino asit düzenindeki değişiklikleri anlayabilmişlerdir. Böylece bu çalışma, gelişim ile ilgili bir genin nükleotid sekansındaki belirli bir değişiklikle büyük bir evrimsel değişiklik (yani altı bacaklı böcek vücut planının ortaya çıkması) arasındaki bağlantıya kanıt sağlamıştır.

Gen Regülasyonundaki Değişiklikler

Nükleotid sekansındaki veya gelişim ile genlerin düzenlenmesindeki değişiklikler, organizmaya zarar veren morfolojik değişiklikler şeklinde sonuçlanabilmektedir (bakınız Bölüm 18). Dahası, bir genin nükleotidindeki bir değişiklik, gen nerede ifade edilirse edilsin fonksiyonunu etkileyebilmektedir. Buna zıt olarak, gen ifadesinin düzenlenmesinde görülen değişiklikler tek bir hücre tipi ile sınırlı kalabilmektedir (bakınız Bölüm 18). Bu nedenle, gelişim ile ilgili bir genin düzenlenmesindeki bir değişiklik, bir genin sekansında görülebilecek bir değişiklikten daha zarar verici yan etkilere neden olabilmektedir. Bu durum, araştırmacıları, organizmaların formlarındaki değişikliklerin, gelişimle ilgili genlerin sekanslarındaki değil, bu genlerinin düzenlenmesini etkileyen mutasyonlar ile gerçekleştiğini önermeye teşvik etmiştir.

Bu fikir, üç dikenli dikence balığı gibi pek çok tür üzerinde gerçekleştirilen çalışmalar ile desteklenmiştir. Bu balık türü, açık okyanusta ve sığ kıyı sularında yaşamaktadır. Batı Kanada'da 12.000 yıl önce kıyı şeritlerinin geri çekilmesi sonucunda oluşmuş olan göllerde de yaşamaktadırlar. Deniz-

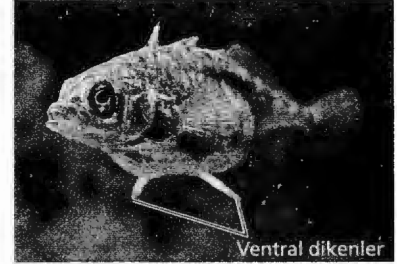
lerde yaşayan dikence balıklarının ventral yüzeyinde avcılardan korunmalarını sağlayan bir çift diken bulunmaktadır. Bu dikenler, avcı balıkların bulunmadığı ve düşük kalsiyum seviyelerine sahip olan göllerde yaşayan dikence balıklarında bulunmamaktadır. Dikenlerin avcıların yokluğunda avantaj sağlamamaları nedeniyle kaybolmuş olduğu ve sınırlı kalsiyum seviyelerinin diken oluşturmak dışında başka nedenlerle kullanılması için gerekli olduğu düşünülmektedir.

Genetik düzeyde, *Pitx1* isimli gelişim ile ilgili genin dikence balığının ventral tarafında diken sahibi olup olmamasını belirlediği bilinmektedir. Bazı göl populasyonlarında dikenlerin indirgenmesi, *Pitx1* genindeki değişiklikler nedeniyle mi, yoksa genin ifade edilmesindeki değişiklikler nedeniyle mi gerçekleşmiştir (**Şekil 25.25**)? Araştırma sonuçları, genin DNA sekansının değil, genin ifade edilmesinin düzenlenmesinde değişiklik olduğuna işaret etmektedir. Bunun yanında,

▼ Şekil 25.25 SORGULAMA

Göllerde yaşayan dikence balıklarında dikenlerin kaybolmasının nedeni nedir?

DENEY Üç dikenli dikence balığının (*Gasterosteus aculeatus*) denizel populasyonda ventral yüzeyde bir seri koruyucu diken bulunmaktadır. Ancak bu dikenler bu balığın bazı göl populasyonlarında ya kaybolmuş, ya da indirgenmiştir. Stanford Üniversite'sinde çalışan Michael Shapiro, David Kingsley ve meslektaşları genetik çaprazlamalar yaparak diken büyüklüğündeki indirgenmenin büyük kısmının gelişim ile ilgili bir gen olan *Pitx 1* geninin etkisi sonucu olduğu belirlenmiştir. Araştırmacılar bu morfolojik farklılığa neden olan *Pitx1* geninin buna nasıl neden olduğu ile ilgili iki hipotez test etmiştir:



Üç dikenli dikence balığı (*Gasterosteus aculeatus*)

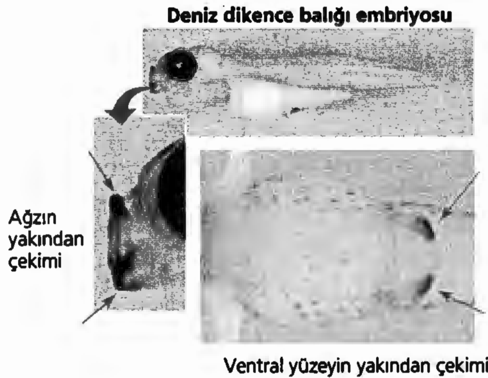
Hipotez A: *Pitx1* geninin DNA sekansındaki bir değişiklik göl populasyonunda dikenlerin indirgenmesine neden olmuştur. Bu fikri test etmek için, ekip denizel ve göl populasyonlarında *Pitx1* genini kodlayan sekansları karşılaştırmak için DNA sekanslarını kullanmıştır.

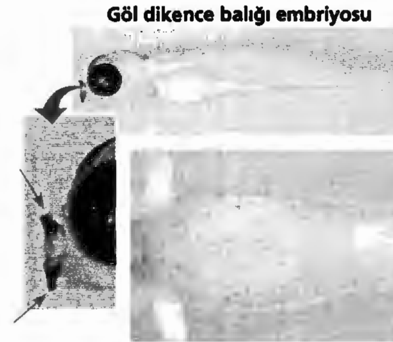
Hipotez B: *Pitx1* geninin düzenlenmesindeki bir değişiklik diken oluşumunu indirgemiştir. Bu fikrin test edilmesi için, araştırmacılar gelişmekte olan embriyoda *Pitx1* geninin nerede geliştiğini görüntülemişlerdir. Balıkta *Pitx1* mRNA'sını belirlemek için *Pitx1* DNA'sını bir prob gibi kullanarak tüm vücutta in situ hibridizasyon deneyleri uygulamışlardır.

BULGULAR

Hipotez A'nın Test Edilmesi: Denizel ve göl dikence balıklarında *Pitx1* geninin kodlayıcı sekansları arasında farklılıklar var mı? **Sonuç: Hayır** → Denizel ve göl dikence balığı populasyonlarında, *Pitx1* proteininin 283 amino asidi birbirinin aynıdır.

Hipotez B'nin Test Edilmesi: *Pitx1* geninin ifadesinin düzenlenmesinde herhangi bir değişiklik var mıdır? **Sonuç: Hayır** → Kırmız oklar (→) Pitx1 geninin ifade edildiği bölgeleri göstermektedir. Pitx1, gelişmekte olan denizel dikence balığında ventral diken ve ağız bölgesinde ifade edilirken, gelişmekte olan göl dikence balığında yalnızca ağız bölgesinde ifade edilmektedir.





SONUÇ Dikence balıklarının göl populasyonlarında ventral dikenlerin kaybolması veya indirgenmesi *Pitx1* gen sekanslarında görülen bir değişiklik sonucu değil, bu genin ifadesinin düzenlenmesinde görülen bir değişiklik sonucu gerçekleşmiştir.

KAYNAK M. D. Shapiro et al., Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in three-spine sticklebacks, *Nature* 428:717–723 (2004).

EĞER ÖYLE İSE? Araştırmacıları, *Pitx1* geninin kodlayıcı sekansındaki bir değişikliğin, gen ifadesinin düzenlenmesindeki bir değişiklikten daha önemli olduğu sonucuna götürecek bir grup bulgu tanımlayınız.

göl dikence balığının diken oluşumuyla ilgili olmayan dokularda (örneğin, ağız) *Pitx1* geni ifade edilmektedir. Bu durum, gelişim ile ilgili genlerdeki değişikliklerin vücudun bazı kısımlarında morfolojik değişikliklere neden olduğunu göstermektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 25.5

1. Heterokroni, farklı vücut biçimlerinin evrimine nasıl yol açabilir?
2. *Hox* genleri, yeni morfolojik formların evriminde niçin büyük rol oynamıştır?
3. **BAĞLANTI KUR** Morfolojideki değişiklikler çoğunlukla gen ifadesindeki değişiklikler sonucu gerçekleşmektedir. Kodlanmayan DNA'nın doğal seçilim tarafından etkilenip etkilenmediğini tartışınız. Kavram 18.3'deki (ss. 364-366) kodlanmayan DNA ve gen ifadesinin düzenlenmesi konusunu gözden geçiriniz.

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 25.6

Evrim, amaca yönelik değildir

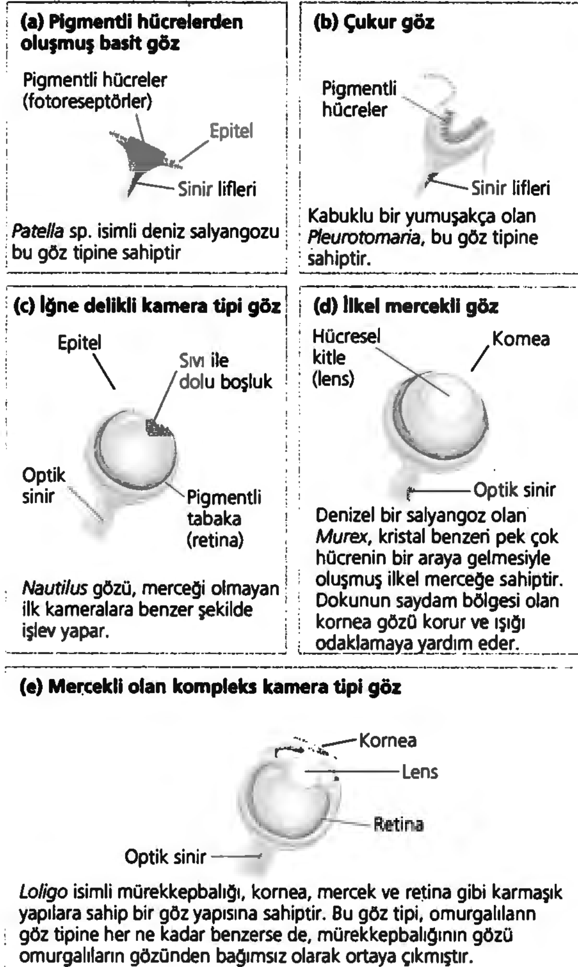
Makroevrim ile ilgili yaptığımız çalışmalar, bizlere evrimin nasıl çalıştığı ile ilgili neler anlatıyor? Edindiğimiz bir bilgi, yaşam tarihi boyunca yeni türlerin ortaya çıkmasının hem Bölüm 24'te bahsedilen tabandan yukarıya doğru ilerleyen faktörler (populasyonlarda işleyen doğal seçilim gibi), hem de bu bölümde tanımlanmış olan tepeden aşağıya doğru ilerleyen faktörler (yerküre boyunca türleşmeyi teşvik eden kıtaların kayması olayı gibi) tarafından etkilenir. Ayrıca, Nobel Ödüllü genetikçi François Jacob'un da dediği gibi, evrim eski formların birazcık değişmesiyle yeni formların oluşması sürecidir. İlk memelileri ya da böceklerin altı bacaklı vücut planını oluşturan büyük değişiklikler bile, daha önce var olan yapıların veya gelişim ile ilgili genlerin değişikliğe uğraması sonucunda oluşmaktadır. Bölüm 22'de tanımlandığı üzere, zaman içerisinde, böylesi bir değişim mekanizmasının doğal yaşam üzerinde üç önemli etkisi olmuştur: organizmaların çevrelerine uyum sağlayarak yaşamak için gösterdikleri yollar; canlıların paylaştıkları pek çok özellik ve yaşamın zengin çeşitliliği.

Evrimsel Yenilikler

François Jacob'un evrim ile ilgili görüşleri, Darwin'in değişikliğe uğramış soy kavramını anımsatmaktadır. Yeni türler oluştuğunda, yeni ve kompleks yapılar, atasal yapıların gittikçe değişimiyle ortaya çıkabilmektedir. Çoğu durumda, karmaşık yapılar, aynı işlevi gösteren temel yapılardan ortaya çıkmıştır. Örneğin, görüntü oluşturup beyne aktaran çok sayıda parçanın birlikte çalıştığı karmaşık bir organ olan insan gözünü düşünün. İnsan gözü dereceli bir ilerleyiş sonucu nasıl evrimleşebilmiştir? Bazılarına göre, bir göz işlev gösterebilmek için bütün kısımlarına ihtiyaç duyuyorsa, o zaman kısmi bir gözün atalarımızda da hiçbir işlevi olmamış olmalıdır.

Darwin'in kendisi tarafından bu tartışmanın hatalı olduğu ile ilgili öne sürdüğü görüşe göre, hata, yalnızca karmaşık yapıdaki gözlerin yararlı olduğunu düşünmemizdir. Aslına bakılırsa, pek çok hayvan bizim sahip olduğumuz göz yapısında göre çok daha az karmaşık gözlere sahiptir (**Şekil 25.26**). Bildiğimiz en basit gözler, ışığa duyarlı fotoreseptörler taşıyan gözlerdir. Bu basit gözlerin tek bir evrimsel kökeni olduğu ve denizminaresi dahil, pek çok hayvanda bulunduğu bilinmektedir. Böylesi gözlerin odaklama gibi bir özellikleri yoktur; ancak hayvanın karanlıkla aydınlığı ayırt etmesine yardımcı olmaktadır. Denizminareleri, yenme risklerini ortadan kaldıran bir adaptasyon olarak, üzerlerine gölge düştüğünde kayalara daha sıkı bir şekilde tutunurlar. Bu deniz salyangozlarının uzun bir evrimsel geçmişleri olduğundan, sahip oldukları "basit" gözler onların hayatta kalmalarını desteklemeye yeterlidir.

▼ Şekil 25.26 Yumuşakçalar arasında görülen farklı karmaşıklıktaki göz tipleri



Hayvanlar aleminde kompleks gözler böylesi basit yapılardan pek çok kez bağımsız olarak evrimleşmiştir. Mürekkepbalığı ve ahtapot gibi bazı yumuşakçalar, insanlar ve diğer omurgalılar kadar kompleks bir göz yapısında sahiptirler (bakınız Şekil 25.26). Yumuşakçaların gözleri omurgalılardakinden bağımsız olarak evrimleşmiş olsa da, her iki göz tipi de ortak atalarında mevcut olan fotoreseptör hücre kümelerinden türemiştir. Her iki durumda da, karmaşık göz yapısı, bu göz yapısına sahip olan organizmanın her evrede yararlandığı bir seri ilerleme evresinden geçmiştir. Bu bağımsız evrimleri ile ilgili kanıtlar, yapılarında da görülebilir: Omurgalı gözlerinde, ışığı retinanın arka tarafında bulunan tabaka algılar ve sinir impulslarını öne doğru iletirken, yumuşakça gözleri bunun tam tersini yapar.

Evrimsel geçmişleri boyunca, gözler en basit görme işlevini korumuşlardır. Ancak, daha önce belirli bir rol oynayan bir yapı, dereceli olarak başka bir rol üstlendiğinde de evrimsel yenilikler ortaya çıkabilmektedir. Örneğin, cynodontlar ilkin memelilerin ortaya çıkmasına ön ayak olduklarında, çene eklemini oluşturan daha önceki kemikler (artiküler ve kuadrat; bakınız Şekil 25.26) memelilerde kulağın içerisinde konumlanarak yeni bir işlev kazanmışlardır: sesin iletilmesi (bakınız Bölüm 34). Tek bir işlevi gerçekleştirmek üzere ortaya çıkmış olan yapıların, zaman içerisinde başka bir işlevi yapmak üzere atanmaları bazen *eksaptasyon* olarak adlandırılır; eksaptasyon, orijinal yapının uyumsal orijininin farklı olduğuna işaret eder. Unutulmamalıdır ki, eksaptasyon kavramı, bir yapının gelecekteki kullanımı düşünülerek evrimleştiği anlamına gelmemektedir. Doğal seçme, geleceği önceden kestiremez; ancak bir yapıyı mevcut durumundan daha gelişmiş hale getirebilir. Yeni çene eklemi ve ilkin memelilerin kulak kemikleri gibi kazanılan yeni özellikler, her biri organizmanın mevcut durumunda işleve sahip olan birtakım ara evrelerin geçirilmesiyle, dereceli bir şekilde ortaya çıkabilir.

Evrimsel Eğilimler

Makroevrimin örüntülerinden başka ne öğrenebiliriz? Fosil kayıtlarda gözlemlenen evrimsel eğilimleri bir düşünün. Örneğin, bazı evrimsel soylar daha büyük veya daha küçük vücut büyüklüğü sergileme eğilimindedir. Buna bir örnek olarak, günümüzdeki atın (*Equus* cinsi) 55 milyon yıl yaşındaki *Hyracotherium*'dan evrimleşmesi verilebilir (**Şekil 25.27**). Yaklaşık olarak büyük bir köpek boyutunda olan *Hyracotherium*'u ön ayağında dört parmak, arka ayağında üç parmak mevcuttu; çalı ve ağaçlar üzerinden beslenmeye uyum sağlamış dişleri bulunmaktaydı. Buna karşılık, günümüz atları daha büyüktür ve her bir ayakta bir parmakları bulunur ve dişleri çimenleri otlamaya uyum yapmak üzere değişikliğe uğramıştır.

Fosil kayıtlardan tek bir evrimsel ilerlemeyi seçip çıkarmak yanlış sonuçlar elde edilmesine neden olabilir, ancak bu aynı zamanda, dallarını takip ederek aynı nokta boyunca büyümekte olan bir çalıyı takip etmek gibidir. Örneğin, mevcut fosillerden belirli türleri seçerek *Hyracotherium*'dan günümüz atına kadar gerçekleşmiş süksesyon boyunca ara formları düzenlemek mümkündür (Şekil 25.27'de sarı renkli kısımları takip ediniz). Ancak, bugüne kadar bildiğimiz tüm fosil atları dikkate alacak olursak, bu mevcut eğilim ortadan kalkar. *Equus* cinsi, düz bir çizgi boyunca evrimleşmemiştir. Bir çalı gibi dallanmış olan evrimsel ağaçta, hayatta kalmış bir dal gibidir. *Equus* cinsi, hepsi tek toynaklı ve çimlerde otlayan bir ata doğru ilerleyen uyumsal dallanmalar sonucu değil, pek çok uyumsal dallanma basamağı içeren türleşme olayları sonucu ortaya çıkmıştır. Oysa, filogenetik analizlerin sonuçlarına göre otlayanlar dahil tüm soylar *Parahippus* ile yakın akrabadırlar; şu anda hepsi yok olmuş olan diğer at soyları, 35 milyon yıl boyunca çok toynaklı ve gezici atlar olarak kalmıştır.

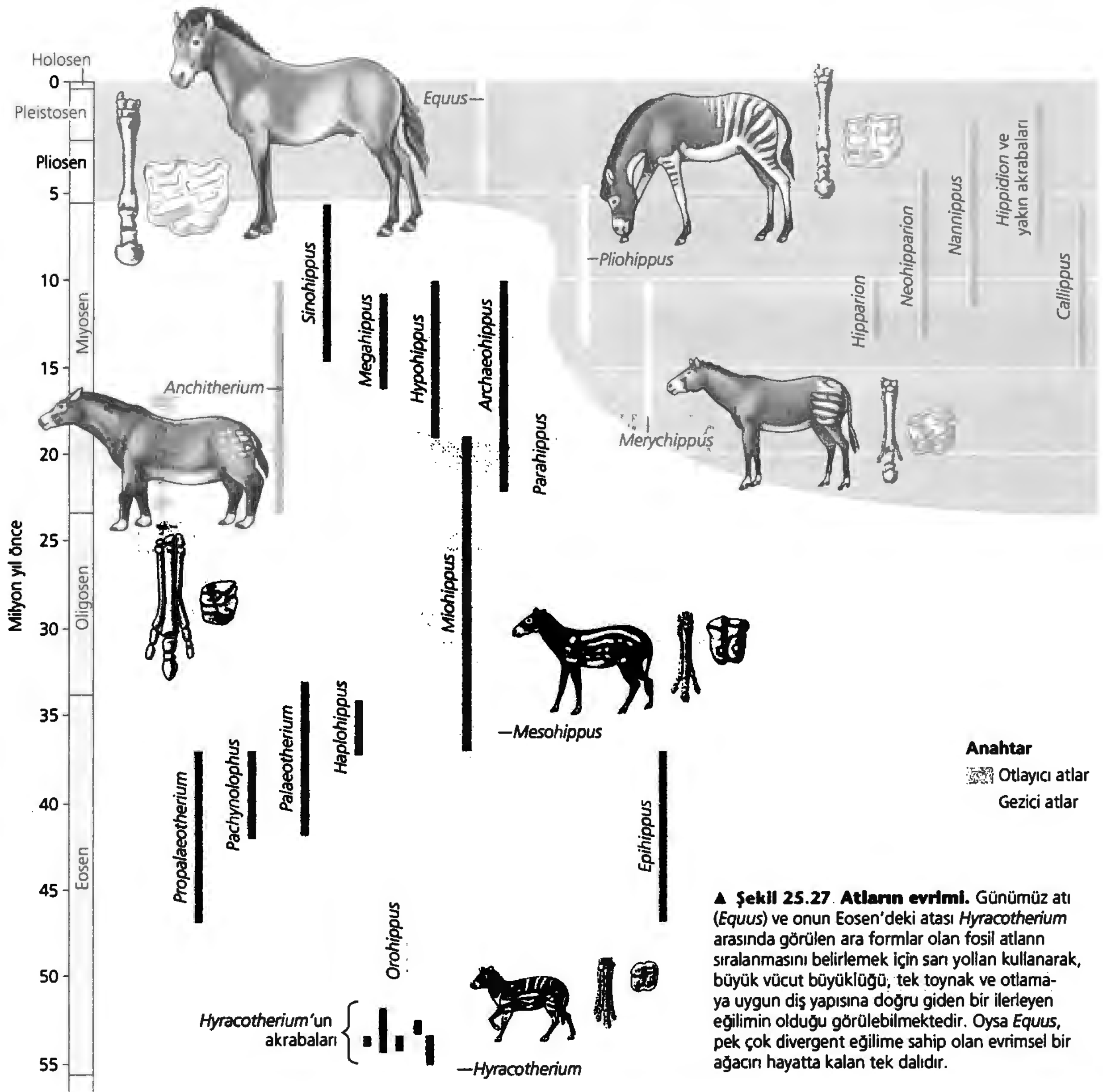
Dallanan evrim, bazı türler eğilime karşı gelseler de, gerçek bir evrimsel eğilim şeklinde sonlanabilmektedir. Johns Hopkins Üniversite'sinden Steven Stanley'nin uzun vadeli eğilimler üzerine ileri sürdüğü bir model, türleri bireyler ile analog olarak ele almaktadır: Türleşme doğumlarını, yok olma ölümlerini ve onlardan yeni türeyen türler de yavruları temsil etmektedir. Bu modele göre bireylerden oluşan populasyonlar nasıl doğal seçilime uğruyorsa, türler de *tür seçilimi* geçirirler. En dayanıklı ve en fazla yeni yavru türleri meydana getiren türler, temel evrimsel eğilimin yönünü belirlemektedir. Türlerin seçilim modeli "diferansiyel türleşme başarısının", diferansiyel üreme başarısını mikroevrimde oynadığı rol gibi, makroevrimde rol oynadığı belirlenmiştir. Evrimsel eğilimler, doğal seçilim sonucunda meydana gelebilmektedir. Örneğin, atın ataları, Senozoik'in ortalarında yayılmış olan otlakları istila ettikleri zaman, hızlı koşmak suretiyle avcılarından kaçabilen otlayanlar için kuvvetli bir seçilim gerçekleşmiştir. Bu eğilimin açık otlaklar olmadan gerçekleşmesi mümkün değildi.

Nedeni ne olursa olsun, evrimsel bir eğilim belirli bir fenotipe doğru bazı iç yönelimlerin olduğu anlamına gelmez. Evrim, organizmalar ve mevcut çevreleri arasındaki etkileşimlerin bir sonucudur; eğer çevre koşulları değişirse, evrimsel bir eğilim ortadan kalkabilir ya da eski haline geri dönüp değişebilir. Organizmalar ve çevreleri arasında devam eden bu etkileşimlerin kümülatif etkileri çok büyüktür: Bu etkiler de Darwin'in "en güzel sonsuz formlar" olarak adlandırdığı yaşamın çeşitliliği ortaya çıkarmıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 25.6

1. Darwin'in modifikasyonlu soylar kavramı omurgalı gözü gibi karmaşık yapıların evrimini nasıl açıklamıştır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** *Myxomoa* virüsü daha önce bu virüs ile hiç karşılaşmamış Batı Avrupalı tavşan populasyonların %99.8'ini öldürmektedir. Virüs, sivrisinekler aracılığıyla canlı tavşanlara bulaşmaktadır. Bir tavşan populasyonunun virüsle ilk karşılaşmasının ardından olabilecek evrimsel bir eğilimi açıklayınız.

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 25.27 Atların evrimi.** Günümüz atı (*Equus*) ve onun Eosen'deki atası *Hyracotherium* arasında görülen ara formlar olan fosil atların sıralanmasını belirlemek için sarı yolları kullanarak, büyük vücut büyüklüğü, tek toynak ve otlamaya uygun diş yapısına doğru giden bir ilerleyen eğilimin olduğu görülebilmektedir. Oysa *Equus*, pek çok divergent eğilime sahip olan evrimsel bir ağacın hayatta kalan tek dalıdır.

25 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 25.1

İlkin Dünya'daki koşullar canlılığın ortaya çıkmasını olası kıldı (ss. 507-510)

- Dünya 4.6 milyon yıl önce oluşmuştur. İlkin atmosfer koşullarının simülasyonunu sağlayan deneyler inorganik öncüllerden organik maddeler üretmişlerdir. Amino asitler, lipidler, şekerler ve nitrojenli bazlar meteoritlerde de bulunmuştur.
- Amino asitler ve RNA nükleotidleri sıcak kum, kil veya kaya üzerine düştüklerinde polimerize olurlar. Organik bileşikler, kendiliğinden biraraya gelerek protohücreleri oluşturabilir; **proto hücreler**, zarla çevrelenmiş yağ damlacıkları olup bazı hücre özelliklerine sahiptir.
- İlk genetik materyalin, polipeptid sentezine yardımcı olabilen ve kendi kendini replike edebilen kısa RNA parçaları olabileceği düşünülmektedir. Bu özellikte RNA içeren ilkin protohücrelerin doğal seleksiyon ile artmış olabileceği belirtilmiştir.

? *Montmorillonit çamuru ve veziküllerin yaşamın kökeni üzerinde oynadıkları rolleri belirtiniz.*

KAVRAM 25.2

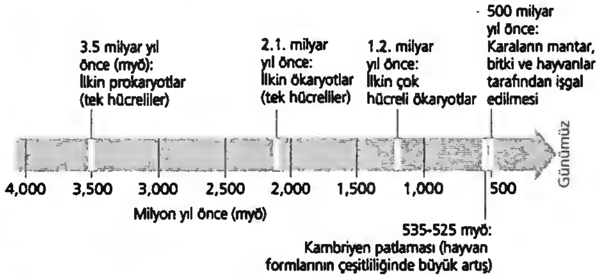
Fosil kayıtlar yaşamın tarihini belgeler (ss. 510-514)

- Çoğunlukla sedimenter kayaçlarda bulunan fosil kayıtlar zaman içerisinde farklı organizma gruplarının ortaya çıkış veya yok oluşunu belgelemektedir.
- Sedimenter tabakalar fosillerin göreceli yaşlarının açığa çıkmasını sağlamıştır. Fosillerin doğru bir şekilde yaş tespitlerinin yapılması için radyometrik tarihlendirme ve başka yöntemler kullanılmaktadır.
- Fosil kayıtları, daha önce var olan organizmalardan dereceli modifikasyon ile yeni organizma gruplarının nasıl ortaya çıktığını göstermektedir.

? *Eski fosillerin gerçek yaşlarının tahmini ile ilgili karşılaşılabilecek en büyük sorunlar nelerdir? Böylesi zorlukların üstesinden nasıl gelinebileceğini açıklayınız.*

KAVRAM 25.3

Yaşamın tarihindeki anahtar olaylar arasında birhücreli ve çok hücreli organizmaların ortaya çıkması ile karaya yerleşme yer alır (ss.514-519)



? *Kambriyen Patlaması nedir ve neden önemlidir?*

KAVRAM 25.4

Organizma gruplarının yükseliş ve düşüşleri, türleşme ve ortadan kalkma oranlarındaki farklılıkları yansıtır(ss.519-524)

- **Plaka tektoniğinde** kıta plakaları zaman içinde dereceli olarak hareket etmesi ve Dünya'nın fiziksek coğrafyası ve ikliminin değişmesine neden olmaktadır.
- Evrimsel tarih, yaşamın tarihini değiştirmiş olan beş büyük **kitlesel yok olma** olayını vurgulamaktadır. Bu yok oluşların bazıları kıtaların konumu, volkanik aktivite veya meteorit veya kuyrukluyıldızların yaptığı etkiler tarafından meydana gelmiştir.
- Yaşamın çeşitliliğindeki büyük artışlar, kitlesel yok oluşların hemen ardından gerçekleşen adaptif yayılımlar sonucu gerçekleşmiştir. **Uyumsal yayılımlar**, temel evrimsel yeniliklere sahip veya diğer organizmalarla aralarında çok az rekabet olan yeni bölgelere yerleşen organizma gruplarında da gerçekleşmiştir.

? *Fosil kayıtlarda görülen önemli evrimsel değişiklikler, türleşme ve yok oluş olaylarının kümülatif etkileri sonucu nasıl meydana geldiğini açıklayınız.*

KAVRAM 25.5

Vücut biçimindeki temel değişiklikler gelişimle ilgili genlerin sekanslarındaki ve düzenlenmelerindeki değişikliklerden kaynaklanabilir (ss.525-529)

- Gelişim ile ilgili genler, bir organizma ergin forma dönüşürken meydana gelen oranı, zamanlama, uzamsal örüntülerdeki değişiklikler türler arasındaki morfolojik farklılığı etkilemektedir.
- Yeni formların evrimi, gelişim ile ilgili genlerin nükleotid sekansları veya düzenlenmesindeki değişiklikler sonucu gerçekleşebilmektedir.

? *Tek bir gendeki veya bir DNA bölgesindeki değişiklikler yeni bir organizma grubunun ortaya çıkmasında neden olur.*

KAVRAM 25.6

Evrim, amaca yönelik değildir (ss.529-531)

- Yeni ve kompleks biyolojik yapılar, bu yapılara sahip olan her bir organizmanın yararlandığı, ilerleyen bir seri modifikasyonu sonucu evrimleşebilmektedir.
- Evrimsel eğilimler, değişen bir çevrede doğal seleksiyon veya tür seçilimi gibi faktörler tarafından meydana gelmektedir. Evrimin tüm yönleri gibi, evrimsel eğilimler organizmalar ve mevcut çevre arasındaki etkileşimlerin sonucu oluşmaktadır.

? *"Evrim amaca yönelik değildir" kavramını açıklayınız.*

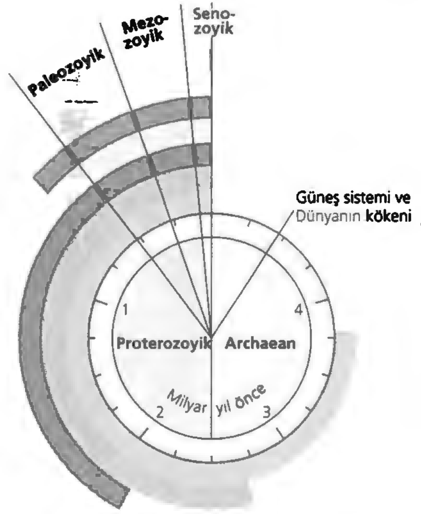
KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Fosilleşmiş stromalitler,
   a. Hepsi en az 2.7 milyon yıl yaşındadır.
   b. Derin deniz çukurlarının etrafında oluşmuşlardır.
   c. Bugün bazı sıcak, sığ, tuzlu koylarda bulunan bakteriyel komünitelerin oluşturduğu yapıları andırmaktadırlar.
   d. Bitkilerin, funguslar ile olan işbirliği sayesinde 500 milyon yıl önce karalara geçtiğine dair kanıt sunmaktadır.
   e. 2.1 milyar yaşındaki tartışmasız ilk ökaryot fosilini içermektedir.
2. Oksijen devrimi dünyanın çevre koşullarını ciddi bir şekilde değiştirmiştir. Aşağıdakilerden hangisi okyanus ve atmosferde bulunan serbest oksijenin avantajından yararlanabilmiştir?
   a. Organik moleküllerden enerji alabilmek için oksijeni kullanan hücresel solunumun evrimi
   b. Bazı hayvan gruplarının anaerobik habitatlarda gösterdiği dayanıklılık
   c. İlkin algleri oksijenin yıkıcı etkilerinden koruyan fotosentetik pigmentlerin evrimi
   d. Protistlerin fotosentetik siyanobakteriler ile olan birliklerinden sonra kloroplastın evrimi
   e. Çok hücreli ökaryotik kolonilerin prokaryot kolonilerinden evrimi
3. Aşağıdaki hangisi, Hindistan'da bulunan hayvan ve bitkilerin hemen yanı başındaki Güneybatı Asya'da bulunan türlerden çok büyük oranda farklılık göstermesini sağlayan en temel faktörlerdendir?
   a. Türler konvergent evrim sonucu ayrılmışlardır.
   b. İki bölgenin iklimleri birbirine benzerdir.
   c. Hindistan, Asya'nın geri kalan kısmından ayrılmak üzeredir.
   d. Hindistan'daki yaşam, çok eskiden meydana gelmiş volkanik patlamalarla silinip yok olmuştur.
   e. Hindistan 45 milyon yıl önce ayrı bir kıta idi.
4. Uyumsal yayılımlar, aşağıdaki faktörlerden dört tanesinin doğrudan sonucu olarak meydana gelmiştir. Hangisi bu faktörlerden değildir?
   a. Boş durumda olup doldurulmaya elverişli nişler
   b. Genetik sürüklenme
   c. Uygun bir habitat ve birkaç rekabet edici tür içeren izole olmuş bir bölgenin işgal edilmesi
   d. Evrimsel yenilikler
   e. Başka bir grubun yiyecek olarak kullandığı bir organizma grubundaki (örneğin bitkiler) uyumsal dallanma
5. Aşağıdaki basamaklardan hangisi, yaşamın tarihin üzerinde çalışmalar yürüten bilim insanları tarafından *başarılamamıştır?*
   a. Ribozomlar tarafından küçük RNA polimerlerinin sentezi.

b. Polipeptidlerin abiyotik yoldan sentezi.
c. Seçici geçirgen zarlar ile moleküler kümelerin oluşturulması.
d. Amino asitlerin polimerizasyonu için DNA kullanan protohücrelerin oluşturulması.
e. Organik moleküllerin abiyotik olarak sentezlenmesi.

6. **ÇİZİNİZ** Aşağıdaki işaretlenmemiş saat diyagramını kullanarak, bu bölümde anlatılmış olan yaşamın tarihi boyunca gerçekleşmiş olan olaylar dizisini belirtiniz. Bunu yaparken size yardımcı olacak Kambriyen patlaması, memelilerin ortaya çıkışı, Permiyen ve Kretase döneminde gerçekleşmiş olan patlamalar gibi diğer önemli olayları belirten etiketler ekleyin.



DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

7. Belirli bir *Hox* geninin bir omurgalı bacağının daha arka kısmı yerine ucunda ifade edilmesi, tetrapodlarda bacağın evrimini olası kılmıştır. Böylesi bir değişiklik aşağıdakilerden hangisine örnektir?
   a. Çevrenin gelişim üzerine etkisi.
   b. Paedomorfozis.
   c. Gelişim ile ilgili bir gendeki bir değişim veya bu genin düzenlenmesinde meydana gelmiş olan bir değişikliğin vücut kısımlarının uzamsal organizasyonunu değiştirmiş olması.
   d. Heterokroni.
   e. Gen duplikasyonu.

8. Hava kesesi, balıkların su içerisinde batmadan kalmasını sağlamaya yardım eden gaz ile dolu bir kesedir. Atasal bir balıktaki akciğerlerden bu hava keselerinin evrimi, aşağıdakilerden hangisine bir örnektir?
   a. Evrimsel bir eğilime.
   b. Eksaptasyona.
   c. *Hox* geninin ifade edilmesindeki değişikliklere.
   d. Paedomorfozise.
   e. Uyumsal dallanmaya.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

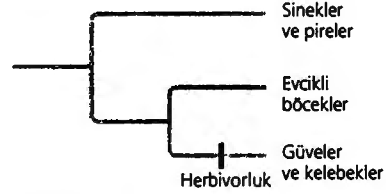
9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Gen akışı, genetik sürüklenme ve doğal seçilim olaylarının makroevrimi nasıl etkilediğini açıklayınız.

10. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Herbivorluk, büyük olasılıkla böceklerde esas olarak et yiyen ya da ölü organik maddeleri (detritus) yiyen atalarından birkaç kez ortaya çıkmıştır. Örneğin kelebekler ve güveler, bitkilerle beslenirken "kardeş grubu" olan evcikli böcekler, hayvanlar, fungus veya detritus üzerinden beslenirler. Aşağıdaki filogenetik ağaçta gösterildiği gibi, güve/ kelebek ve evcikli böcek grubu, sinekler ve pireler ile ortak bir atayı paylaşırlar. Evcikli böcekler gibi, sinek ve pirelerin de bitkiyle beslenmeyen bir atadan evrimleşmiş olduğu düşünülmektedir.

Güve ve kelebeklerden 140.000 tür, evcikli böceklerden ise 7.000 tür bulunmaktadır. Herbivorluğun, böceklerde oluşturduğu uyumsal dallanma üzerine etkisi üzerine bir hipotez oluşturun. Bu hipotez nasıl test edilebilir?



11. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

Uzmanlar, insan aktivitesinin her yıl yüzlerce türü yok ettiğini tahmin etmektedirler. Bunun aksine, yok olma olaylarının normal oranın her yıl başına birkaç tür olduğu düşünülmektedir. İnsan aktivitesi küresel ısınma üzerinde özellikle tropikal yağmur ormanlarının hasara uğratılması ve dünyanın iklimindeki değişiklikler gibi küresel çevre üzerinde değişiklikler oluşturmaya devam ederse, Kretase evresinin son zamanlarında görülen yok oluş olayına rakip bir yok olma dalgası gelebilecektir. Yaşamın beş büyük kitlesel yok oluş olayı yaşadığını düşünecek olursak, insanların altıncı bir kitlesel yok olma olayına neden olacak olmamız konusunda endişelenmeli miyiz? Böylesi bir yok olma olayı, diğerlerinden ne kadar farklı olacaktır? Sonuçları nasıl olacaktır?

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Yapı ve İşlev Yapının biyolojik hiyerarşi seviyelerinin tümünde, fonksiyon ile bütünleşmesiyle ilgili pek çok örnek gördünüz. Ancak, doğadaki birtakım şekillerden daha iyi işlev gösteren formlar olduğunu da düşünebiliriz. Örneğin, eğer bir kuşun kanatları ön üyelerinde oluşmamış olsaydı, böylesi bir kuş hem uçabilir hem de ön üyeleriyle objeleri tutabilirdi. Kısa bir kompozisyon ile (100-150 kelime) "evrim düzeltir" kavramını kullanarak doğadaki formların işlevinde neden bazı sınırların olduğunu tartışınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Fosil Kayıtlar
Aktiviteler Discovery Kanal Videosu: İlkin Yaşam • Yaşamın Öyküsü • Kaydınlan Jeolojik Kayıtlar • Discovery Kanal Videosu: Kitlesel Yok Oluş • uyumsal Dallanma • Allometrik Büyüme
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

ÜNİTE

Biyolojik Çeşitliliğin Evrimsel Tarihi

W. Ford Doolittle

ile söyleşi



Doğa merakıyla dolup taşan W. Ford Doolittle, hem bilimin hem de bilim insanlarının tutkulu savunucusudur. Dr. Doolittle, Harvard ve Stanford Üniversitelerinde lisans eğitimini tamamladı. 1971 yılından beri, Kanada'nın Halifax şehrindeki Dalhousie Üniversitesinde çalışmaktadır; o, şimdi orada emekli profesördür. 270'den fazla bilimsel makalenin yazarı olan Dr. Doolittle, siyanobakterilerin ve Archaea üyelerinin moleküler biyolojisi, ökaryotların evrimindeki erken basamaklar ve prokaryotlardaki yatay gen transferinin önemi üzerindeki çalışmaları nedeniyle çok iyi bilinmektedir. O, aynı zamanda onlarca genç bilim insanını yetiştirmekte ve evrim konusunda çalışmak için Dalhousie Üniversitesini dünyaca ünlü bir merkez haline getirmiştir. Çok sayıda ödül ve onursal diploma sahibi olan Dr. Doolittle, Royal Society of Canada ve U.S. Ulusal Bilim Akademisinin seçilmiş üyesidir. O, aynı zamanda kuş fotoğrafçısıdır ve 2011 yılında, Nova Scotia Sanat ve Tasarım Kolejinden fotoğrafçılıkta B.F.A derecesi alacaktır. Michael Cain ve Jane Reece, Dalhousie'deki kendi ofisinde Dr. Doolitle ile dergi yığınları ve fotoğrafçılık projeleri arasında, yoğun laboratuvar gürültüsü içerisinde konuştu.

Bilime nasıl başladınız?

Lise öğrencisi olduğumda, Illinois Üniversitesindeki Sol Spiegelman laboratuvarında cam yıkama işine sahip oluncaya kadar bilim çalışmayı planlamamıştım. [Spiegelman, biyolojideki "sentral dogma" anlayışının geliştirilmesinde RNA üzerindeki çalışması anahtar rol oynayan bir moleküler biyologdu (bakınız Bölüm 17).] Kolejde, yazın Sol'ün laboratuvarında çalışmaya devam ettim. Burası, her şeyin önemli ve her şeyin acil olduğu hastane acil koğuşu gibi çok heyecan verici bir yerdi. Bazı insanlar tüm gün çalışır, bazıları tüm gece çalışır, bazıları da tüm gün ve gece çalışırdı! Laboratuvar, moleküler biyolojideki basit ve mükemmel deneylerle çok enerjikti. Ben, bilimin önemli olduğunu hissettim ve hiçbir zaman bu duyguyu kaybetmedim. Ve kendi iyiliği için, bilimin önemli olduğu hissine sahibim ve bu duyguyu da hiçbir zaman kaybetmedim. Bilim yapmak, evrenin neye benzediğini anlamada insanın bilmesi gereken şeyleri dolduruyor gibi görünmektedir.

Sol'un laboratuvarında çalışırken evrime merak saldınız mı?

Evet, bu bir süre sonra geldi. Dalhousie'ye 1971'de vardığım zaman, mavi-yeşil alglerle (şimdi siyanobakteriler deniyor) çalışmaya başladım; çünkü bu organizmalar çok güzel renkliydiler ve onlar üzerinde az sayıda insan çalışıyordu. Onun için bu alan çok açıktı. Lynn Margulis, *Origin of Eukaryotic Cells* isimli kitabını henüz yayınlamıştı; bu kitap, şaşırtıcı bir fikri -endosimbiyoz hipotezini- ileri sürdü. Buna göre mitokondri ve kloroplastın daha önceleri sırasıyla aerobik bakteri ve siyanobakteri oldukları, bunların daha büyük hücreler içerisinde yaşamaya başlayıp ve nihayetinde ökaryotların ortaya çıkmasına yol açtıkları ifade edilmekteydi. Daha sonra tesadüfi bir şey oldu: Linda Bonen'in bizim laboratuvara yeni bir teknik getirdiğini duydum; RNA kataloglama denen bu teknik sayesinde RNA sekans bilgilerini alabilirsiniz. O, tam sekans değildi, fakat ribozomal RNA moleküllerini (rRNA molekülleri) karşılaştırmaya başlamak için yeterliydi. Kloroplastların kökeniyle ilgili endosimbiyoz hipotezini test etmek için bu tekniği kullanabileceğimizi anladım. Kloroplastlardan elde ettiğim rRNA sekanslarını siyanobakterilerden elde ettiklerimle karşılaştırdım ve tıpkı Margulis'in tahmin ettiği gibi onların birbirlerine çok benzerlik gösterdiğini buldum! Bu durumdan sonra evrime gittikçe daha fazla ilgi duymaya başladım ve evrim bugün de beni büyülemeye devam ediyor.

Araştırmanızda sorduğunuz ana sorular nelerdir?

Genler ve genomun evrimi konusunda uzun zamandan beri devam eden bir ilgim vardır. Şu andaki çalışmalarımın çoğu, prokaryotlar üzerinedir; fakat aynı zamanda, intronlar nerden geldi gibi ökaryotlarla ilgili sorularla da ilgilenmekteyim. Ökaryotik genomlar nasıl ortaya çıktı? Son yıllarda, öğrencilerim ve ben, iki ana araştırma alanıyla meşgul olmaktayız. Bir tanesi, *metagenomiktir*; burada limanların tabanından aldığımız çamur örnekleri gibi çevresel örnekler topluyor ve örnekler içerisinde bulunan prokaryotik DNA'ların sekansını çıkartıyoruz. Bu DNA sekanslarını, mikropların birbirleriyle ve çevreleriyle nasıl etkileşim içinde olduğuna aydınlatmada kullanıyoruz. Benim şimdilerdeki diğer ana araştırma alanım, *yatay gen transferidir*; yani, genetik bilginin bir türden başka bir türe transferidir -ekseriyetle tüm genlerin fakat hepsinin olması zorunlu değil.

Bir prokaryotik türden diğerine genler nasıl aktarılır?

Bu, çeşitli yollarla olabilir, ve böyle transferler şaşırtıcı derecede yaygın olarak meydana gelmektedir. Bazı bakterilerde kendilerine, DNA moleküllerini doğrudan çevreden alabilme yeteneği veren mekanizmalar gelişmiştir -ve bu DNA molekülleri, diğer türün ölmüş ya da parçalanmış bireylerinden gelebilir. Bu olduğu zaman, bazen DNA, bakteri kromozomunun yapısına katılır ve böylece onun kendi genetik mirasının bir parçası haline gelir. Birçok prokaryot, aynı zamanda, iki ya da daha fazla bireyi bir diğerine bağlayan geçici köprüler oluşturabilir; bu köprüler, genlerin bir türden diğerine geçmesine olanak sağlar. Ve daha önceden bahsettiğimiz gibi, bazen tüm genom endosimbiyozla transfer edilebilir. Yatay gen transferiyle sonuçlanan bunlar ve diğer süreçler, Dünya'da yaklaşık 4 milyar yıldır devam eden yaşam boyunca olmuştur ve günümüzde de olmaya devam etmektedir.

Yaşamın evrimsel tarihi üzerinde yatay gen transferinin ne gibi etkileri olmuştur?

Yatay (horizontal) gen transferi ya da kısaca HGT, yaşam tarihinde büyük güç olmuştur. Örneğin, mitokondri ve kloroplastın endosimbiyotik kökenleri, ökaryotik hücrenin ortaya çıkmasında son derece önemli olaylardır. Eğer mitokondri olmasaydı biz insanlar burada olamayacaktık, ve elbette ki kloroplastlar olmasaydı hiçbir bitki olmayacaktı. Ayrıca, prokaryotların evriminde HGT, başat güç olmuştur -muhtemelen dominant güç. Fotosentez ve azot tespiti gibi anahtar metabolik süreçleri kontrol eden genler, türler arasında kolayca transfer edilebilir; ve bunun, prokaryotların ekolojik ve evrimsel başarısı üzerine etkisi çok büyük olmuştur. Ve birisi, prokaryotların ana gruplarını belirten evrimsel ağaçları oluşturduğunda bu ağaçlar, genlerin çoğunluğunu etkileyen çok fazla miktardaki HGT'nin gerçekleşmiş olduğu gerçeğini gizleyebilir.

Evrimsel ağaçlar hakkında biraz daha bilgi verir misiniz?
Evrimsel ağaç (ya da *filogenetik ağaç*), bir organizma grubunun evrimsel tarihini gösteren dallanma diyagramıdır. Örneğin, biz morfolojik ve genetik verileri hayvanların filogenetik ağacını anlamak için kullanabiliriz. Böyle bir ağaç, büyük miktarda bilgi sağlayabilir. Bizim soy ağacımız buğday bitleri, balinalar ya da solucanlar gibi hayvanların herhangi belirli bir grubu için, ataları ve grubun en yakın akrabalarını belirleyebilir. Eğer, hayvanların geçmişini tüm yönleriyle geriye doğru izlersek, ilkin hayvanların neye benzediği şeklindeki soruyu ve bizi de kapsayan türemiş soylarda onların hangi özellikleri aktardığı sorusunu cevaplamada soy ağacını kullanabiliriz. Filogenetik ağaçlar, aynı zamanda, büyük pratik değere sahiptir. Evrimsel tarihi yeniden düzenlemede kullandığımız aynı teknikler, adli çalışmalarda kullanılabilir; orada filogenetik ağaçlar, kriminal vakaları ve epidemiyolojiyi çözmeye yardım etmiştir. Filogenetik ağaçlar, AİDS gibi hastalıkların nerede ve ne zaman ortaya çıktığını tahmin etmede de kullanılmıştır.

Kariyeriniz boyunca evrim süreci ve modeli hakkında neler öğrendiniz?
Birçok bilim dalından gelen verilerle "ne oldu" kısmına ilişkin evrimleşme *tarzını* belgeleyebiliriz. Örneğin, eğer biz bir populasyondaki genetik değişikliği ölçersek, bir evrimleşme şeklini belgeliyoruz demektir. Evrimleşme *süreci*, "buna neyin neden olduğuyla" ilgilidir; ve gözlemlenen evrimleşme şeklini meydana getiren mekanizmalar üzerine odaklanır. Birçok bilim insanı altmış yıl önce, çoğu evrimleşme şekillerini açıklayan mekanizmanın doğal seçme olduğunu düşündü. Fakat biz artık öyle düşünmüyoruz; biz şimdi, genetik sürüklenmenin ve Dünya'ya göktaşı çarpması gibi katastrofik olayların, gözlemlenen birçok evrimleşme şeklini açıklayabildiğini bilmekteyiz. Evrimleşme şekillerine işaret eden "süreç plüralizmi (çokluğu)" dediğim bu durum, birçok süreçten kaynaklanabilir. Benim araştırmamdan gelen sonuçlar, "model plüralizmini" de düşünmemizin iyi olacağını göstermektedir. Bir yaşam ağacı düşünün, bir seri dallanma olayları ile tüm canlıların tarihini temsil eden filogenetik ağaç, ortak atadan türemiş iki organizma grubunu meydana getirmiştir. Bu yaklaşım, hayvanlar gibi organizmalar için mükemmel çalışır; fakat, prokaryotlar için HGT'nin önemli olması beni, yaşam tarzı ağacının gerçek olup olmadığı sorusuna götürmektedir. Prokaryotlar için evrimleşme modeli, DNA alışverişi yapan karmaşık ağ gibidir, basit bir dallanmış ağaç değildir.

Charles Darwin Türlerin Kökeni isimli eserinde canlıların soy ağacı fikrini takdim etiğinde, yanlış olduğu anlamına mı gelir?
Darwin, evrim gerçeğini -zaman içerisinde evrimsel değişim tarzını- belgelemeye girişti, ve doğal seçmenin gözlenen değişim tarzından sorumlu olduğunu göstermeye çalıştı. O, her iki açıklama için de büyük iş yaptı. Biz şimdi, yaklaşık 4 milyar yıllık bir süre boyunca işleyen ve çok iyi anlaşılan genetik ve ekolojik süreçlerin, canlılar dünyasındaki çeşitliliği ve adaptasyonu açıklamaya yeterli olduğunu kabul etmekteyiz. Canlıların soy ağacı konusunda fikir olarak Darwin, bitkiler ve hayvanlar üzerinde odaklanmıştı; bunlar soy ağacı fikri çok iyi çalışan iki gruptu. Darwin, kendi fikirlerini formüle ettiği dönemde birçok bilim insanının, bakterilerin halen daha çürümüş etten kendiliğinden oluştuğunu düşündüğünü hatırlayınız. Hatta, bakterilerin organizma olduğu henüz belli değildi. Onun için, Darwin'in canlıların soy ağacı hakkındaki fikrinin halen daha doğru olduğunu söyleyeceğim, fakat bazı kısıtlamalar geçerlidir. Bu, fizikteki duruma benzerdir: Newton'un kanunları, belirli koşullar altında mükemmel çalışır, fakat diğer koşullar altında mükemmel değildir. Canlıların soy ağacı, bitki ve hayvanlar için halen daha mükemmel çalışmaktadır, fakat HGT'ye uygun olarak prokaryotlar için mükemmel değil. Ve her şeyden önce, yaşamın çoğu prokaryotiktir.

Son zamanlarda yapılan keşifler, canlıların evrimsel tarihi konusundaki anlayışımızı değiştirdi mi?
Kesinlikle. Bir şey, genomlar ve genom evrimi konusundaki görüşümüz son yıllarda büyük ölçüde değişmiştir. İnsanların sadece 1 mm uzunluktaki bir solucanla aynı sayıda gene sahip olduğunu kim düşünürdü? Bu, çok şaşırtıcıdır. Yakın zamana kadar, endosimbiyoz, HGT ya da bakteri populasyonlarının şaşırtıcı hızlarda evrim geçirdiği konusunda çok az şey biliniyordu. Sonuçta, prokaryotların ve protistlerin (bir hücreli ökaryotlar) önemi, gerçektende belli oldu. Daha önce, mikrobiyal çeşitliliğin beklendik seviyelerini daha önceden ortaya koyan bir yaklaşım olan metagenomikten bahsetmiştim. Gelecekteki keşiflerde metagenomikin giderek artacak şekilde önemli rol oynayacağını düşünmekteyim. Belki de, bugün karşılaştığımız en önemli problemler arasında yer alan küresel ısınma ve atmosferde artış gösteren karbon dioksitin (CO_2) sonuçlarını anlamada, bize yardım edebilir. Mikroorganizmalar, atmosferden çok büyük miktarlarda CO_2 absorblar. Devam eden küresel ısınma, mikroorganizmaları nasıl etkileyecek? Onlar, daha fazla miktarlarda CO_2 absorblayarak böylece küresel ısınmanın etkilerini indirgeyecek mi? Ya da bunun tersi mi olacak? Bilmiyoruz, fakat, iklimsel değişikliklerin mikrobiyal komüniteleri halihazırda nasıl etkilediğini anlamada metagenomiki kullanabiliriz. Neyin devam ettiğini anladığımızda, belki bu, bizim onu tespit etmemize yardım edebilir.

Başkalarına rehberlik yapmak için çok fazla zaman harcadınız ve çaba gösterdiniz. Bu konuda yorum yapabilir misiniz?
Gençken Sol Spiegelman'ın laboratuvarında çalışmak, benim yaşamımda büyük bir dönüş noktasıdır. Ve deneyim kazandıkça, başkaları için benzer fırsatlar sağlamaya çalıştım. Bunu yapmanın bir yolu, birlikte çalışacak genç bilim insanları için programlar tesis etmek ve hem onların birbirlerinden ve hem de daha deneyimli bilim insanlarından bir şeyler öğrenmelerini sağlamaktır. Ben, bunun her zaman, kariyerinizde erken deneyim edinmenize yardım edeceğini düşündüm, ve böylece böyle deneyimi arayan insanlara hoş geldiniz dedim. Gerçektende neye aşık olduğunuzu bulmanın en iyi yollarından birisi, farklı şeyleri denemek ve sizi en çok neyin heyecanlandırdığını görmektir. Ben, bilim insanı olmayı planlamadım; fakat, bilim yapmaya başladım ve ona aşık oldum. Öğrenmenin yolu olarak, aktif katılımlı deneyim kazanmaya inanırım.

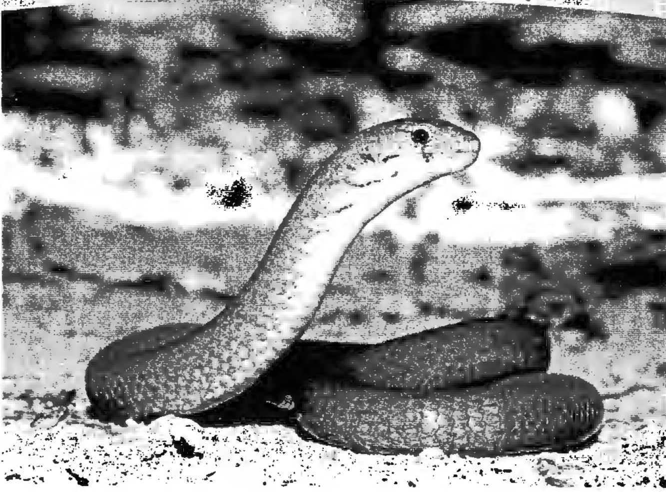
"Prokaryotlar için evrimleşme modeli, DNA alışverişi yapan karmaşık ağ gibidir, basit bir dallanmış ağaç değildir."



W. Ford Doolittle (ortada) Michael Cain (solda) ve Jane Reece ile birlikte

26

Filogeni ve Yaşam Ağacı



▲ Şekil 26.1 **Bu organizma nedir?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

26.1 Filogeniler, evrimsel akrabalık ilişkilerini gösterir
26.2 Filogeniler, morfolojik ve moleküler verilerden sonuç çıkarır
26.3 Paylaşılan karakterler, filogenetik ağaçların oluşturulmasında kullanılır
26.4 Bir canlının evrimsel geçmişi, onun genomunda saklıdır
26.5 Moleküler saat, evrimsel zamanı izlemeye yardım eder
26.6 Yeni bilgiler, yaşam ağacı hakkındaki bildiklerimizi sürekli olarak gözden geçirmemizi sağlar

GENEL BAKIŞ

Yaşam Ağacının İncelenmesi

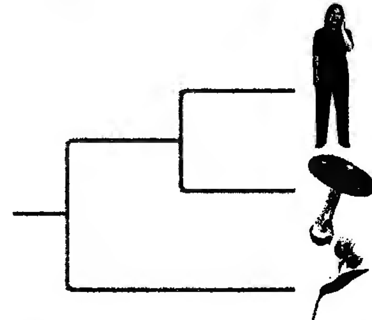
Şekil 26.1'deki organizmaya yakından bakınız. O bir yılana benzemesine karşın, bu hayvan aslında yaygın olarak pullu-ayak olarak bilinen bacaksız Avustralya kertenkelesidir (*Pygopus lepidopodus*). Pullu-ayak, neden yılan olarak düşünülmez? Daha genel olarak, biyologlar, Dünya'daki milyonlarca türü nasıl ayırt ederler ve gruplandırırlar?

Evrimsel ilişkiler hakkındaki bilgilerimiz, bu soruları ele almak için bir yol ileri sürer: Biz, bir türün özelliklerini potansiyel olarak yakın akrabalarınınki ile karşılaştırarak "kapsayıcı" bir karar verebiliriz. Örneğin, pullu-ayak, kaynaşmış göz kapaklarına sahip değildir, oldukça hareketli çeneleri vardır, ya da anüsün gerisinde uzanan kısa bir kuyruğa sahiptir; bu üç özellik tüm yılanlar tarafından paylaşılır. Bunlar ve diğer özellikler, yüzeysel olarak benzerliğin olduğunu ileri sürerse de pullu-ayak yılan değildir. Ayrıca, kertenkeleler üzerinde yapılan çalışmalar, pullu-ayağın bu konuda yalnız olmadığını ortaya koymuştur; bacaksızlık durumu, kertenkelelerin birkaç farklı grubunda birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Çoğu bacaksız kertenkele, toprakta oyuk açıcıdır ya da çayırlarda yaşamaktadır; ve yılanlar gibi bu türler, yaşadıkları çevreye uyum sağlamak üzere kuşaklar boyunca bacaklarını kaybetmiştir.

Yılanlar ve kertenkeleler, en ilkin canlılardan başlayıp günümüzdeki çok fazla çeşitlilik gösteren türlere kadar uzanan canlılar dünyasının bir parçasıdır. Bu ünitede, bu çeşitliliği inceleyeceğiz ve bu çeşitliliğin nasıl geliştiğine ilişkin hipotezleri açıklayacağız. Bunu yaptığımızda, bizim önemle üzerinde durduğumuz konu, evrimleşme *sürecinden* (Dördüncü ünitede tanımlanan evrimsel mekanizmalar) evrimleşme *modellerine* (zaman içerisinde evrimsel ürünlerin gözlemlenmesi) kayacaktır.

Bu bölümde canlılardaki çeşitliliği incelemek için, biyologların, bir ya da bir grup türün evrimsel geçmişi olan **filogeniyi** nasıl izlediklerini göz önünde bulunduracağız. Örneğin, yılanların ve kertenkelelerin filogenisi, bunların her ikisinin de bacakları olan kertenkelelerden ortaya çıktıklarına işaret etmektedir- fakat, onlar, bacaklı kertenkelelerin farklı soy hatlarından evrimleşmiştir. Böylece, onların bacaksız olma durumlarının birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığı anlaşılmaktadır.

Biyologlar, filogenileri düzenlemek için, canlıların sınıflandırılması ve onların evrimsel akrabalık ilişkilerinin belirlenmesi üzerine odaklanmış bir disiplin olan **sistematiği** kullanır. Sistematikçiler, fosillerden moleküllere ve evrimsel ilişkiler hakkında bilgi veren genlere kadar uzanan çeşitli verileri kullanırlar (**Şekil 26.2**). Bu bilgiler biyologların, tüm canlıların soy ağacını oluşturmasına olanak sağlamaktadır; soy ağaçları, ilave bilgiler toplandıkça tekrar ele alınıp yeniden düzenlenmektedir.



▲ **Şekil 26.2 Beklenmedik bir familya ağacı.** İnsan, mantar ve lale arasındaki evrimsel akrabalık ilişkisi nedir? DNA verileri üzerine dayanan bir filogeni – görünüşlere rağmen- hayvanların (insanları kapsayan) ve fungusların (şapkalı mantarları kapsayan) her birinin bitkilerden daha çok birbirleriyle daha yakından akraba olduğuna işaret eder.

KAVRAM **26.1**

Filogeniler, evrimsel akrabalık ilişkilerini gösterir

Bölüm 22'de tartıştığımız gibi, canlılar, ortak ataya sahip olduğundan homolog özellikleri paylaşır. Sonuç olarak, eğer bir türün evrimsel geçmişini bilirsek o tür hakkında epeyce fazla bilgi elde edebiliriz. Örneğin, bir canlının, genlerinin bir çoğunu, metabolik yolları ve yapısal proteinleri kendi yakın akrabalarıyla paylaşması olasıdır. Bu bölümün sonunda, bu tür bilgilerin pratik olarak uygulamalarını göreceğiz; fakat, ilk olarak canlıların nasıl isimlendirildiğini ve sınıflandırıldığını, bu konu ile ilgili bilimsel disiplin olan **taksonomiyi** inceleyeceğiz. Aynı zamanda evrimsel geçmişi gösteren diyagramları nasıl kullandığımıza ve nasıl yorumladığımıza göz atacağız.

Binomial İsimlendirme

Canlılar için yaygın olarak kullanılan maymun, ispinoz, leylak gibi isimler gündelik kullanılan isimlerdir; ancak bu şekildeki kullanımlar aynı zamanda karışıklıklara yol açar. Örneğin, bu isimlerin her biri, birden fazla sayıda türe işaret edebilir. Ayrıca bazı yaygın isimler, onların belirttiği canlı türünü doğru olarak yansıtmaz. Şu üç "böcek" kelimesini düşünün: deniz böceği (kabuklulara ait bir ıstakoz), uyuzböceği (akarlara ait bir hayvan) ve tespihböceği (kabuklulara ait bir hayvan). Ve elbette ki, herhangi bir canlının farklı dillerde farklı isimleri vardır.

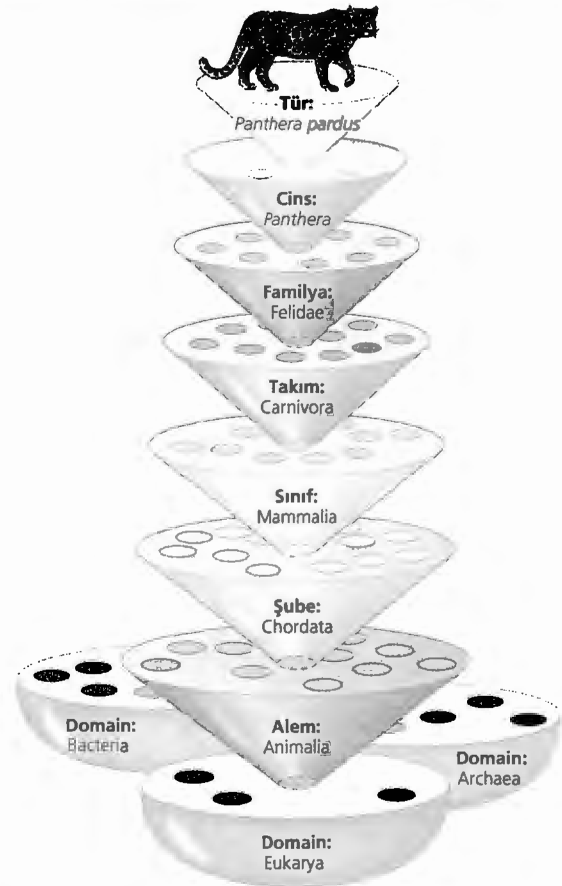
Biyologlar araştırmaları hakkındaki iletişimlerde ortaya çıkan bu belirsizliklerden kurtulmak için, canlı türlerini Latince bilimsel isimleriyle belirtirler. Yaygın olarak **binomial** olarak ifade edilen ve iki kelimeden oluşan bilimsel isim formatı, 18. yüzyılda Carolus Linnaeus (bakınız Bölüm 22) tarafından başlatıldı. Binomial ismin ilk kısmı, türün ait olduğu **cins (genus)** (çoğulu *genera*) ismidir. İkinci kısım ise, cins içerisinde her bir türe özgü olan özel isimdir. İkili isimlendirmenin bir örneği, *Panthera pardus*'tur; bu bilimsel isim, yaygın olarak leopar denen büyük kedinin adıdır. Cinsin ilk harfinin büyük harf olduğuna ve tüm binomial ismin italik yazıldığına dikkat ediniz. (Yeni yaratılmış olan bilimsel isimler aynı zamanda "Latinceleştirilmiştir": Siz yeni keşfetmiş olduğunuz bir böceğin ismini arkadaşınıza atfen verebilirsiniz; ancak, bu isme Latince son ek eklemelisiniz). Linnaeus tarafından atanmış ve günümüzde halen daha kullanılmakta olan 11.000'den daha fazla sayıda binomial isim vardır. Bunlar arasında kendi türümüzün iyimser ismi de bulunmaktadır- "bilge adam" anlamındaki *Homo sapiens*.

Hiyerarşik Sınıflandırma

Türlerin isimlendirilmesine ilave olarak Linnaeus aynı zamanda onları, kapsamı gittikçe artan kategoriler içerisinde hiyerarşik olarak gruplandırdı. İlk gruplandırma işlemi, binomial yapı üzerine oturtulmuştur: Yakın akraba olan türler, aynı cins içerisinde gruplandırılır. Örneğin leopar (*Panthera pardus*), Afrika aslanı (*Panthera leo*), kaplan (*Panthera tigris*) ve jaguarın (*Panthera onca*) da içinde yer aldığı bir cinse aittir. Taksonomistler, sınıflandırma yaparken cinslerin ötesinde kapsamı gittikçe artan kategorileri kullanırlar. Linnaeus'nin ismine atfen Linnaean sistem olarak adlandırılan taksonomik sistem, akraba cinsleri aynı **familyaya**, familyaları **takımlara**, takımları **sınıflara**, sınıfları **şubelere (phyla**; tekili, *phylum*), **şubeleri alemlere (kingdom)** ve alemleri de **domainlere** yerleştirir (**Şekil 26.3**). Belirli bir canlının ortaya çıkan biyolojik sınıflandırılması, bir kişiyi belirleyen posta adresine bir derece benzerlik gösterir: şöyle ki bir kişi çok sayıda dairenin yer aldığı bir apartmanın tek bir dairesinde oturmaktadır, bu apartmanın bulunduğu sokakta çok sayıda apartman vardır, ve bu şehirde apartmanlarla dolu çok sayıda sokak vardır vs.

Hiyerarşik herhangi bir seviyede bulunan isimlendirilmiş taksonomik birime, **takson** (çoğulu, *taxa*) adı verilir. Leopar örneğinde, *Panthera*, cins düzeyinde bir taksondur; Mammalia ise tüm memeli takımlarını içine alan sınıf düzeyinde bir taksondur. Linnaean sistemde, cinsten daha büyük taksonların isimlerinin büyük harfle başlamalarına karşın italik yazılmadığını not ediniz.

Türleri sınıflandırmak, bizim insan olarak dünya hakkındaki görüşümüzü biçimlendirmenin bir yoludur. Çeşitli ağaç türlerini çam ortak ismi vererek bir araya toplayabiliriz ve onları köknar dediğimiz diğer ağaçlardan ayırt ederiz. Taksonomistler, çamların ve köknarların ayrı cinsler içerisine yerleştirmek için yeterince farklılıklara sahip olduklarını, ancak, Pina-

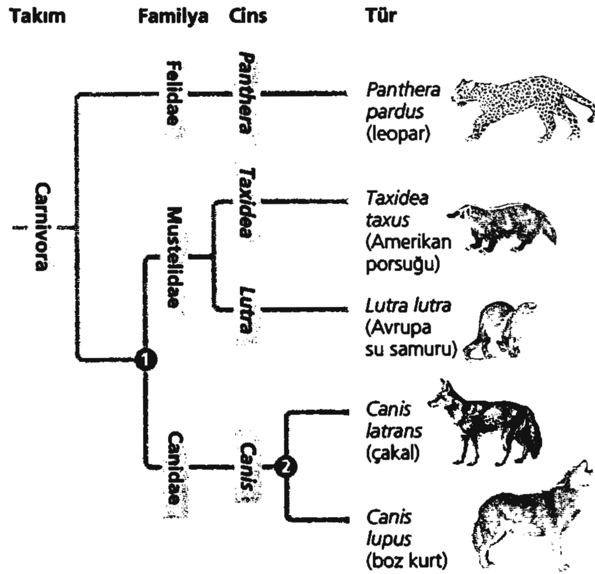


▲ **Şekil 26.3 Linnaean sınıflandırması.** Her düzeyde ya da "basamakta" yer alan türler, daha kapsamlı gruplar içerisindeki gruplar içerisine yerleştirilir.

ceae adı verilen aynı familya içerisinde gruplandırılmak için yeterli derecede benzerliklere sahip olduğu kararına varmıştır. Çamlar ve köknarlar, daha yüksek düzeyde sınıflandırmaya tabi tutulduklarında, genellikle, taksonomistler tarafından seçilen özel karakterlerle tanımlanırlar. Bununla birlikte, bir canlı grubunu sınıflandırmak için kullanışlı olan karakterler, başka canlılar için uygun olmayabilir. Bu nedenle, daha büyük kategorilerde, çoğunlukla soy hatları arasında karşılaştırma yapılamaz; yani, salyangozların bir takımı, memelilerin bir takımı gibi aynı derecede morfolojik ve genetik çeşitlilik sergilemez. Ayrıca, ileride göreceğimiz gibi, türlerin takımlara, sınıflara ve benzeri kategorilere yerleştirilmesinde evrimsel geçmişin yansıtılması şart değildir.

Sınıflandırma ve Filogeni Bağlantısı

Bir canlı grubunun evrimsel geçmişi, **filogenetik ağaç** denen dallanan diyagram ile gösterilebilir. **Şekil 26.4**'de olduğu gibi, dallanma modeli, taksonomistin canlı gruplarını sınıflandırıp daha kapsamlı gruplar içerisinde nasıl yuvalandırdığı ile çoğunlukla uyuşur. Bununla birlikte, bazen, taksonomistler bir türü, çok yakından ilişkili olmadığı bir cins içerisine (ya da başka bir gruba) yerleştirmiştir. Bu yanlış sınıflandırma için bir neden, evrimleşme süreci olabilir; zira bir tür bu süreçte kendi yakın akrabalarıyla paylaştığı anahtar özelliği kaybetmiş olabilir. Eğer DNA ve diğer yeni kanıtlar böyle bir hatanın olduğuna işaret ederse, bu canlı kendisinin evrimsel geçmişini doğrulukla yansıtacak şekilde yeniden sınıflandırılabilir. Diğer bir konu, Linnaean sistemi,



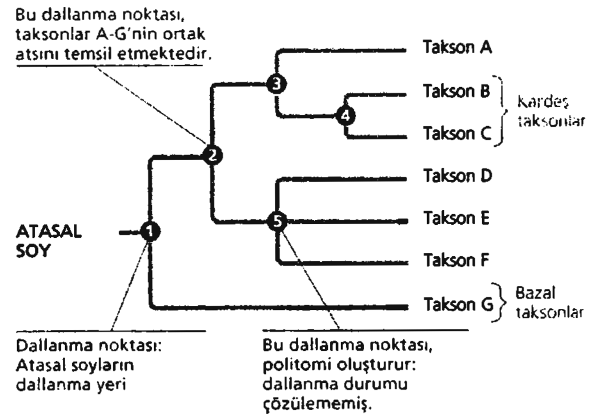
▲ **Şekil 26.4 Sınıflandırma ve filogeni arasındaki bağlantı.** Hiyerarşik sınıflandırma, filogenetik ağaçların dallanma modellerini yansıtabilir. Bu ağaç, kendisi Mammalia sınıfının bir dalı olan Carnivora takımı içerisindeki bazı taksonlar arasındaki olası evrimsel akrabalık ilişkilerini gösterir. Dallanma noktası ❶ sansar (Mustellidae) ve köpek (Canidae) familyalarının tüm üyelerinin en yakın ortak atasını göstermektedir. Dallanma noktası ❷, çakalların ve boz kurtların en yakın ortak atasını göstermektedir.

grupları, memeliler, sürüngenler, kuşlar ve diğer omurgalı sınıfları şeklinde ayırt ederken bu grupların bir başkasıyla evrimsel akrabalık ilişkisi hakkında bize hiçbir şey anlatmaz.

Gerçektende, Linnaean sistemini filogeniyle uyumlu hale getirmedeki böyle güçlükler, bazı sistematikçilerin sınıflandırmanın tamamıyla evrimsel akrabalık ilişkileri üzerine dayandırılması gerektiği görüşünü önermesine yol açmıştır. Örneğin, **FiloKod** denen sistem, ortak atayı ve ondan köken alan tüm soyları kapsayan sadece isim gruplarını kapsar. FiloKod, taksonların tanımlanma ve teşhis etme şeklini değiştirecekken çoğu türün taksonomik ismi aynı kalacaktır. Fakat gruplar, bağlandıkları familya ya da sınıf gibi "mertebelere" artık sahip olmayacaktır. Aynı zamanda, bazı yaygın olarak tanımlanmış gruplar, önceki aynı sınıfın diğer grubunun bir parçası olacaktır. Örneğin, kuşlar sürüngenler grubundan türediği için, Aves (Kuşların ait olduğu Linnaean sınıfı), Reptilia'nın (Linnaean sisteminde bir sınıf) bir alt grubu olarak düşünülecektir. FiloKod, tartışmalara yol açmasına karşın, birçok sistematikçi, onun dayanmış olduğu filogenetik yaklaşımı benimsemektedir.

Grupların FiloKod sistemine ya da Linnaean sınıflandırma sistemine göre adlandırılıp adlandırılmadığına bakılmaksızın bir filogenetik ağaç, evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında bir hipotezi gösterir. Bu akrabalık ilişkileri, sıklıkla, bir seri ikiye çatallanmalarla ya da ikiye dallanan **dallanma noktaları** ile resmedilir. Her dallanma noktası, ortak atadan gelen iki evrimsel soyun birbirinden farklılaşarak ayrıldığını gösterir. Örneğin **Şekil 26.5**'de dallanma noktası ❸, A, B ve C taksonlarının ortak atasını göstermektedir. ❸'ün sağ tarafında kalan dallanma noktası ❹'ün konumu, takson B ve C'nin paylaştıkları soy hattı takson A'dan ayrıldıktan sonra birbirlerinden farklılaşarak ayrıldığına işaret etmektedir. (Ağaç dalları, onların evrimsel akrabalık ilişkilerini değiştirmeksizin, dallanma noktası etrafında döndürülebilir).

Şekil 26.5'de, B ve C taksonları, **kardeş taksonlardır**; yani en son ortak atayı (dallanma noktası ❹) paylaşan ve bundan dolayı her biri diğerinin en yakın akrabası olan canlı gruplarıdır. Ayrıca unutmayın bu ağaç, bu kitaptaki çoğu



▲ **Şekil 26.5 Filogenetik ağacın nasıl okunduğu.**

ÇİZİNİZ *Dalları, dallanma noktası ❷ ve ❹ etrafında döndürerek bu ağacı, yeniden çiziniz. Sizin çizmiş olduğunuz yeni versiyon, bu taksonlar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında farklı bir hikaye mi anlatır? Açıklayınız.*

filogenetik ağaç gibi **köklüdür**. Bu demektir ki ağaç içerisindeki bir dallanma noktası (sıklıkla en uzaktan sola çekilir), ağaçtaki tüm taksonların en yakın ortak atasını temsil etmektedir. **Bazal takson** terimi, bir grubun geçmişinde ilk olarak dallanan soy hattına işaret eder ve bundan dolayı, Şekil 26.5'deki takson G gibi, grubun ortak atasının yakınından köken alan bir dala bağlıdır. Son olarak, D-F taksonlarına giden soy hattı, **politomi** içerir; yani, bir dallanma noktasından türemiş ikiden daha fazla grup ortaya çıkar. Politomi, taksonlar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerinin henüz aydınlatılmamış olduğuna işaret eder.

Filogenetik Ağaçlardan Ne Öğrenebiliriz Neyi Öğrenemeyiz

Filogenetik ağaçlar hakkındaki üç anahtar noktayı özetleyelim. Birincisi onlar, fenotipik benzerliği değil ortaya çıkma tarzını göstermek için tasarlanmıştır. Yakın akraba canlılar ortak atalarına uygun olarak genellikle birbirlerine benzerlik göstermelerine karşın, eğer onların soy hatları farklı hızda evrimleşmişse ya da farklı çevre koşullarıyla karşı karşıya kalmışlarsa birbirlerine benzemeyebilirler. Örneğin, timsahlar kertenkelelerden daha çok, kuşlara yakın akraba olmalarına karşın (bakınız Şekil 22.17), kertenkelelere daha fazla benzer; çünkü morfoloji, kuş soy hattında önemli ölçüde değişmiştir.

İkinci olarak, ağaçtaki dallanma sırasının, belirli türlerin gerçek (kesin) yaşına işaret etmesi gerekmez. Örneğin, Şekil 26.4'deki ağaç, kurdun Avrupa su samurundan daha yakın zamanda ortaya çıkmış olduğuna işaret etmez; bu ağaç, sadece, kurdun ve su samurunun en yakın ortak atasının (dallanma noktası ❶), kurdun ve çakalın en yakın ortak atasından ❷ daha önce yaşamış olduğunu gösterir. Kurtların ve su samurlarının ne zaman ortaya çıktığına işaret edebilmesi için, bu ağaç, hem her bir evrimsel soy hattında ilave dallanmaları içermesi gerekir ve hem de bu ayrılmalarının ne zaman gerçekleştiğine ilişkin tarihlerin bulunmasına ihtiyaç duyar. Genellikle, filogenetik ağaçtaki dal uzunluklarının anlamı hakkında özgül bilgi verilmedikçe -örneğin, onların zamanla orantılı olduklarına ilişkin bilgi yoksa- biz diyagramı, sadece soyların ortaya çıkma tarzı bakımından yorumlamalıyız. Belirli bir türün ne zaman ortaya çıktığı, ya da her bir soy hattında ne kadar değişiklik olduğu konusunda hiçbir varsayım yapılmamalıdır.

Üçüncü olarak, filogenetik ağaçtaki bir taksonun onun yanındaki taksondan ortaya çıktığını varsaymayız. Şekil 26.4, kurtların çakallardan türediğine ya da bunun tersine işaret etmez. Ancak biz, kurtlara giden soy hattının ve çakallara giden soy hattının her ikisinin de ortak bir atadan ❷ türediğini anlayabiliriz. Soyu tükenmiş olan o ata, ne kurt ne de çakaldı. Bununla birlikte onun soyları, günümüzde *yaşayan* iki türü, yani burada gösterilen kurtları ve çakalları içermektedir.

Filogeni Uygulamaları

Filogeniyi anlamak için pratik uygulamalar yapabiliriz. Amerika'da ortaya çıkmış ve şimdi dünya çapında önemli bir besin ürünü olan mısır bitkisini düşünün. Araştırmacılar, DNA verilerine dayalı mısır filogenisinden, mısır bitkisinin belki de yaşayan en yakın akrabası olan yabanıl iki çimen türünü tanımlamayı başardı. Bu iki yakın akraba tür, melezleme yoluyla ya da genetik mühendisliği sayesinde, kültüre alınmış mısır bitkisine faydalı allellerin nakledilmesinde "rezerv" olarak kullanışlı olabilir (bakınız Bölüm 20).

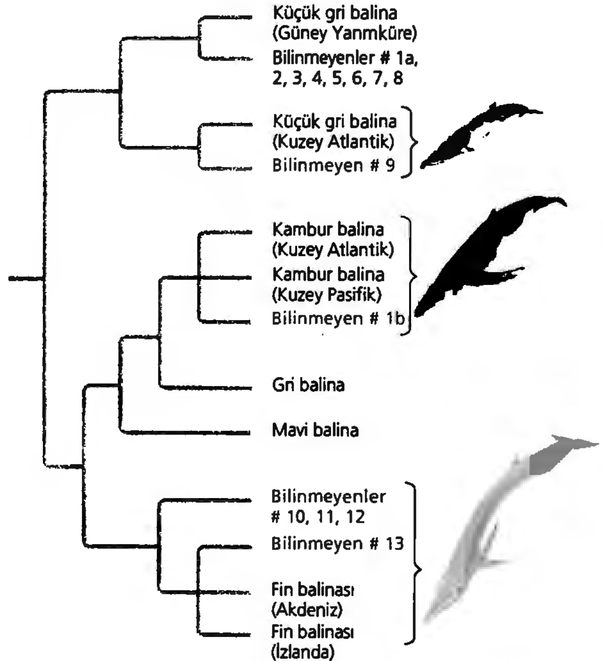
Filogenetik ağaçların farklı bir kullanılışı, **Şekil 26.6**'da açıklanmıştır: Bu çalışmada balina et örneklerinin uluslar

▼ Şekil 26.6 **SORGULAMA**

Balina eti olarak satılan etin hangi türe ait olduğu nasıl belirlenir?

DENEY Yeni Zelanda'daki Auckland Üniversitesinden C. S. Baker ve Hawaii Üniversitesinden S. R. Palumbi, Japon balık pazarlarında "balina eti" olarak satılan etlerden 13 örnek satın aldı. Onlar, her bir örnekten elde ettikleri mitokondrial DNA'nın özgül kısımlarının sekansını çıkardı ve buldukları sonuçlarını balina türlerinden elde edilen karşılaştırılabilir DNA sekanslarıyla karşılaştırdı. Baker ve Palumbi, her bir örneğin tür kimliğini anlamak için bir *gen ağacı* oluşturdu; bu filogenetik ağaç, taksonlar arasındaki akrabalık ilişkisinden daha çok, DNA sekansları arasındaki ilginin şeklini göstermektedir.

BULGULAR Analizler, aşağıdaki gen ağacını vermiştir:



SONUÇ Bu analiz, bilinmeyen örneklerin (kırmızı renkli) altı tanesinin DNA sekanslarının, avlanması yasak olmayan balinaların DNA sekansı ile çok yakından ilişkili olduğuna işaret etmiştir.

KAYNAK C. S. Baker and S. R. Palumbi, Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling, Science 265:1538-1539 (1994).

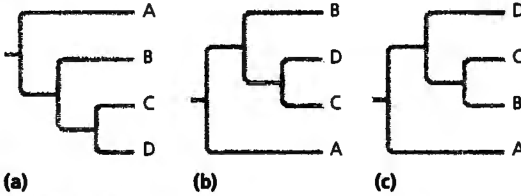
EĞER ÖYLE İSE? Hangi farklı sonuçlar, balina etinin yasal olmayan yollardan avlanmanın olmadığına işaret etmiş olacaktı?

arası yasalarla korunmuş olan balina türlerinden kaçak olarak mı elde edildiği yoksa Güney Yarımkürede yakalanan Minke balinaları gibi avlanması yasal olan türlerden mi elde edildiği araştırılmıştır. Bu filogeni, Kuzey Yarımkürede yakalanan kambur balina, fin balinası ve Minke balinasından elde edilen etlerin Japonya'daki balık pazarlarında yasa dışı olarak satıldığına işaret etmektedir.

Bizim burada değerlendirdiğimiz ağaçları, araştırmacılar nasıl oluşturuyor? Gelecek bölümde, filogenileri belirlemede kullanılan verileri inceleyerek bu soruyu cevaplamaya başlayacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 26.1

1. Şekil 26.3'deki sınıflandırmanın hangi düzeylerini insan leopar ile paylaşır?
2. Şekil 26.4'deki filogenetik ağaç, leopar, porsuk ve kurdun evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında neye işaret eder?
3. Burada gösterilmiş olan ağaçlardan hangisi, diğer ikisinden farklı bir evrimsel geçmişi betimlemektedir ? Açıklayınız.



4. EĞER ÖYLE İSE? Yeni kanıtlar, Şekil 26.5'deki takson E'nin, D ve E taksonlarının oluşturduğu grubun kardeş taksonu olduğuna işaret etmektir. Bu yeni bulguyla uyuşacak yeni bir ağaç çiziniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 26.2

Filogeniler, morfolojik ve moleküler verilerden sonuç çıkarır

Filogeniyi çıkarmak için sistematikçiler, ilgili canlıların morfolojisi, genleri ve biyokimyaları hakkında olabildiğince fazla bilgiyi bir araya getirmeleri gerekir. Ortak atadan gelen özellikler üzerinde odaklanmak önemlidir; çünkü, sadece bu özellikler, evrimsel akrabalık ilişkilerini yansıtır.

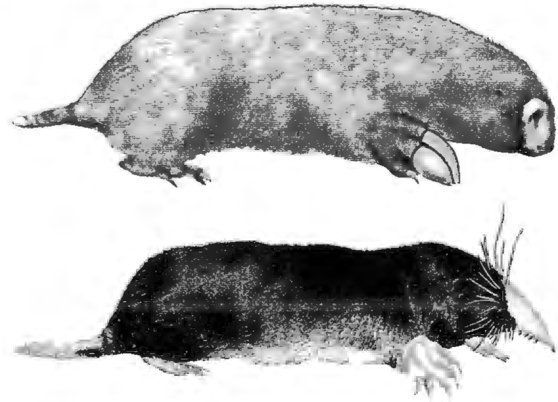
Morfolojik ve Moleküler Homolojiler

Paylaşılan ata nedeniyle fenotipik ve genetik benzerliklerin olmasına *homoloji* dendiğini hatırlayınız. Örneğin, memeli soylarının ön üyelerindeki kemiklerin sayısında ve düzenlenmesindeki benzerlik, aynı kemik yapısına sahip ortak atadan türemiş olmaları nedeniyledir; bu, morfolojik homolojinin bir örneğidir (bakınız Şekil 22.15). Aynı şekilde, eğer genler ya da diğer DNA sekansı, bir ortak ata tarafından taşınan sekanstan türemişse, homologdurlar.

Genellikle, çok benzer morfolojileri ya da benzer DNA sekanslarını paylaşan organizmaların yakın akraba olma olasılığı, çok farklı yapılar ya da sekanslara sahip olan organizmalardan daha fazladır. Ancak, bazı durumlarda, akraba türler arasındaki morfolojik divergens büyük ve genetik divergensleri küçük olabilir (ya da bunun tersi). Bölüm 25'de tartışılmış olan Hawaii'de yaşayan *Argyroxiphium* cinsine ait bitki türlerini düşünün. Bu türler, adalarda çok çarpıcı görünüşlere sahiptir. Bazıları, uzundur ve incecik ağaçlardır; diğerleri, zemini yoğun bir şekilde saran çalılardır (bakınız Şekil 25.20). Fakat bu çarpıcı fenotipik farklılıklara rağmen, bu bitkilerin genleri çok benzerdir. Bilim insanları, bu küçük moleküler divergense dayanarak, *Argyroxiphium* cinsine ait bitki grubunun 5 milyon yıl önce birbirinden ayrılmaya başladığını tahmin etmektedir; ayrılmanın başladığı zaman, şimdiki adaların en eskisinin oluştuğu zamanla yaklaşık olarak aynıdır. Bilim insanlarının böyle ayrılma zamanlarını tahmin etmek için moleküler verileri nasıl kullandıklarını, bu bölümde daha sonra tartışacağız.

Homolojiyi Analojiden Ayırmak

Bir filogeni oluştururken potansiyel hile, atayı paylaşmadan daha ziyade (homoloji) konvergent evrime (**analoji** adı verilen) uygun olarak ortaya çıkan benzerliktir. Bölüm 22'de okuduğunuz gibi, konvergent evrim, farklı evrimsel soy hatlarından gelen organizmalar üzerinde benzer çevre baskıları ve doğal seçilim olduğunda bu canlılarda benzer (analog) adaptasyonların meydana gelmesidir. Örneğin, **Şekil 26.7**'de gösterilmiş olan köstebek benzeri iki hayvan, dış görünüşleriyle birbirlerine çok benzerdir. Ancak, onların iç anatomileri, fizyolojileri ve üreme sistemleri birbirinden çok farklıdır. Avustralya "köstebeği", keselidir; onların yavruları, embriyonik gelişimlerini anne vücudunun dış tarafındaki bir kese içerisinde tamamlarlar. Buna karşılık Kuzey Amerika köstebeği, gerçek plasentalıdır; onların yavruları embriyonik gelişimlerini, annenin vücudu içerisindeki rahim içerisinde tamamlarlar. Gerçektende, genetik karşılaştırmalar ve fosil kayıtlar, bu köstebeklerin yaklaşık olarak keselilerin ve plasentalı memelilerin



▲ **Şekil 26.7 Analog olan toprakta oyuk açma özelliklerinin konvergent evrimi.** Uzunlamasına bir vücut, genişlemiş ön pençeler, küçük gözler ve sivrilmiş burnu koruyan kalınlaşmış deriden oluşmuş yastık, keseli Avustralya "köstebeği" (üstte) ve plasentalı Kuzey Amerika köstebeğinde (altta) birbirinden bağımsız olarak gelişmiştir.

birbirinden ayrıldıkları zaman olan 140 milyon yıl öncesinde ortak bir atayı paylaştıklarına kanıt sağlamaktadır. Bu ortak ata ve ondan türemiş olanların çoğu, köstebek benzeri değildir; fakat bu iki köstebek soy hattındaki analog özellikler, onlar benzer yaşam tarzına uyum sağladıklarında birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.

Homoloji ve analoji arasındaki ayırımı yapmak, filogenileri oluştururken ciddi öneme sahiptir. Yarasaları ve kuşları göz önüne getirdiğimizde bunların her ikisinin de uçma yeteneği kazandıran adaptasyonlara sahip olduğunu görürüz. Bu yüzeysel benzerlik, yarasaların, kanatları olmadığından uçamayan kedilerden daha ziyade kuşlara daha yakın akraba olduğu fikrini verebilir. Fakat daha yakından bir inceleme, bir yarasanın kanadının, kedilerin ve diğer memelilerin ön bacaklarına kuşun kanadından çok daha fazla benzediğini ortaya koyar. Yarasalar ve kuşlar, yaklaşık olarak 320 milyon yıl önce yaşamış olan ortak bir tetrapod atadan türemiştir. Bu ortak ata, uçamıyordu. Böylece, yarasaların ve kuşların temelini oluşturan iskelet sitemleri homologdur; onların *kanatları* homolog değildir. Uçma, farklı şekillerde devreye sokulmuştur –kuşun kanadındaki tüyler yerine yarasanın kanadındaki gerilmiş zarlar sayesinde. Fosil kanıtlar da yarasa kanatlarının ve kuş kanatlarının farklı tetrapod ataların ön üyelerinden birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığını belgelemektedir. Böylece, uçma bakımından yarasanın kanadı, kuşun kanadına homolog değil *analogtur*. Birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmış olan analog yapılara aynı zamanda **homoplaziler** (Yunancadan "aynı şekilde biçimlenme" demek) adı verilir.

Destekleyici benzerlikler ve fosil kanıtların yanı sıra, homoloji ve analoji arasındaki ayırımı yapmak için bir diğer ipucu, karşılaştırılan karakterlerin kompleksliğidir. İki kompleks yapıda eğer fazla sayıda eleman birbirine benzerlik gösteriyorsa, onlar büyük bir olasılıkla ortak bir atadan evrilmiştir. Örneğin, ergin bir insanın ve ergin bir şempanzenin her ikisinin de kafatasları, birbiriyle kaynaşmış birçok kemikten oluşmuştur. Kafataslarının kompozisyonları, kemik-kemik bazında birbiriyle mükemmel bir şekilde eşleşir. Ayrı kökenli olma durumunda böyle kompleks yapıların bu denli ayrıntılı olarak birbiriyle eşleşme olasılığı çok düşüktür. Daha büyük olasılıkla, her iki kafatasının gelişiminde işlev gören genler, ortak bir atadan kalıtılmıştır. Aynı argüman, gen düzeyindeki karşılaştırmalara da uygulanır. Genler, binlerce nükleotid dizilerinden oluşmuştur ve kalıtılan bir karakteri temsil etmektedir; genlerin yapısındaki nükleotidlerin her biri, A (adenin), G (guanin), C (sitozin) ya da T (timin) adı verilen dört DNA bazından birini içermektedir. Eğer iki organizmadaki genler, nükleotid dizilerinin büyük kısımlarını birbiriyle paylaşıyorsa, büyük olasılıkla bu genler homologdur.

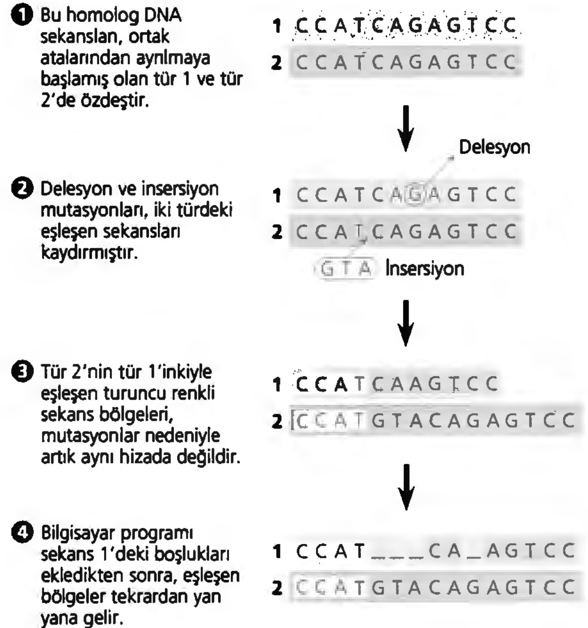
Moleküler Homolojilerin Değerlendirilmesi

DNA moleküllerinin karşılaştırılması, araştırmacılar için sıklıkla teknik zorluklar çıkarır. Moleküllerin sekansının çıkarılmasından sonraki ilk adım, çalışılan türden gelen karşılaştırılabilir sekansı sıralamaktır. Eğer türler çok yakından akrabaysa, bu sekans muhtemelen sadece bir ya da birkaç yerde farklı olacaktır. Bunun aksine, uzaktan akraba olan türlerdeki karşılaştırılabilir nükleik asit sekansı, ekseriyetle birçok yerde farklı bazlara sahip olacaktır ve farklı uzunluklara sahip olabilecektir. Bu, uzun bir zaman periyodu boyunca eklemelerin ve delesyonların birikmesi nedeniyledir.

Örneğin, belirli bir genin yakınındaki şifrelenmeyen belirli bir DNA sekansının, türlerin birisinde sekansın ilk bazının delesyona uğramış olması dışında, iki türde çok benzer olduğunu varsayalım. Etki, geri kalan sekansın geriye bir girintiye doğru kaymasıdır. Bu delesyonu göz ardı ederek bu iki sekans karşılaştırılacak olursa, çok iyi bir şekilde eşleşme sağlanacaktır. Bu tür problemleri çözmek için araştırmacılar, farklı uzunluklardaki DNA segmentlerini hizalayıp en iyi şekilde karşılaştıran bilgisayar programları geliştirmiştir **(Şekil 26.8)**.

Böyle moleküler karşılaştırmalar, bazı bazların diğerinin yerini aldığına; Avustralya köstebeği ve Kuzey Amerika köstebeğinin karşılaştırılabilir genlerinde diğer farklılıkların biriktiğine işaret etmektedir. Birçok farklılık, onların ortak atasından beri soy hatlarının büyük ölçüde birbirinden ayrıldığına işaret etmektedir; böylece, günümüzde yaşayan bu türlerin çok yakından akraba olmadığını söyleyebiliriz. Bunun aksine, gümüşi kılıç bitki türleri arasında, yüksek düzeyde gen sekansı benzerliğinin olması, aralarındaki önemli derecede morfolojik farklılığa rağmen, hepsinin çok yakından akraba türler olduğuna işaret eder.

Morfolojik karakterlerde olduğu gibi, evrimsel çalışmalar için moleküler benzerlikleri değerlendirirken homolojiyi analojiden ayırt etmek gereklidir. Uzunlukları boyunca birçok noktada birbirine benzerlik gösteren iki sekans, büyük olasılıkla homologdur (bakınız Şekil 26.8). Fakat, yakından akraba olmadığı belli olan canlıların sahip olduğu çok



▲ **Şekil 26.8 Yan yana uzanan DNA segmentleri.** Sistematikçiler, iki türden alınan DNA segmentlerindeki (burada her türden alınan bir DNA iplikçiği gösterilmiştir) benzer sekansları (dizileri) araştırır. Bu örnekte, orijinal 12 bazın 11 tanesi, türler birbirinden ayrıldıklarından beri değişmemiştir. Bundan dolayı uzunluklar ayarlandığında, sekansların bu kısımları halen daha aynı dizilimi göstermektedir.

A C G G A T A G T C C A C T A G G C A C T A

C A C C G A C A G G T C T T T G A C T A G

▲ **Şekil 26.9 Moleküler homoplazi.** Yakından akraba olmayan canlılardan alınan bu iki DNA sekansı, bazlarının %25'ini tesadüfi olarak paylaşmaktadır. DNA sekanslarındaki bazlarının %25'inden daha fazlasının, homolog olmaları nedeniyle, paylaşılıp paylaşılmadığını belirleyen istatistiksel araçlar geliştirilmiştir.

? *Neden yakından akraba olmayan canlıların, yine de bazlarının yaklaşık %25'ini paylaşmasını bekleyebilirsiniz?*

farklı sekanslarda, bazı bazlar tesadüfi olarak birbiriyle eşleşmiş olabilir; bunlar moleküler homoplazilerdir (**Şekil 26.9**). Bilim insanları, "uzak" homolojileri, son derece birbirinden farklılaşarak uzaklaşmış sekanslardaki tesadüfi eşleşmelerden ayırmaya yardım edebilecek istatistiksel araçlar geliştirmiştir.

Şimdiye kadar, araştırmacılar, binlerce türden alınan DNA'nın 110 milyardan daha fazla sayıda bazının sekansını çıkarmıştır. Bu muazzam veri koleksiyonu, filogeni çalışmalarındaki yükseliş için yakıt olmuştur. Yeni veriler, Avustralya ve Kuzey Amerika köstebekleri arasındaki gibi birçok evrimsel akrabalık ilişkisi ile ilgili daha önceki hipotezleri desteklemiştir ve değişik gümüşi kılıç bitki türleri arasındaki gibi çeşitli akrabalık ilişkilerini de açığa çıkarmıştır. Bu ünitenin geri kalan kısmında, evrimsel akrabalık ilişkilerinin saptanmasında DNA'dan ve diğer moleküllerden gelen verileri kullanan bir disiplin olan **moleküler sistematik** tarafından, filogeni konusundaki anlayışımızın nasıl değişikliğe uğratılmış olduğunu göreceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 26.2

1. Aşağıdaki yapı çiftlerinin her birinin analoji ya da homolojiyi gösterip göstermediğini nedenleriyle birlikte açıklayınız: (a) kirpinin dikeni ve kaktüs dikeni; (b) kedinin ön ayağı ve insanın eli; (c) baykuşun kanadı ve yaban arısının kanadı.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Tür 1 ve tür 2, görünüş olarak birbirlerine çok benzerler, ancak gen sekansları çok farklılık göstermektedir; tür 2 ve tür 3 ise çok farklı görünüşe sahip olmalarına karşın benzer gen sekanslarına sahiptir. Hangi tür çifti, büyük olasılıkla birbirine daha yakın akrabadır: 1 ve 2 ya da 2 ve 3? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 26.3

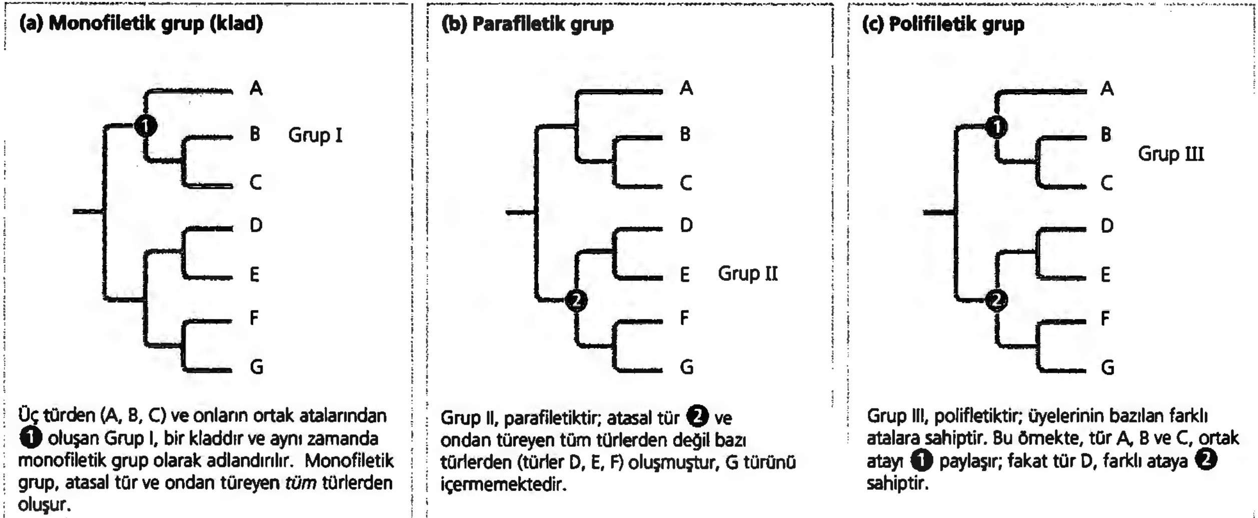
Paylaşılan karakterler, filogenetik ağaçların oluşturulmasında kullanılır

Filogeniler oluşturulurken ilk adım, homolog özelliklerin analog olanlardan ayırt edilmesidir (çünkü sadece homoloji evrimsel geçmişi yansıtır). Daha sonra, bu homolog karakterleri kullanmak suretiyle filogeniyi çıkartan bir yöntem seçmeliyiz. Yaygın olarak kullanılan yöntem, kladistik olarak bilinmektedir.

Kladistik

Sistematikte, canlıları sınıflandırmada temel kriter olarak ortak atayı kullanan yaklaşıma **kladistik** adı verilir. Bu metodolojiyi kullanmak suretiyle biyologlar, türleri **klad** adı verilen gruplar içerisine yerleştirme çabası içerisindeler; kladların her biri, bir atasal türü ve ondan türeyen tüm türleri içerir (**Şekil 26.10 a**). Kladlar, taksonomik kademeler gibi, daha büyük

▼ **Şekil 26.10 Monofiletik, parafiletik ve polifiletik gruplar.**



Üç türden (A, B, C) ve onların ortak atalarından ❶ oluşan Grup I, bir kladdır ve aynı zamanda monofiletik grup olarak adlandırılır. Monofiletik grup, atasal tür ve ondan türeyen *tüm* türlerden oluşur.

Grup II, parafiletiktir; atasal tür ❷ ve ondan türeyen tüm türlerden değil bazı türlerden (türler D, E, F) oluşmuştur, G türünü içermemektedir.

Grup III, polifletiktir; üyelerinin bazıları farklı atalara sahiptir. Bu örnekte, tür A, B ve C, ortak atayı ❶ paylaşır; fakat tür D, farklı ataya ❷ sahiptir.

kladlar içerisinde yuvalanır. Örneğin Şekil 26.4'de kedi grubu (Felidae), daha büyük bir klad (Carnivora) içerisindeki bir kladı temsil eder; Carnivora kladı aynı zamanda köpek grubunu da (Canidae) içine almaktadır. Bununla birlikte, bir takson, sadece **monofiletik** (Yunancadan, "tek bir grup" demek) olmak kaydıyla, yani bir atasal tür ve ondan türeyen tüm soyları içeriyorsa, bir klada eşdeğerdir (bakınız Şekil 26.10a). Buna zıt olarak **parafiletik** ("grubun yanında" demek) grup, bir atasal tür ve ondan türemiş soyların tümün değil bir kısmını içermektedir (**Şekil 26.10b**), ya da atalan farklı olan taksonları kapsayan **polifletik** ("çok gruplu" demek) gruptur (**Şekil 26.10c**). İleride, paylaşılan türemiş karakterleri kullanarak kladların nasıl tanımlandığını tartışacağız.

Paylaşılan Atasal ve Paylaşılan Türemiş Karakterler

Modifikasyonlu mirasın bir sonucu olarak, canlılar hem kendi atalarıyla özellikleri paylaşırlar hem de onlardan farklılaşırlar. Örneğin, omurgalıların hepsi omurgaya sahiptir; ancak, omurgalıların *tümü* omurgaya sahip olduğundan omurga, memelileri diğer omurgalılardan ayırt ettirmez. Omurga, memeliler diğer omurgalılardan dallanıp ayrılmadan daha öncesinde mevcuttu. Böylece omurga, memeliler için **paylaşılan atasal karakterdir**; yani, bu taksonun atasında ortaya çıkmış bir karakterdir. Bunun aksine kıl, tüm memeliler tarafından paylaşılan fakat onların atalarında *bulunmayan* bir karakterdir. Böylece kıl, memelilerde **paylaşılan türemiş karakter** olarak düşünülür ve bu klada özgü evrimsel bir yeniliktir.

Belirli bir karakterin atasal ya da türemiş olup olmadığının görece bir durum olduğuna dikkat ediniz. Omurga, paylaşılan türemiş karakter olarak da nitelendirilebilir; ancak bu nitelendirme sadece, tüm omurgalıların diğer hayvanlardan ayrıldığı daha derinlerdeki dallanma noktası için geçerli olur. Omurga, memeliler arasında, paylaşılan atasal karakter olarak düşünülür; çünkü tüm memelilerin ortak atasında mevcuttu.

Türemiş Karakterleri Kullanarak Filogenileri Çıkarmak

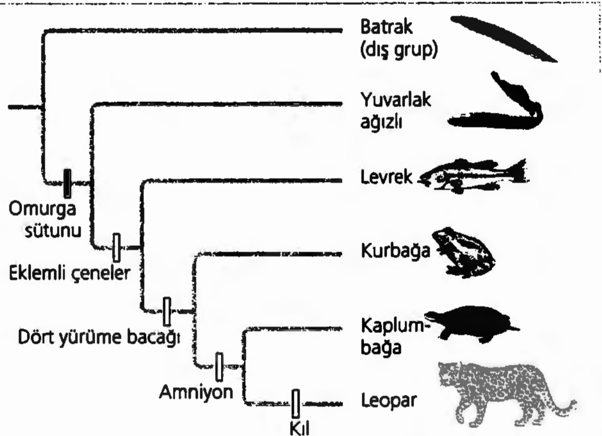
Paylaşılan türemiş karakterler, belirli kladlara özgüdür. Canlıların tüm özellikleri, canlıların geçmişinde bazı noktalarda ortaya çıktığından dolayı, paylaşılan her bir türemiş karakterin ilk ortaya çıktığı kladı saptamak ve evrimsel akrabalık ilişkisini anlamada kullanmak mümkün olabilir.

Bu analizin nasıl yapıldığını anlamak için leopar, kaplumbağa, kurbağa, levrek ve dokuz gözlüden (çenesiz sucul omurgalı) oluşan omurgalı beş hayvanın her biri için **Şekil 26.11a**'da verilmiş olan karakter takımını göz önüne alınız. Karşılaştırmaya esas oluşturmak üzere, bir dış grup seçmeye gereksinim duyarız. **Dış grup**, bizim çalıştığımız türleri kapsayan soy hattından (**iç grup**) daha önce ayrılmış olduğu bilinen evrimsel soy hattından bir tür ya da tür grubudur. Uygun bir dış grup, morfolojiden, paleontolojiden, embriyonik gelişimden ve gen sekanslarından gelen kanıtlara dayanarak saptanabilir. Bizim örneğimiz için uygun dış grup, batraktır (*Branchistoma amphioxus*); bu küçük hayvan, çamurlar içerisinde yaşar ve (omurgalılar gibi) Chordata'nın bir üyesidir. Ancak, omurgalıların aksine batrak omurgaya sahip değildir.

İç grubun üyelerini birbirleriyle ve dış grup ile karşılaştırarak, omurgalı evriminin değişik dallanma noktalarında hangi karakterlerin türemiş olduğunu saptayabiliriz. Örneğin, iç gruptaki omurgalıların *tümü*, omurgaya sahiptir: Bu karakter, atasal omurgalıda da vardır, ancak dış grupta yoktur. Şimdi, eklemli çenelerin, dokuz gözlülerde bulunmayan fakat iç grubun diğer tüm üyelerinde bulunan bir karakter olduğunu not ediniz; bu karakter, omurgalı kladındaki erken dallanma noktasını belirlememize yardım eder. Bu şekilde ilerleyerek, karakter tablomuzdaki verileri filogenetik ağaca dönüştürebiliriz; filogenetik ağaçtaki iç grubu oluşturan taksonların tümü, paylaştıkları türemiş karakterler esas alınarak hiyerarşik olarak gruplandırılır (**Şekil 26.11b**).

KARAKTERLER \ TAKSONLAR	Batrak (dışgrup)	Yuvarlak ağızlı	Levrek	Kurbağa	Kaplumbağa	Leopar
Omurga sütunu	0	1	1	1	1	1
Eklemli çeneler	0	0	1	1	1	1
Dört yürüme bacağı	0	0	0	1	1	1
Amniyon	0	0	0	0	1	1
Kıl	0	0	0	0	0	1

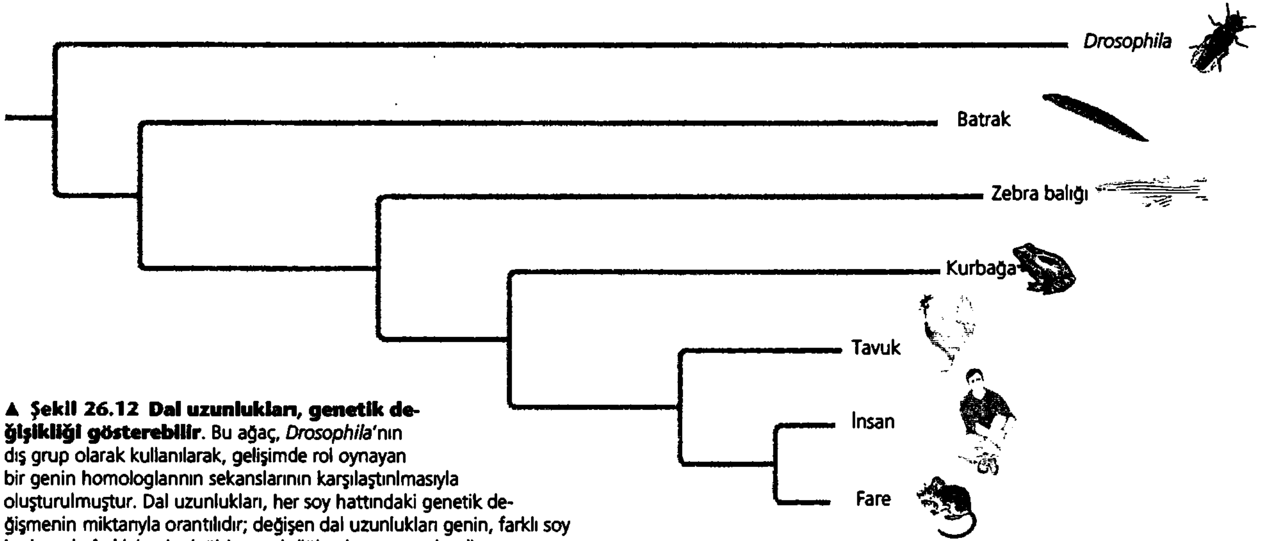
(a) Karakter tablosu. 0, o karakterin olmadığına; 1, ilgili karakterin var olduğuna işaret etmektedir.



(b) Filogenetik ağaç. Bu türemiş karakterlerin dağılımının analiz edilmesi, omurgalı filogenisine bilgi sağlar.

▲ **Şekil 26.11 Filogenetik ağaç inşa etmek.** Burada kullanılan karakterler, embriyoyu saran ve içerisi sıvı dolu bir kese olan amniyonu içermektedir (bakınız Şekil 34.25).

ÇİZİNİZ *(b)'de, eklemli çenelerin paylaşılan atasal karakter olduğu en kapsamlı kladı halka içine alınız.*



▲ **Şekil 26.12 Dal uzunlukları, genetik değişikliği gösterebilir.** Bu ağaç, *Drosophila*'nın dış grup olarak kullanılarak, gelişimde rol oynayan bir genin homologlarının sekanslarının karşılaştırılmasıyla oluşturulmuştur. Dal uzunlukları, her soy hattındaki genetik değişmenin miktarıyla orantılıdır; değişen dal uzunlukları genin, farklı soy hatlarında farklı hızda değişim geçirdiğine işaret etmektedir.

? *Hangi omurgalı soy hattındaki gen, daha hızlı değişim geçirmiştir? Açıklayınız.*

Orantılı Dal Uzunlukları Olan Filogenetik Ağaçlar

Şimdiye kadar görmüş olduğumuz filogenetik ağaçlarda ağacın dallarının uzunlukları, her bir soy hattındaki evrimsel değişimin derecesine işaret etmez. Ayrıca, ağacın dallanma modeli tarafından ifade edilen kronoloji, mutlak (kaç milyon yıl önce) olmaktan daha ziyade görecelidir (daha sonraya karşı daha önce gibi). Fakat bazı ağaç diyagramlarında dal uzunlukları, evrimsel değişim miktarıyla ya da belirli bir olayın ortaya çıktığı zamanla orantılıdır.

Örneğin, **Şekil 26.12**'de filogenetik ağacın dal uzunluğu, o soy hattındaki belirli bir DNA sekansında yer alan değişikliklerin sayısını yansıtmaktadır. Ağacın kaidesinden fareye uzanan yatay çizginin toplam uzunluğunun, dış grup tür olan meyve sineği *Drosophila*'ya giden hattın uzunluğundan daha kısa olduğunu not ediniz. Bu, fare ve meyve sineğinin ortak atadan ayrıldıklarından sonraki zaman dilimi içerisinde, *Drosophila* soy hattında fare soy hattındakinden daha fazla genetik değişiklik olduğu anlamına gelmektedir.

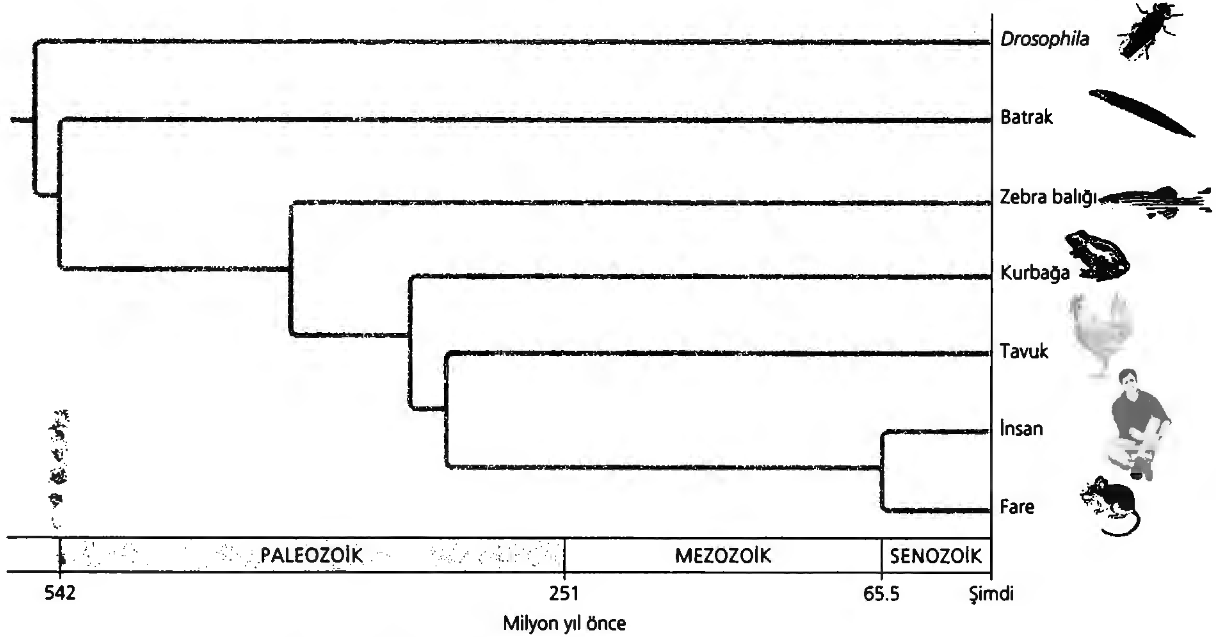
Bir filogenetik ağacın dalları farklı uzunluklarda olabilmesine karşın, günümüzde yaşayan organizmalar arasında yer alan ortak atadan türemiş farklı soy hatlarının tümünün, yıl olarak yaşam sürdükleri süre aynıdır. Uç bir örnek olarak, insanlar ve bakteriler, 3 milyar yıl önce yaşamış ortak bir ataya sahiptir. Fosiller ve genetik kanıtlar, bu atanın tek hücreli bir prokaryot olduğuna işaret etmektedir. Bakteriler görünüşte, ortak atadan beri morfolojilerinde çok az değişiklik geçirmiştir; bununla birlikte, tıpkı, insanı da içine alan ökaryotik soy hattındaki 3 milyar yıllık evrim gibi bakteri soy hattında da 3 milyar yıllık bir evrim vardır.

Kronolojik sürenin eşit uzunluğu, dallarının uzunlukları zamanla orantılı olan filogenetik ağaçta gösterilebilir (**Şekil 26.13**). Böyle bir ağaçta, jeolojik zaman bağlamında dallanma noktalarını yerleştirmek için fosil veriler kullanılır. Ayrıca, genetik değişim oranları ya da divergens tarihleri hakkındaki bilgilerin yer aldığı dallanma noktalarını etiketlemek suretiyle bu iki ağaç tipini birleştirmek olasıdır.

Maksimum Parsimoni (Tutumluluk) ve Maksimum Olabilirlik

DNA sekanslarıyla ilgili veritabanlarının büyümesi bizim daha fazla sayıda türü çalışmamıza imkan vermektedir, ancak, türlerin evrimsel geçmişini en iyi şekilde tanımlayan filogenetik ağaç oluşturmanın zorluğu da büyümektedir. 50 tür için veri analizi ne olur? 50 türü bir ağaçta sıralamak için 3×10^{76} farklı yol vardır! Bu kocaman orman içerisindeki hangi ağaç doğru filogeniyi yansıtır? Sistematikçiler, böyle bir veri seti içerisinde en kesin ağacı bulduklarından asla emin olamazlar; fakat maksimum tutumluluk (parsimoni) ve maksimum olabilirlik ilkelerini uygulamak suretiyle olasılıkları daraltabilirler.

Maksimum parsimoni ilkesine göre, ilk olarak olgularla tutarlı en basit açıklamayı incelemeliyiz. (Parsimoni ilkesi, aynı zamanda, Occam'lı William'a itafen "Occam'ın Usturası" olarak da anılır. 14. yüzyıl İngiliz filozofu olan William, gereksiz karışıklıkları "kesip atarak" en az karmaşıklıkla problem çözme yaklaşımını savunmaktadır). Morfolojiye dayalı ağaçların olduğu durumlarda en tutumlu (parsimonik) ağaç, paylaşılan türemiş morfolojik karakterlerin ortaya çıkmasıyla değerlendirildiğinde, en az evrimsel olay gerektiren ağaçtır. DNA'ya dayalı filogeniler için, en parsimonik ağaç, en az sayıda baz değişikliği isteyen ağaçtır.



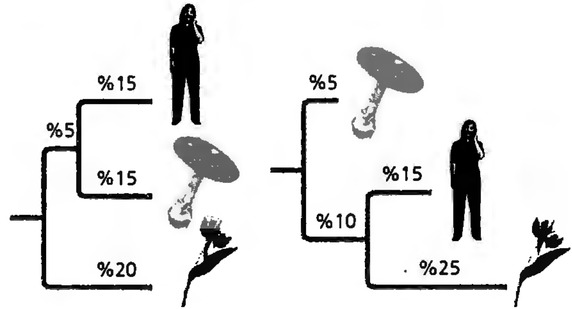
▲ **Şekil 26.13 Dal uzunlukları, zamana işaret edebilir.** Bu ağaç, Şekil 26.12'de ki ağacın aynı moleküler verilerine dayandırılmıştır; ancak, burada dallanma noktaları, fosil kanıtlara dayalı tarihler esas alınarak haritalanmıştır. Böylece dal uzunlukları, zamanla orantılıdır. Her soy hattı, ağacın kaidesinden dal ucuna uzanan aynı toplam uzunluğa sahiptir; bu, ortak atadan tüm soy hatlarının eşit zaman süresinde farklılaşarak ayrıldığına işaret etmektedir.

Maksimum olabilirlik ilkesi, DNA sekansının zaman içerisinde nasıl değiştiğine ilişkin verilen belirli olasılık kurallarını açıklar; evrimsel olayların en olası sıralamasını yansıtan bir ağaç bulunabilir. Maksimum olabilirlik yöntemleri, karmaşıktır; fakat biz basit bir örnek olarak insan, mantar ve lale arasındaki filogenetik akrabalık ilişkisine dönelim. **Şekil 26.14**, bu üçlü için, eşit derecede parsimonik iki olası ağacı göstermektedir. Ağaç 1, eğer ortak atadan ağacın tüm dalları boyunca DNA değişiklikleri eşit oranlarda ortaya çıkmışsa daha olasıdır. Ağaç 2 için, mantar soy hattında evrimleşme hızının büyük ölçüde yavaşladığını ve lale soy hattında büyük ölçüde hızlandığını varsaymak gerekir. Böylece, eşit hızların, eşit olmayan hızlardan daha yaygın olduğunu varsayarsak, ağaç 1, daha olasıdır. Biraz sonra birçok genin, farklı soy hatlarında yaklaşık olarak eşit hızlarda evrimleşeceğini göreceğiz. Fakat, eşit olmayan hızlarla ilgili yeni kanıtlar bulduğumuzda, ağaç 2'nin daha olası olabileceğini not ediniz! Ağacın olabilirliği, onun dayandığı varsayımlara bağlıdır.

Bilim insanları, parsimoni ve olasılık açısından ağaçları araştırmak için çok sayıda bilgisayar programı geliştirmiştir. Çok miktarda kesin veri elde mevcut olduğunda, bu programlarda kullanılan yöntemler, ekseriyetle benzer ağaçları verirler. Bir yöntemin bir örneği olarak, karşı sayfadaki **Şekil 26.15**'i izleyip üç canlı türü içeren bir problem için en tutumlu moleküler ağacı belirleme işleminin nasıl olduğu-

	İnsan	Mantar	Lale
İnsan	0	%30	%40
Mantar		0	%40
Lale			0

(a) Sekanslar arasındaki yüzde farklılıklar



(b) Olası ağaçların karşılaştırılması

▲ **Şekil 26.14 Farklı olasılıklı ağaçlar.** İnsanda, mantarda ve laledeki **(a)** genler arasındaki yüzde farklılıklara dayanarak, aynı toplam dal uzunluğuna sahip iki filogenetik ağaç vardır **(b)**. Ağaçtaki dallanma noktalarındaki yüzdelerin toplamı, (a)'daki yüzde farklılığa eşittir. Örneğin, 1 nolu ağaçta, insan –lale divergensi %15+%5+%20=%40'dır. 2 nolu ağaçta da bu divergens, %40'a (%15+%25) eşittir. Eğer genler, farklı dallarda aynı hızda değişim geçirmişse, 1 nolu ağaç daha olasıdır.

▼ **Şekil 26.15** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Moleküler Sistematikteki Bir Probleme Parsimoniyi Uygulamak

UYGULAMA Sistematikçiler bir grup tür için olası filogenileri düşünürken, türler için verilen moleküler verileri karşılaştırır. Buna başlamak için en etkin yol, en parsimonik (tutumlu) hipotezi belirlemektir – yani, en az evrimsel olayın (moleküler değişikliğin) gerçekleşmiş olmasını isteyen hipotez.

TEKNİK Üç tane yakından akraba kuş türünü içeren hipotetik filogenetik probleme parsimoniyi uyguladığımızda, numaralandırılmış basamakları takip ediniz.

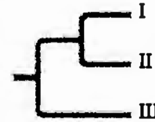

Tür I

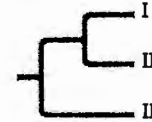

Tür II

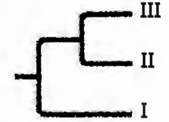

Tür III

❶ Önce, türler için üç olası filogeni çiziniz. (üç türü sıraladığımızda sadece üç ağaç olası olmasına karşın, olası ağaçların sayısı, türlerin sayısı ile hızla artar: 4 tür için 15 ağaç ve 10 tür için 34.459.425 ağaç vardır).

Üç filogenetik hipotez:



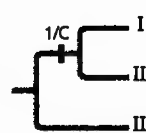


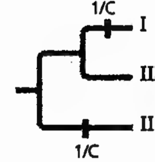


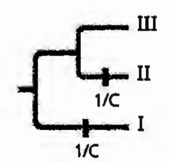
❷ Moleküler verileri türler için, tablo haline getiriniz. Bu basitleştirilmiş örnekteki veri, sadece dört nükleotid bazından oluşan DNA sekansını göstermektedir. Birkaç dış grup türden gelen veriler (burada gösterilmemiş), atasal DNA sekansını anlamada kullanılır.

	Bölge 1	2	3	4
Tür I	C	T	A	T
Tür II	C	T	T	C
Tür III	A	G	A	C
Atasal dizi	A	G	T	T

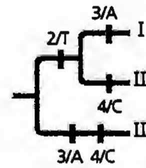
❸ Şimdi DNA sekansındaki 1 nolu yere dikkatinizi toplayınız. Ağaçta, sol tarafta, I ve II nolu türlere giden dalda mor renkli kesme işaretiyle gösterilmiş olan tek bir baz değişikliği (1/C şeklindeki işaretleme, 1 nolu alanda C nükleotidinde bir değişikliğin olduğuna işaret etmektedir), 1 nolu yer için yeterli veridir. Diğer iki ağaçta, iki baz değişikliği olayı gereklidir.

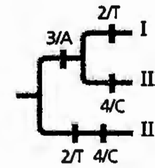


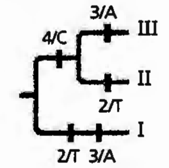




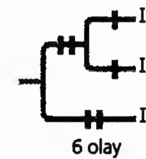
❹ 2,3 ve 4 nolu yerlerdeki bazların karşılaştırılmasına devam edilmesi, bu üç ağacın her birinin toplam beş ilave baz değişikliği olayı (mor kesme işaretleri) gerektirdiğini ortaya koyacaktır.



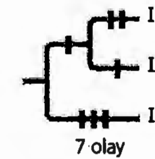




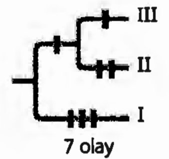
SONUÇLAR En tutumlu ağacı belirlemek için, 3. ve 4. Basamaklarda not edilen baz değişikliği olaylarının tümünü toplarız. Üç olası filogeninin en tutumlu olanının ilk ağaç olduğu sonucuna varırız. (Gerçek örnekte, çok sayıda yer analiz edilecektir. Bundan dolayı, ağaçlar genellikle, bir baz değişikliği olayından daha fazla farklılık gösterecektir).



6 olay



7 olay



7 olay

nu görebilirsiniz. Bilgisayar programları, filogenileri tahmin etmek için benzer şekilde parsimoni ilkesini kullanır: Onlar, çok fazla sayıda olası ağacı inceler ve en az evrimsel değişiklik isteyen ağacı ya da ağaçları seçer.

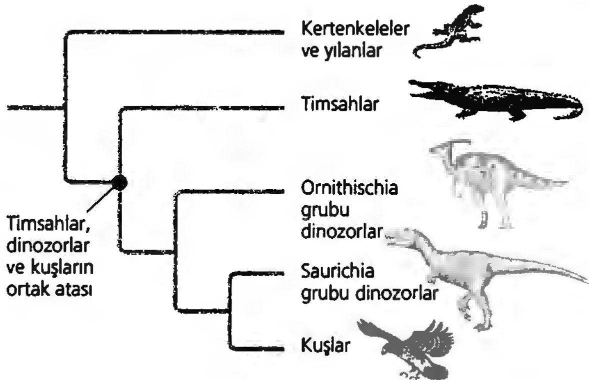
Hipotezler Olarak Filogenetik Ağaçlar

Burası, herhangi bir filogenetik ağacın, ağaçtaki değişik organizmaların birbirleriyle nasıl akraba olduklarına ilişkin bir hipotezi temsil ettiğini vurgulamanın tam yeridir. En iyi hipotez, mevcut tüm verilere en iyi şekilde uyandır. Yeni kanıtlar, sistematikçileri filogenetik ağaçları revize etmeye zorladığı zaman, filogenetik hipotez değişikliğe uğratılabilir. Gerçektende, birçok eski filogenetik hipotez, morfolojik ve moleküler yeni veriler tarafından desteklenirken, diğerleri değiştirilmiş ya da reddedilmiştir.

Filogenileri hipotezler olarak düşünmemiz, bizim onları güçlü bir şekilde kullanmamıza izin verir: Biz, filogeni -hipotez- doğrudur şeklinde varsayıma dayalı tahmin yapabilir ve test edebiliriz. Örneğin, *filogenetik paranteze alma* olarak bilinen yaklaşımda, eğer bağımsız veriler başka şeylere işaret etmiyorsa, birbiriyle yakın akraba organizmaların iki grubu tarafından paylaşılan özelliklerin, bunların atalarında ve ondan türemiş tüm soylarında paylaşıldığını (parsimoni yoluyla) tahmin edebiliriz. ("tahmin" kelimesinin, hem henüz gerçekleşmekte olan evrimsel değişikliklere hem de geçmişteki bilinmeyen olaylara gönderme yaptığına dikkat ediniz).

Bu yaklaşım, dinozorlar hakkında yeni tahminler yapmak için kullanılmıştır. Örneğin, kuşların iki ayak üzerinde yürüyen saurischia dinozorlarının bir grubu olan theropodlardan türemiş olduğuna ilişkin kanıt vardır. **Şekil 26.16**'da görüldüğü gibi, kuşların yaşayan en yakın akrabaları timsahlardır. Kuşlar ve timsahlar, çok sayıda özelliği paylaşmaktadır: dört odacıklı kalpleri vardır, territorial alanlarını savunmak ve eşlerini cezp etmek için "şarkı söylerler" (timsahların "şarkıları" feryat gibi olmasına karşın) ve yuva yaparlar. Hem kuşlar hem de timsahlar, *kuluçkaya yatarak* yumurtalarına bakarlar; bu, ebeveynin kendi vücudu ile yumurtalarını ısıtma davranışıdır. Kuşlar, yumurtalarının üzerine oturmak suretiyle kuluçkaya yatarlar, oysa timsahlar, boyunlarıyla yumurtalarının üstünü örterler. Herhangi bir özelliğin kuşlar ve timsahlar tarafından paylaşılıyor olmasının nedeni, bu özelliğin muhtemelen onların ortak atasında (Şekil 26.16'da mavi nokta ile işaretlenmiş) ve ondan türeyen soyların *tümünde* mevcut olmasıdır; biyologlar, dinozorların dört odacıklı kalpleri olduğu, şarkı söyledikleri, yuva yaptıkları ve kuluçkaya yattıklarını tahmin etmektedir.

Kalp gibi iç organlar nadiren fosilleşir; bu nedenle elbette ki dinozorların territorial alanlarını savunmak ve eşleri cezp etmek için şarkı söyleyip söylemediklerini belirlemek güçtür. Bununla birlikte, fosilleşmiş dinozor yumurtaları ve yuvaları, dinozorların kuluçkaya yattıklarına ilişkin tahminleri destekleyici kanıtlar sağlamıştır. İlk olarak, bir *Oviraptor* dinozorun yumurtası içerisinde yer alan fosil embriyosu bulundu. Bu yumurta, diğer fosiller arasında bulunanlarla özdeşti; aşağıda, kuluçkaya yatmış olan günümüz kuşlarının duruşuna benzer tarzda bir grup yumurta üzerinde çömelmiş bir *Oviraptor* ergini görülmektedir (**Şekil 26.17**). Araştırmacılar, bu ikinci fosil içerisinde korunmuş *Oviraptor* dinozorun, yumurtalarını korurken ya da onlar üzerinde kuluçkaya yatarken ölmüş olduğunu ileri sürmektedir. Bu çalışmadan çıkan sonuç -yani, di-



▲ Şekil 26.16 **Kuşlar ve onların yakın akrabalarının filogenetik ağacı.**

? *Bu ağaçta en bazalde yer alan takson hangisidir?*



(a) *Oviraptor* ve yumurtaların fosil kalıntıları. Yumurtaların çevresinde yer alan ve yumurtaları örten kemiklerin konumu, bu dinozorun yumurtalarının üzerinde kuluçkaya yatarken öldüğünü öngörmektedir.

(b) Dinozorun vücut pozisyonunun çizim resmi, fosil bulgular üzerine dayandırılmıştır.

▲ Şekil 26.17 **Bir filogenetik öngörü için fosillerin sağladığı destek: Dinozorlar yuva yapar ve yumurtaları üzerinde kuluçkaya yatarlar.**

nozorların yuva yaptığı ve kuluçkaya yattığı- yuva yapan ve yumurtalarının üzerine oturan diğer dinozor türlerinin varlığını gösteren ilave fosil kayıtlar sayesinde kuvvetlendirilmiştir. Sonuç olarak, dinozorlarda yuva ve kuluçkaya yatma ile ilgili fosil keşifleri, Şekil 26.16'da gösterilmiş olan filogenetik hipoteze dayalı tahminleri destekleyerek, hipotezin doğru olduğunu ileri süren bağımsız veriler sağlamaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 26.3

1. Mammalia sınıfına karşılık gelen daha büyük bir klad içerisindeki bir kladı ayırt etmek için kıl, kullanışlı bir karakter olabilir mi? Neden ya da neden değil?
2. Evrimsel akrabalık ilişkisinin en tutumlu ağacı, hatalı olabilir. Bu nasıl olabilir?
3. EĞER ÖYLE İSE? Hem Şekil 25.6 ve hem de Şekil 26.16'dan yararlanarak akrabalık ilişkilerini kapsayan bir filogenetik ağaç çiziniz. Geleneksel olarak, kuşların ve memelilerin dışında kalan tüm taksonlar, sürüngen olarak sınıflandırılır. Bu sınıflandırmayı, kladistik yaklaşım destekleyecek mi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 26.4

Bir canlının evrimsel geçmişi, onun genomunda saklıdır

Bu bölümde görmüş olduğunuz gibi, moleküler sistematik – akrabalık ilişkisini irdelemede nükleik asitlerin ya da diğer moleküllerin karşılaştırılması- evrimsel geçmişi izlemek için değerli bir yaklaşımdır. Moleküler yaklaşım, karşılaştırmalı anatomi gibi moleküler olmayan yöntemlerle belirlenemeyen filogenetik akrabalık ilişkilerini anlamamıza yardım eder. Örneğin, moleküler sistematik, hayvanlar ve mantarlar gibi morfolojik olarak karşılaştırmak için çok az ortak zemini olan gruplar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini gün ışığına çıkarmamıza yardım eder. Moleküler yöntemler, fosil kayıtları zayıf ya da hiç olmayan günümüzdeki organizma grupları arasındaki filogenileri yeniden oluşturmamıza izin verir. Moleküler biyoloji, sistematiğin evrimsel akrabalık ilişkileriyle ilgi alanının, tür seviyesinin çok üstünden altına kadar ve yaşam ağacının ana dallarından en küçük filizlerine kadar genişlemesine yardım etmiştir.

Farklı genler, aynı soy hattında bile, farklı hızda değişiklik geçirir. Sonuç olarak, moleküler ağaçlar, hangi genlerin kullanıldığına bağlı olarak kısa ya da uzun zaman periyotlarını temsil edebilir. Örneğin, ribozomal RNA'yı (rRNA) kodlayan DNA, nispeten yavaş değişir. Bu nedenle, bu genlerdeki DNA sekanslarının karşılaştırılması, yüzlerce milyonca yıl önce birbirinden farklılaşarak ayrılmış taksonlar arasındaki akrabalık ilişkisinin incelenmesi için kullanışlıdır. Örneğin rRNA sekanları ile ilgili çalışmalar, mantarların yeşil bitkilerden ziyade hayvanlara daha yakın akraba olduğuna işaret eder (bakınız Şekil 26.2). Buna zıt olarak, mitokondrial DNA (mtDNA), nispeten hızlı değişir ve yakın zamandaki evrimsel olayları incelemek için kullanılabilir. Bir araştırma ekibi, mtDNA sekanlarını kullanarak Yerli Amerikan grupları arasındaki akrabalık ilişkilerinin izini sürdü. Moleküler bulgular, Arizona'nın Pimaları, Mexico'nun Mayaları ve Venezuela'nın Yanomamilerinin birbirine yakın akraba olduğuna işaret eden diğer kanıtları destekledi; bunlar, muhtemelen, yaklaşık 15.000 yıl önce Bering kara köprüsüyle Asya'dan Amerika'ya geçen üç göç dalgasının ilkinden türemişlerdir.

Gen Duplikasyonları ve Gen Aileleri

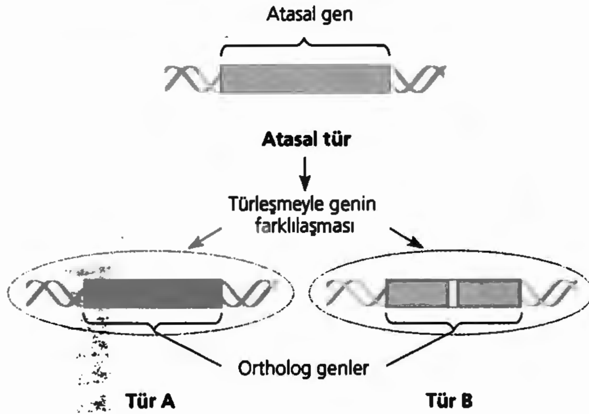
Moleküler sistematik, genom değişikliğinin evrimsel geçmişi hakkında neyi ortaya çıkarmıştır? Genomdaki gen sayısını artırarak evrimde özellikle önemli rol oynayan gen duplikasyonunu göz önüne alırsak, daha sonraki evrimsel değişiklikler için daha fazla fırsat yarattığını görürüz. Moleküler teknikler şimdi bizim, gen duplikasyonlarının filogenilerini ve bu duplikasyonların genom evrimi üzerindeki etkilerini izlememize izin vermektedir. Bu moleküler filogeniler, bir organizmanın genomu içerisindeki ilişkili gen grupları olan *gen aileleri* ile sonuçlanan tekrarlanmış duplikasyonların nedenini açıklar (bakınız Şekil 21.11). Bu tür duplikasyonların nedenini açıkladığımızda, homolog genlerin iki tipini ayırt ederiz: ortholog genler ve paralog genler. **Ortholog genler** (Yunancadan *orthos*, tam, doğru demek), farklı türlerde bulunur; ve onların divergensi, geriye doğru gidilerek türde üretildiği türleşme olaylarına kadar izlenebilir **(Şekil 26.18a)**. İnsanlarda ve köpeklerdeki sitokrom *c* genleri (bir elektron taşıma zincir proteinini kodlarlar), orthologdur. **Paralog genlerdeki** (Yunancadan *para*, paralel demek) homoloji, gen duplikasyonundan kaynaklanır; bu nedenle, bu genlerin çok sayıda kopyası tür içerisinde birbirlerinden ayrılmaktadır **(Şekil 26.18b)**. Bölüm 23'de, omurgalılarda çok sayıda gen duplikasyonu geçirmiş koku almacı genlerinin örneği ile karşılaştınız. Hem insanlar ve hem de fareler, 1000'den daha fazla sayıda bu paralog genlerden oluşmuş büyük ailelere sahiptir.

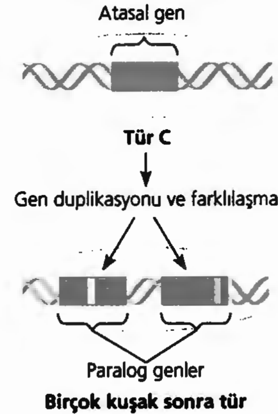
Ortholog genlerin, sadece türleşme meydana geldikten sonra, yani genler ayrı gen havuzlarında bulunmalarının ardından, birbirinden ayrılabildiklerini not ediniz. Örneğin, insanlarda ve köpeklerdeki sitokrom c genleri aynı işleve hizmet etmelerine karşın, insandaki genin sekansı, köpektekinden bu türlerin paylaştıkları son ata zamanında ayrılmıştır. Diğer taraftan paralog genler, genom içerisinde birden daha fazla sayıda kopyaya sahip olduğundan tür içerisinde farklılaşarak birbirinden ayrılabilir. İnsanda koku almacı gen ailesini oluşturan paralog genler, diğerlerinden, uzun evrimsel geçmişimiz süresince farklılaşarak ayrılmıştır. Onlar şimdi, yiyecek kokularından eşey feromonlarına kadar değişen çok çeşitli moleküllere duyarlılık gösteren proteinleri belirlemektedir.

Genom Evrimi

Şimdi, kendimizinki dahil farklı organizmaların tüm genomlarını tartışabiliriz; iki model ortaya çıkmıştır. Birincisi, fark-

▼ **Şekil 26.18 Homolog genlerin iki çeşidi.** Renkli bantlar, baz sekansında farklılıkların birikmiş olduğu gen bölgelerine işaret etmektedir.





lılaşarak uzun süre önce birbirinden ayrılmış soy hatları, ortholog genleri paylaşabilir. Örneğin, 65 milyon yıl önce birbirinden ayrılmış olan fare ve insan hattını düşündüğümüzde, insan ve fare genlerinin %99'u orthologdur. Ve, 1 milyar yıllık divergent evrime karşın insan genlerinin %50'si mayanın genleriyle orthologdur. Böyle ortaklıklar, birbirinden çok farklı organizmaların niçin yine de birçok biyokimyasal ve gelişimsel yolu paylaştıklarını açıklar.

İkinci olarak, fenotipik olarak kompleksliği düşündüğümüzde bir türün gen sayısının duplikasyonla aynı oranda artmadığı anlaşılmaktadır. İnsanlar, büyük kompleks bir beyne ve vücudunda 200'den daha fazla çeşitte dokuya sahip olmasına karşın, bir hücreli bir ökaryot olan mayadakinden sadece dört kata daha fazla sayıda gene sahiptir. Bunun nedeni, birçok insan geninin, mayanın genlerine göre daha çok amaçlı olmasıdır: Tek bir insan geni, değişik vücut dokularında farklı işlevler gören çoklu proteinler kodlayabilir. Bu genomik çok yönlülüğe ve fenotipik varyasyona neden olan mekanizmaları ortaya çıkarmak, heyecan verici bir olaydır.

KAVRAM KONTROLÜ 26.4

1. İki türün proteinlerinin karşılaştırılması, türlerin evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında nasıl veri sağlayabildiğini açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Varsayalım ki A geni, 1.ve 2.türlerde orthologdur; B geni ise 1.türde A genine paralogdur. Birbirini izleyen öyle iki evrimsel olay ileri sürün ki, takip eden durumla sonuçlansın: A ve B genleri henüz birbirlerinden çok az farklılık göstermesine karşın A geni türler arasında önemli derecede farklılık göstermektedir.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 18.13'ü (s.363) tekrar gözden geçiriniz; ondan sonra, belirli bir genin bir organizmanın farklı dokularında nasıl farklı işlevler görebildiğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **26.5**

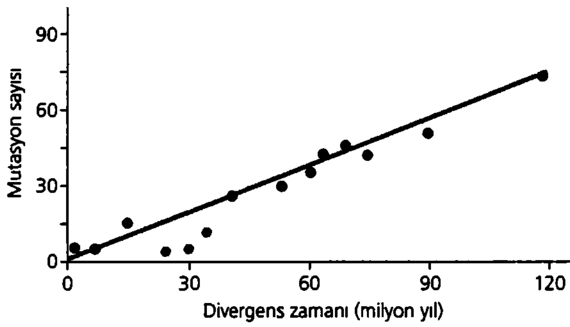
Moleküler saat, evrimsel zamanı izlemeye yardım eder

Evrimsel biyolojinin uzun vadeli amaçlarından bir tanesi, fosil kayıtları olmayanları da kapsayan tüm organizmalar arasındaki akrabalık ilişkilerini anlamaktır. Moleküler filogenileri fosil kayıtların ötesine genişlettiğimiz zaman, değişmenin moleküler düzeyde nasıl olduğu konusunda önemli bir varsayıma güvenmeliyiz.

Moleküler Saatler

Biz daha önce, araştırmacıların, Hawaii gümüşi kılıç bitkilerinin ortak atasının yaklaşık 5 milyon yıl önce yaşadığını tahmin ettiklerinden bahsetmiştik. Onlar bu tahmini nasıl yaptı? Onlar, **moleküler saat** kavramına güvendiler; evrimsel değişikliğin kesin zamanını ölçmek için mihenk taşı, genomların sabit bir hızda değişim geçirdiği anlaşılan bazı genlerin ve diğer bölgelerin üzerindeki gözlemlere dayanmaktadır. Moleküler saatin temelini oluşturan varsayım, türlerin, kendi ortak atalarından dallandıklarından bu yana (birbirlerinden ayrılma zamanı) geçmiş olan zamana oranla ortholog genlerde değişimle birbirinin yerini alan nükleotid sayısıdır. Paralog genlerin durumunda, yer değiştirme sayısı, atasal genin duplikasyonundan beri geçmiş olan zamana oranıdır.

Güvenilir ortalama evrimleşme hızına sahip bir genin moleküler saatini, genetik farklılıkların sayısını -örneğin, nükleotid, kodon ya da amino asit farklılıkları- fosil kayıtlardan bilinen evrimsel dallanma noktalarının tarihlerine karşı grafiğe dökmek suretiyle ayarlayabiliriz (**Şekil 26.19**). Böyle grafiklerden elde edilen ortalama genetik değişim hızı, daha önce tartışılan gümüşi kılıç bitkilerinin kökeninde olduğu gibi, fosil kayıtlardan anlaşılamayan olayların tarihlerini tahmin etmede kullanılabilir.



▲ **Şekil 26.19 Memeliler için bir moleküler saat.** Yedi proteinle ilgili biriktirilmiş olan mutasyonları sayısı, çoğu memeli türü için zaman içinde tutarlı bir şekilde artmıştır. Yeşil renkli üç veri, primat türlerini temsil etmektedir; bunların proteinlerinin, diğer memelilerinkine göre daha yavaş değişiklik geçirdiği görülmektedir. Her bir veri noktası için birbirinden ayrılma (divergens) zamanı, fosil kanıtlara dayandırılmıştır.

? *Yedi proteindeki toplam 30 mutasyonlu bir memeli için divergens zamanını tahmin etmede bu grafiği kullanınız.*

Elbette ki hiçbir gen, çok hassas bir şekilde zamanı işaretlemez. Gerçi, genomların bazı kısımları, saat gibi sürekli işleyen bir tarzda değil düzensiz atılımlarla evrimleşmiş olduğu görülmektedir. Güvenilebilir moleküler saat olarak çalıştığı sanılan genler bile, oldukça düzgün bir *ortalama* değişim hızı sergilemekte ve sadece istatistiksel anlamda kesinlik vermektedir. Zamanla, ortalama hızdan sapma olabilir. Ayrıca, aynı gen, farklı organizma gruplarında farklı hızda değişim geçirebilir. Ve hatta, saat gibi çalışan genler arasında saatin hızı, bir genden bir diğerine büyük ölçüde değişebilir; bazı genler, diğerlerinden milyon kez daha hızlı değişim geçirir.

Nötral Teori

Değişimde gözlenen bu düzenlilik, bizim bazı genleri moleküler saat olarak kullanma olasılığımızı artırır. Bu sekanslardaki değişikliklerin çoğu, genetik sürüklenmeyle bir populasyonda tespit edilmiş duruma gelmiş mutasyonlardan kaynaklanmaktadır (bakınız Bölüm 23) ve değişiklikler, seçilim açısından nötraldır - yani, ne faydalı ne de zararlıdırlar. Japonya Ulusal Genetik Enstitüsünden Motoo Kimura, ve Berkeley'deki Kaliforniya Üniversitesinden Jack King ve Thomas Jukes, 1960'lı yıllarda bu **nötral teoriyi** açıklayan makaleler yayınladı. Bu teori, genlerdeki ve proteinlerdeki çoğu evrimsel değişikliğin, uyum üzerine hiçbir etkisi olmadığı ve onun için doğal seçilimden etkilenmediğini açıklamaktaydı. Kimura, birçok yeni mutasyonun zararlı olduğuna ve çabucak ortamdan uzaklaştırıldığına işaret etti. Fakat eğer arta kalanların bir çoğu nötral ise ve uyum üzerine etkisi azsa ya da yoksa, o zaman moleküler değişim hızı, gerçekten de bir saat gibi düzenli olacaktır. Farklı genler için saat hızındaki farklılıklar, genin ne kadar önemli olduğunun fonksiyonudur. Eğer bir genin belirlediği amino asitlerin tam sırası, yaşamak için elzem ise, mutasyonal değişikliklerin çoğu zararlı olacaktır ve sadece birkaç tanesi nötral olacaktır. Fakat, eğer amino asitlerin tam sekansı çok önemli değilse, yeni mutasyonların birkaçı zararlı olacak, daha fazlası nötral olacaktır. Böyle genler, daha çabuk değişir.

Moleküler Saatlerle İlgili Problemler

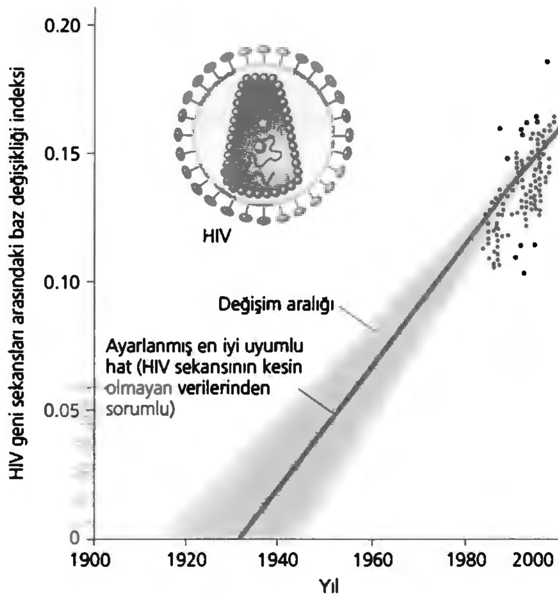
Gerçekte, moleküler saatler, nötral teorinin tahmin ettiği gibi düzenli çalışmaz. Düzensizliklerin çoğu, büyük olasılıkla, bazı DNA değişikliklerini diğerlerine karşı hoş gören doğal seçmenin sonucudur. Sonuç olarak, bazı bilim insanları, evrimi zamanlamak için moleküler saatlerin kullanılmasına kuşkuyla bakmaktadır. Onların şüpheciliği, nötral genetik varyasyonun DNA'daki bazı çeşitliliklerden sorumlu olabileceği konusundaki geniş tartışma nedeniyledir. Gerçektende kanıtlar, *Drosophila simulans* ve *D. yakuba* isimli iki *Drosophila* türünün proteinlerindeki amino asit farklılıklarının hemen hemen yarısının, nötral olmayıp yönelik doğal seçme sonucunda oluştuğuna işaret etmektedir. Fakat, doğal seçmenin yönü, uzun zaman periyodu boyunca tekrar tekrar değişebileceğinden (ve bu nedenle ortalamadan sapma olabilir), doğal seçme geçiren bazı genler, geçmiş olan sürenin ancak yaklaşık belirteçleri olarak hizmet edebilir.

Araştırmacılar, moleküler saatleri, fosil kayıtlar tarafından kaydedilmiş olan zaman süresinin ötesine genişlettiklerinde başka bir soru ortaya çıkar. Bazı fosiller 3 milyar yıldan yaşlı olmasına karşın, bunlar çok nadirdir. Yoğun fosil kayıtları, sadece 550 milyon yıl öncesine uzanmaktadır; fakat, moleküler saatler, milyar ya da daha fazla yıl önce meydana gelmiş olan evrimsel dallanmalara tarih koymada kullanılmıştır. Bu tahminler, saatlerin tüm zaman boyunca sabit hızda çalıştığını varsaymaktadır. Böyle tahminler, son derece şüphelidir.

Bazı durumlarda, sadece bir ya da birkaç genden ziyade (çoğunlukla yapıldığı gibi) birçok gen kullanıp moleküler saatlerin kalibrasyonu yapılarak problemlerden sakınılabilir. Zaman içerisinde doğal seçmeye ya da diğer faktörlere uygun olarak ortaya çıkan evrimsel hızdaki dalgalanmalar, çok sayıda gen kullanılarak, ortalamanın dışına alınabilir. Örneğin bir grup araştırmacı, 658 nükleer gen için yayınlanmış sekans verilerinden omurgalı evriminin moleküler saatlerini inşa etmişlerdir. Geniş bir zaman periyoduna (yaklaşık 600 milyon yıl) ve doğal seçmenin bu genlerin bir kısmını muhtemelen etkilemiş olduğu gerçeğine rağmen, birbirinden ayrılma zamanının tahmini, fosillere dayalı tahmin ile yakından uyuşmaktadır.

Bir Moleküler Saat Uygulama: HIV'in Kökeni

Araştırmacılar, insanlardaki HIV infeksiyonunun kökenini tarihlemede moleküler saati kullanmıştır. Filogenetik analizler, AIDS'e neden olan HIV virüsünün şempanzeler ve diğer primatları enfekte eden virüslerden türediğini gösterdi. Bu virüslerin çoğu, onların yerli konaklarında AIDS benzeri hastalıklara yol açmaz). HIV, insanlara ne zaman sıçradı? Buna basit bir cevap yoktur; çünkü, virüs insanlara birden fazla kez yayılmıştır. HIV'in çoklu orijini, virüsün çeşitli suşlarında (genetik tiplerinde) yansıtılmıştır. HIV'in genetik madde-



▲ **Şekil 26.20 Moleküler saat ile HIV-1 M'nin kökeninin tarihlenmesi.** Siyah veri noktaları, hastalardan alınan kan örneklerindeki HIV geninin DNA sekansı üzerine dayandırılmıştır. (Bu bireylerin HIV geni sekanslarının ne zaman ortaya çıkmış olduğuna ilişkin tarihler, kesin olarak bilinmemektedir, çünkü bu kişiler, hastalık belirtileri ortaya çıkmadan yıllar öncesinde virüse taşıyıcılık yapabilir). 1980'li ve 1990'lı yıllardaki gen değişim hızları, virüsün 1930'lu yıllarda ortaya çıkmış olduğunu öngörmektedir.

si, RNA'dan yapılmıştır; ve diğer RNA virüsleri gibi, çok çabuk değişime uğrar.

İnsandaki en yaygın suş, HIV-1 M'dir. En ilk ortaya çıkmış HIV-1 M enfeksiyonunun yerini belirlemek için, araştırmacılar, 1959 yılında alınmış örnekler dahil epidemi sırasında çeşitli zamanlarda elde edilen virüs örneklerini karşılaştırdı. Gen sekanslarının karşılaştırılması, virüslerin saat benzeri tarzda değişim geçirdiğini ortaya koydu (**Şekil 26.20**). Zaman olarak geriye doğru tahmin yapmada kullanılan moleküler saat, HIV-1 M suşunun insanlara ilk kez 1930'lu yıllarda yayıldığına işaret etmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 26.5

1. Moleküler saat nedir? Hangi varsayımlar, moleküler satın kullanılmasını vurgular?.
2. **BAĞLANTI KUR** Kavram 17.5'i tekrar gözden geçiriniz (ss. 344-346). Daha sonra, bir organizmanın DNA'sında, henüz organizmanın uyumu üzerinde etkisi olmamış, kaç tane baz değişikliği olabildiğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir moleküler saatin, iki taksonu 80 milyon yıl önce birbirinden ayrıldıklarını belirlediğini; ancak, fosil kanıtların bu iki taksonun en az 120 milyon yıl önce birbirinden ayrılmış olduğunu gösterdiğini varsayalım. Bunun nasıl olabildiğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 26.6

Yeni bilgiler, yaşam ağacı hakkındaki bildiklerimizi sürekli olarak gözden geçirmemizi sağlar

Şekil 26.1'deki pullu-ayağın, yılanlardan değil bacaksız kertenkelelerin farklı bir soy hattından evrimleşmiş olduğunun keşfedilmesi, sistematiğin canlıların çeşitli formlarının evrimsel akrabalık ilişkilerini yeniden yapılandırmada nasıl kullanıldığının bir örneğidir. Son yıllarda, moleküler sistematik sayesinde yaşam ağacının çok derin dalları hakkında bile fikir sahibi olmuş durumdayız.

İki Kingdomdan Üç Domaine

İlkin taksonomistler, bilinen tüm canlı türlerini bitkiler ve hayvanlar olmak üzere iki kingdom (alem) içerisinde sınıflandırmıştır. Oldukça çeşitlilik gösteren mikrobiyal dünyanın keşfiyle bile iki kingdomlu sistem varlığını sürdürmüştür: Taksonomistlerin sert hücre duvarına sahip bakterileri, bitki kingdomu içerisine yerleştirmiş olduğunu not ediniz. Kloroplasta sahip ökaryotik bir hücreli organizmalar da bitki olarak düşünüldü. Mantarlar da bitki olarak sınıflandırıldı; çünkü çoğu mantar, bitkiler gibi hareket etme yeteneğinden yoksundur (hiçbir zaman unutmamak gerekir ki, mantarlar fotosentez yapamaz ve bitkilerle yapısal olarak çok az ortak özelliği vardır!). İki kingdomlu sistemde, besinleri yiyen ve hareket eden birhücreli ökaryotlar –protozoa- hayvan olarak sınıflandırıldı. Böylece hareket eden ve fotosentez yapan *Euglena* gibi canlılar, hem botanikçiler ve hem de zoologlar tarafından sahip çıkılarak her iki kingdomda da gösterilmiştir.

İki kingdomdan daha fazla kingdom içeren taksonomik şema, birçok biyolog tarafından onaylandığında 1960'lı yılların sonlarına doğu geniş kabul gördü. Bu kingdomlar, Monera (prokaryotlar), Protista (çoğunluğu birhücreli organizmalardan oluşan çeşitlilik gösteren bir kingdom), Plantae, Fungi ve Animalia şeklindedir. Bu sistem, prokaryotik ve ökaryotik olmak üzere birbirinden farklı iki temel hücre tipinin olduğunun altını çizmiştir, ve prokaryotları tüm ökaryotlardan ayırarak Monera adı verilen kendi kingdomu içerisine yerleştirmiştir.

Bununla birlikte, genetik veriler üzerine dayandırılan filogeniler, bu sistemle birazdan göreceğimiz sorunu ortaya çıkarmaya başladı: Bazı prokaryotlar, ökaryotlarla olan farklılıklar kadar birbirlerinden farklılık göstermektedir. Böyle zorluklar biyologların, üç domain sistemini benimsemesine neden oldu. Üç domain - Bacteria, Archaea ve Eukarya- kingdom düzeyinden daha yukarıda yer alan taksonomik düzeydir. Bu domainlerin geçerliliği, çok sayıda çalışma tarafından desteklenmiştir; bunlar arasında 100'e yakın sekansı tamamıyla çıkarılmış genomu analiz eden çalışma da vardır.

Bacteria domaini, günümüzde prokaryotlar olarak bilinen, kloroplast ve mitokondriye yakından akraba olan bakterileri de içeren organizmaların çoğunu kapsar. İkinci domain olan Archaea, çok çeşitli ortamlarda yaşam süren oldukça çeşitlilik gösteren prokaryotik organizmalardan oluşur. Bazı Archaea üyeleri, enerji kaynağı olarak hidrojeni kullanabilir; diğer-

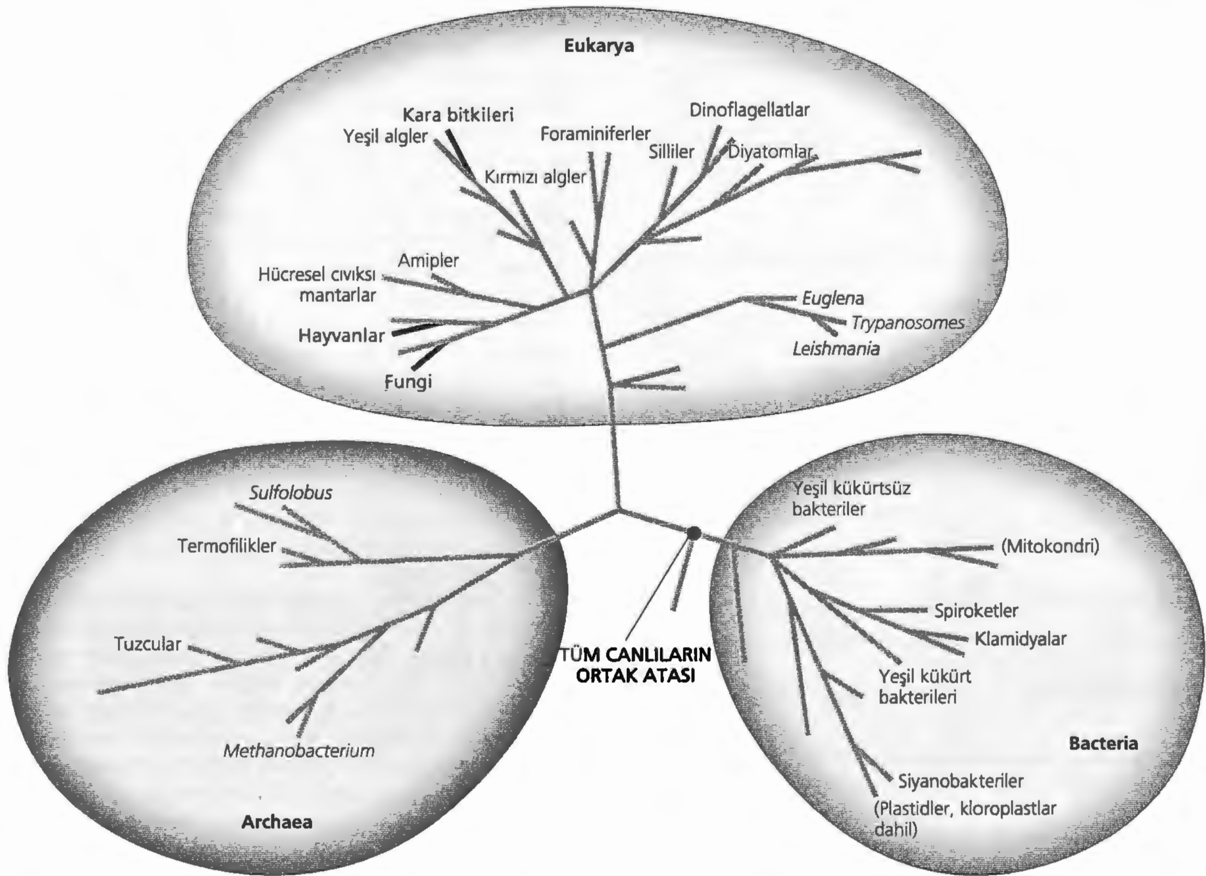
leri yerkabuğunda bulunan doğal gaz birikintilerinin ana kaynağıdır. Bölüm 27'de okuyacağınız gibi bakteriler, arkelerden birçok yapısal, biyokimyasal ve fizyolojik özellik bakımından farklılık gösterir. Üçüncü domain Eukarya, gerçek çekirdek içeren hücrelere sahip olan tüm organizmalardan oluşmuştur. Bu domain, birhücreli birçok organizma grubunu (bakınız Bölüm 28), çok hücreli bitkileri (bakınız Bölüm 29 ve 30), mantarları (Bölüm 31) ve hayvanları (Bölüm 32-34)) kapsar. **Şekil 26.21**, üç domain için bir olası filogenetik ağacı ve onların kapsadığı birçok soy hattını göstermektedir.

Üç domain sistemi, yaşam tarihinin çoğunun birhücreli organizmalar hakkında olduğu gerçeğinin altını çizmektedir. İki prokaryotik domain, tamamıyla birhücreli organizmalardan oluşmuştur; Eukarya da bile sadece kırmızı renkle gösterilmiş olan dallarda (bitkiler, mantarlar ve hayvanlar) çok hücreli organizmalar baskındır. Taksonomistler tarafından önceleri tanımlanmış olan beş kingdomu, çoğu biyolog, Plantae, Fungi ve Animali şeklinde –fakat Monera ve Protista yok- tanımaya devam etmektedir. Monera kingdomu üyeleri iki farklı domainde yer aldığından bu kingdomun kullanım süresi dolmuştur. Bölüm 28'de okuyacağınız gibi, Protista kingdomu polifiletik olduğundan, - Protista içerisinde, diğer birhücrelilerden daha çok bitkilere, mantarlara ve hayvanlara daha yakın akraba olan üyeler vardır- parçalanarak küçültülmüştür.

Tüm Canlıların Basit Soy Ağacı

Şekil 26.21'de gösterilmiş olan evrimsel akrabalık ilişkileri, basit bir ağaç şeklinde özetlenebilir (açıklamalı şekle bakınız). Bu ağaçta, canlıların tarihindeki ilk büyük ayrılma, bakteriler diğer canlılardan ayrıldığında olmuştur. Eğer bu ağaç doğruysa, ökaryotlar ve archea birbirlerine, bakterilere göre daha yakın akrabadır.

Canlıların soy ağacının bu şekilde yeniden yapılandırılması, büyük ölçüde, ribozomların yapı elemanı olan RNA'yı kodlayan rRNA genlerinin sekans karşılaştırmasına dayanmaktadır. Ribozomlar, hücrelerin çalışmasında temel olduklarından, rRNA genleri öylesine yavaş değişmişlerdir ki uzak-



▲ **Şekil 26.21 Canlıların üç domaini.** Burada gösterilen filogenetik ağaç, rRNA gen sekansı üzerene dayandırılmıştır. Dal uzunlukları, her soy hattındaki genetik değişiklik miktarıyla orantılıdır. (Şekli basitleştirmek için, sadece bazı dallar işaretlenmiştir). Bu diyagramda, Eukarya içerisinde çok hücreli organizmaların (bitkiler, mantarlar ve hayvanlar) baskın durumda olduğu soy hatları, kırmızı renkli gösterilmiştir. Diğer tüm soy hatları, sadece ya da öncelikle bir hücreli organizmalardan oluşmuştur..

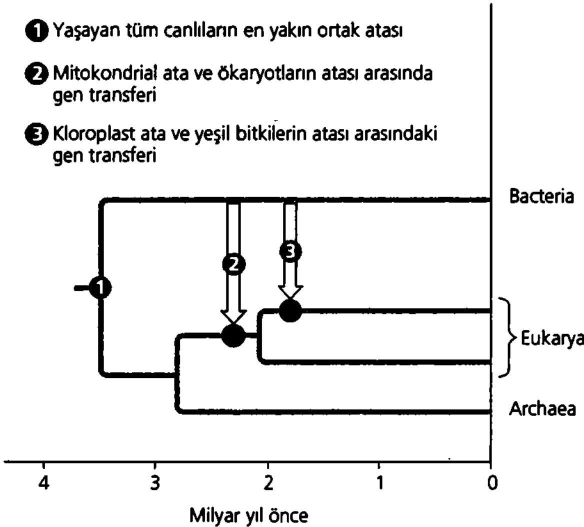
ÇİZİNİZ *Bu ağacı, her biri bir domain için olmak üzere toplam üç dalı olan horizontal ağaç olarak yeniden çiziniz. Hangi domain ilk olarak ayrılır? Hangisi Eukarya domainine kardeş domaindir?*

tan akaraba organizmalar arasındaki homolojiler halen daha saptanabilmektedir- bu olay bu genleri, yaşam tarihinin derinlerinde kalan dalları arsındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini belirlemede çok kullanışlı kılmaktadır. Bununla birlikte, başka genler, farklı akrabalık ilişkilerini ortaya çıkarır. Örneğin, araştırmacılar, mayaların (birhücreli ökaryot) metabolizmasını etkileyen genlerin birçoğunun Archaea domainindeki genlerden daha çok Bacteria domainindeki genlere benzerlik gösterdiğini buldular- bu bulgu, ökaryotların archaeaya göre bakterilerle daha yakın ortak atayı paylaşabileceğini çağrıştırır.

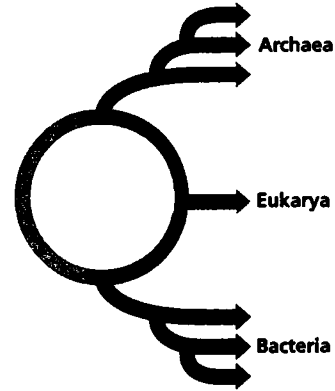
Üç domainden gelen tam genomların karşılaştırılması, farklı domainlerde yer alan organizmalar arasında genlerin önemli ölçüde hareket ettiklerini göstermektedir (**Şekil 26.22**). Bu olay, **yatay (horizontal) gen transferi** ile gerçekleşmiştir. Bu süreçte genler, bir genomdan diğer bir genoma, aktarılabilir elmanlar ve plazmidlerin değiş-tokuş edilmesiyle, viral enfeksiyonlarla (bakınız Bölüm 19), ve belkide organizmaların kaynaşmasıyla aktarılır. Yakın zamanda yapılmış bir araştırma, yatay gen transferinin önemli olduğu konusundaki görüşü kuvvetlendirmiştir. Örneğin 2008 analiz, 181 prokaryotik genomdaki genlerin ortalama olarak %80'nin evrimleşme sürecinin bazı noktalarında türler arasında yer değiştirmiş olduğuna işaret etti. Filogenetik ağaçlar, genlerin bir kuşaktan diğer kuşağa dikey (vertikal) olarak aktarıldığı varsayımına dayandığından böyle yatay transfer olaylarının olması, farklı genleri kullanarak ağaç oluşturmanın neden tutarsız sonuçlar verebildiğini açıklamaya yardım eder.

Canlıların Ağacı Gerçekte Halka mıdır?

Sayfa 534-535'de kendisiyle röportaj yapılan W. Ford Doolittle'nin de aralarında yer aldığı bazı biyologlar, yatay



▲ **Şekil 26.22 Canlıların tarihinde yatay (horizontal) gen transferinin rolü.** Bu ağaç, horizontal gen transferinin iki büyük olayını göstermektedir; bu olayların tarihleri kesin değildir. Bu şekilde çok sayıda olayın olduğu, bilinmektedir. (Ağaç horizontal olduğundan, "horizontal" transferi gösteren oklar, burada dikeydir).



▲ **Şekil 26.23 Canlıların halkası.** Bu hipoteze göre, ökaryot soy hattı (turuncu), ilkin arkelerin (yeşil) ilkin bakterilerle (mor) kaynaşmasından ortaya çıkmıştır. Böyle bir olay, canlıların ağacıyla değil ancak "canlıların halkasıyla" uyuşmaktadır. Üç büyük domain (Archaea, Eukarya ve Bacteria), bu halkadan türemiş ve günümüzde gözlemlediğimiz muhteşem canlı çeşitliliğini vermiştir.

gen transferinin öylesine yaygın olduğunu ve canlıların erken tarihinin, Şekil 26.22'deki gibi basit ikiye (dikotom) dallanan ağaç gibi değil birbiriyle bağlantılı dallardan oluşan karmaşık bir ağı temsil ettiğini iddia etmektedirler. Diğerleri, ilkin organizmalar arasındaki akrabalık ilişkilerinin bir ağaçla değil bir halka ile daha iyi temsil edileceğini ileri sürerler (**Şekil 26.23**). Yüzlerce gen üzerine dayanan bir analizde, bu araştırmacılar ökaryotların, ilkin bir bakteri ve ilkin archaea üyesi arasındaki bir kaynaşmadan doğduğunu varsaydılar. Eğer bu doğruysa, ökaryotlar bakterilere *ve* archaea üyelerine eş zamanlı olarak oldukça yakından akrabadır – böyle bir evrimsel akrabalık ilişkisi, canlıların ağacında resmedilemez; fakat, canlıların *halkası* şeklinde resmedilebilir.

Bilim insanları, yaşam tarihindeki erken adımların en iyi şekilde ağaç şeklinde, halka şeklinde ya da karmaşık bir ağ şeklinde mi olup olmadığı konusundaki tartışmalara devam etmesine karşın, yakın zamanlarda, daha sonraki dönemlerde ortaya çıkmış evrimsel olaylar hakkında heyecan verici birçok keşif yapılmıştır. Bu ünitedeki bölümlerin geri kalan kısmında, Yeryüzünün ilkin sakinleri olan prokaryotlardan başlayarak böyle keşifleri inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 26.6

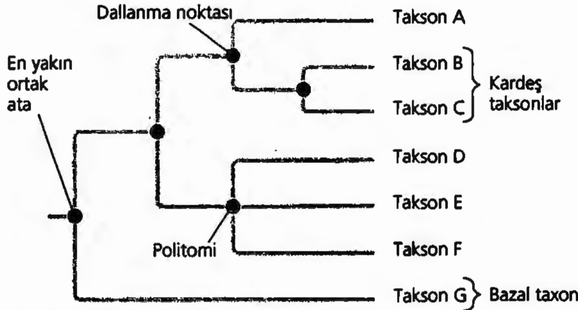
1. Monera kingdomu, neden artık geçerli bir takson olarak düşünülmüyor ?
2. Farklı genler üzerine dayanan filogenilerin, tüm yaşam ağaçları için neden farklı dallanma modelleri verebileceğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bacteria, Archaea ve Eukarya domainleri için evrimsel akrabalık ilişkilerini gösteren üç tane olası dikotom dallanan ağaç çiziniz. Bu ağaçlardan ikisi, genetik veriler tarafından desteklenmiştir. Üçüncü ağacın böyle bir desteği alabilmesi olası mıdır? Cevabınızı açıklayınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 26.1

Filogeniler, evrimsel akrabalık ilişkilerini gösterir (ss. 537-540)

- Linnaeus'nin **binomial** sınıflandırma sistemi, organizmalara iki kısımdan oluşan bir isim verir: **cins** ismi artı türe özgü isim.
- Linnaeus sisteminde, türler gittikçe daha büyük taksonlar içerisinde gruplanır: Akraba cinsler, aynı familyaya, familyalar takımlara, takımlar sınıflara, sınıflar şubelere, şubeler kingdomlara ve (son zamanlarda) kingdomlarda domainlere yerleştirilir.
- Sistematikçiler, evrimsel akrabalık ilişkilerini dallanan **filogenetik ağaçlar** çizerek gösterirler. Birçok sistematikçi, sınıflandırmanın tamamıyla evrimsel akrabalık ilişkileri üzerine dayandırılmasını önermektedir.



- Dal uzunlukları, zaman ile ya da genetik değişikliğin miktarıyla orantılı olmadıkça, filogenetik ağaç, sadece türeyiş modeline işaret eder.
- Bir tür hakkında öğrenilen bilgilerin çoğu, onun evrimsel tarihinden öğrenilebilir; bundan dolayı, filogeniler, geniş uygulama alanlarında kullanışlıdır.

? *İnsanlar ve şempanzeler, kardeş türlerdir. Bunun ne anlama geldiğini açıklayınız.*

KAVRAM 26.2

Filogeniler, morfolojik ve moleküler verilerden sonuç çıkarır (ss. 540-542)

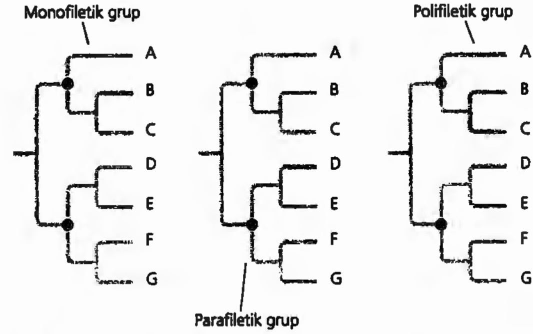
- Benzer morfolojilere ya da DNA sekanslarına sahip organizmalar, çok farklı yapıya ve genetik sekansa sahip organizmalara göre çok daha yakından akraba olabilir.
- Filogeniden anlam çıkarmak için **homoloji** (paylaşılan ortak ataya dayalı benzerlik) **analojiden** (konvergent evrime uygun olarak gelişmiş benzerlik) ayırt edilmelidir.
- Karşılaştırılabilir DNA sekanslarını karşılaştırmada ve uzun yıllar önce birbirinden ayrılmış taksonlar arasındaki tesadüfi eşleşmelerden gelen moleküler homolojileri belirlemek için bilgisayar programları kullanılır.

? *Filogenileri yorumlamak için neden homolojileri analojilerden ayırt etmek önemlidir?*

KAVRAM 26.3

Paylaşılan karakterler, filogenetik ağaçların oluşturulmasında kullanılır (ss. 542-548)

- **Klad**, bir atasal tür ve ondan türemiş tüm soyları içeren monofiletik bir gruptur.
- Kladlar, **paylaşılan türemiş karakterleriyle** ayırt edilebilirler.



- Dal uzunlukları, evrimsel değişiklik miktarları ya da zamana orantılı olarak çizilebilir.
- Filogeniler arasında, en tutumlu ağaç, en az evrimsel değişme isteyen ağaçtır. En olası ağaç, en olası değişiklik modeline dayanan ağaçtır.
- Çok iyi desteklenmiş filogenetik hipotezler, çok fazla veri ile tutarlılık gösterir.

? *Filogenilerden anlam çıkarmak için paylaşılan türemiş karakterlerin kullanılmasının mantığını açıklayınız.*

KAVRAM 26.4

Bir canlının evrimsel geçmişi, onun genomunda saklıdır (ss. 548-549)

- **Ortholog genler**, türleşme sonucu olarak farklı türlerde bulunan homolog genlerdir. **Paralog genler**, gen duplikasyonu sonucunda oluşan, tür içerisindeki homolog genlerdir; böyle genler birbirlerinden farklılaşabilir ve potansiyel olarak yeni bir fonksiyon kazanırlar.
- Uzaktan akraba olan türler, ortholog genlere sahip olabilir. Organizmalardaki gen sayısındaki küçük varyasyonun kompleksllkte değişikliğe yol açması, genlerin değişken olduğunu ve çoklu işleve sahip olabileceğini akla getirmektedir.

? *Filogeniler yeniden yapılandırıldığı zaman, ortholog genlerle mi yoksa paralog genlerle mi karşılaştırma yapmak daha iyidir? Açıklayınız.*

KAVRAM 26.5

Moleküler saatler, evrimsel zamanı izlemeye yardım eder (ss. 549-551)

- DNA'nın bazı bölgeleri, **moleküler saat** olarak hizmet etmeye yetecek kadar düzenli bir hızda değişir; bu genetik değişimlerin miktarı, geçmişteki evrimsel olayların tarihini tahmin etmede kullanılır. Diğer DNA bölgeleri, daha az tahmin edilebilir şekilde değişir.
- Moleküler saat analizleri, HIV'in en yaygın suşunun 1930'lu yıllarda primatlardan insanlara sıçradığını bildirmektedir.

? *Moleküler saatlerin bazı varsayımlarını ve sınırlamalarını tanımlayınız.*

KAVRAM 26.6

Yeni bilgiler, yaşam ağacı hakkındaki bildiklerimizi sürekli olarak gözden geçirmemizi sağlar (ss. 551-553)

- Geçmişteki sınıflandırma sistemleri, Bacteria, Archaea ve Eukarya adı verilen üç büyük **domainden** oluşan yaşam ağacının günümüzdeki görüşüne yol vermiştir.

- rRNA genleri üzerine dayanan filogeniler, ökaryotların archaea grubuna en yakın akraba olduğunu ileri sürerken, bazı diğer genlerden gelen veriler, bakterilere daha yakın akraba olduğunu önermektedir.
- Diğer genetik analizler ökaryotların, bakteri ve arkelerin kaynaşmasından doğduğunu ileri sürmektedir; "yaşam halkasının" ortaya çıkmasına yol açan bu olayda ökaryotlar, bakterilerle ve archaea grubu ile eşit yakınlıkta akrabadır.

? *Neden beş kingdomlu sistem terk edilerek üçlü domain sistemi kullanılmaktadır?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

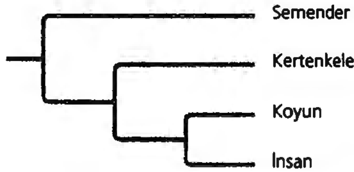
1. Şekil 26.4'de Canidae ile aynı ortak atadan türeyen benzer kapsamlı takson aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Felidae d. Canis
   b. Mustelidae e. Lutra
   c. Carnivora

2. Yaşayan üç tür olan X, Y ve Z, ortak ata olan T'yi, soyu tükenmiş U ve V türleriyle birlikte paylaşmaktadır. T, X, Y ve Z türlerini içine alan (fakat U ve V'yi almayan) bir gruplama, aşağıdakilerden hangisini oluşturur?
   a. geçerli bir takson. d. parafiletik grup.
   b. monofiletik klad. e. polifletik grup.
   c. U türünün dış grup olduğu bir iç grup.

3. Kuşlar ve memelileri karşılaştırırken dört üyeye sahip olmaları,
   a. paylaşılan atasal karakterdir.
   b. paylaşılan türemiş bir karakterdir.
   c. kuşları memelilerden ayıran yararlı bir karakterdir.
   d. homolojiden çok analojiye örnektir.
   e. kuş türlerini sınıflandırmak için kullanılabilecek bir karakterdir

4. Filogenetik bir ağaç oluşturmak için parsimoni ilkesi nasıl uygulanır?
   a. Tüm evrimsel değişiklikleri eşit olasılıkla taşıyan ağacı seçeriz.
   b. Olabildiğince en fazla paylaşılan türemiş karakterleri temel alan dallanma noktalarına sahip ağacı seçeriz.
   c. Evrim için en basit açıklamaları sağladığından yalnızca fosil kayıtlara dayalı filogenetik ağaçları kullanırız.
   d. Hem DNA dizisi karşılaştırmaları hem de morfolojik karakterler açısından en az evrimsel değişikliği ifade eden ağacı seçeriz.
   e. En az dallanma noktasına sahip ağacı seçeriz.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ



5. Bu ağaç esas alındığında hangi ifade doğru değildir?
   a. Semender hattı bazal taksondur.
   b. Semenderler, kertenkele, koyun ve insandan oluşan gruba kardeş gruptur.
   c. Semenderler, koyunla, insana akraba olduğu kadar yakından akrabadır.
   d. Kertenkeleler, insana göre semenderlere daha yakından akrabadır.
   e. Renkli kısımdaki grup, parafiletiktir.

6. Kediler için filogenetik bir ağaç oluşturabilmek amacı ile kladistik analizi kullanıyorsanız aşağıdakilerden hangisi en iyi dış grup seçimi olurdu?
   a. Aslan b. Evcil kedi c. Kurt d. Leopar e. Kaplan

7. Şekil 26.12'deki filogenide kurbağa ve fare dallarının nispi uzunlukları, aşağıdakilerden hangisine işaret eder?
   a. Kurbağalar, farelerden önce evrimleşmiştir.
   b. Fareler, kurbağalardan önce evrimleşmiştir.
   c. Kurbağa ve fare genleri, sadece rastlantısal homoplazilere sahiptir.
   d. Homoloji, farelerde daha yavaş gelişmiştir.
   e. Homoloji, farelerde daha hızlı gelişmiştir.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Darwin, atalarının neye benzediğini anlayabilmek amacıyla üzerinde çalışılan türün yakın akrabalarına bakılmasını önermiştir. Onun önerisi, kladistik analizde dış grupların kullanılması ve filogenetik paranteze alma gibi yakın zamanda kullanılan metotlar hakkında neyi öngörmektedir?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   ÇİZİNİZ (a) Aşağıdaki tabloda verilen ilk beş karaktere dayanarak bir filogenetik ağaç çiziniz. Ağaç üzerinde altı karakterin her birinin ortaya çıktığı yeri işaret eden bölme işaretleri koyunuz. (b) Ton balıkları ve yunusların kardeş türler olduğunu farz edin ve filogenetik ağacı ona göre yeniden çiziniz. Ağaç üzerinde altı karakterin her birinin ortaya çıktığı yeri işaret eden bölme işaretleri koyunuz. (c) Her bir ağaçta, kaç tane evrimsel değişiklik gereklidir? Hangi ağaç, en tutumlu olandır?

Karakter	Batrak (dış grup)	Yuvarlak-ağızlı	Ton balığı	Semender	Kaplumbağa	Leopar	Yunus
Omurga	0	1	1	1	1	1	1
Eklemli çene	0	0	1	1	1	1	1
Dört üye	0	0	0	1	1	1	1*
Amniyon	0	0	0	0	1	1	1
Süt	0	0	0	0	0	1	1
Dorsal yüzgeç	0	0	1	0	0	0	1

*Ergin yunuslar, belirgin sadece iki üyeye (onların yüzgeçleri) sahip olmasına karşın, embriyo olarak onlar iki arka üye tomurcuğuna ve böylece toplam dört üyeye sahiptir.

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yaşamın Hücresel Temeli; Yaşamın Genetik Temeli Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) bu iki temanın – değişiklik taşıyan soy süreci boyunca (bakınız Bölüm 22)- bilim insanlarının zaman olarak milyonca yıl geriye uzanan filogenileri yapmasına nasıl imkan verdiğini açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
Video İzleyerek Öğrenme Bölümü Filogenetik Ağaçlar
Özel Ders Filogenetik Ağaçların Yapılması
Aktiviteler Sınıflandırma Şemaları
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu
2. eTekst
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele
3. Çalışma Alanı
Deneme testleri • Toplu testler • BioFlix® 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

27 Bakteriler ve Archaea



▲ Şekil 27.1 **Bu gölün suyu neden pembe?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

26.1 Yapısal ve işlevsel adaptasyonlar prokaryotik başarıya katkıda bulunur

26.2 Hızlı üreme, mutasyon ve genetik rekombinasyon prokaryotlarda genetik çeşitliliği artırır

26.3 Çeşitli beslenme şekilleri ve metabolik adaptasyonlar prokaryotlarda evrimleşmiştir

26.4 Moleküler sistematik prokaryotik filogeniye ışık tutmaktadır

26.5 Prokaryotlar biyosferde çok önemli rollere sahiptir

26.6 Prokaryotların insanlar üzerinde hem yararlı hem zararlı etkileri vardır

GENEL BAKIŞ

Adaptasyon Uzmanları

Yazın sıcağında, Utah'daki Büyük Tuz Gölü'nün rengi pembeye döner (**Şekil 27.1**); bu, eğer içine girecek olsanız derinizi kurutacak düzeydeki yüksek tuzluluğun bir göstergesidir. Tuzluluk oranı, % 32'ye ulaşabilir ki, bu deniz suyununkinin yaklaşık on katıdır. Bu sert koşullara karşın, sulara bu çarpıcı rengini veren, mineraller ya da diğer cansız maddeler değil, canlılardır. Bu denli elverişsiz koşullarda hangi organizmalar yaşayabilmekte ve bunu nasıl başarmaktadırlar?

Büyük Tuz Gölü'nün pembe rengi, içlerinde *Halobacterium* cinsinin de yer aldığı Archaea ve Bacteria domainlerindeki trilyonlarca prokaryottan gelmektedir. Bu bazı Archaea üyeleri, ATP sentezini gerçekleştirmede kullanılan ışık enerjisini yakalayan kırmızı pigmentlere sahiptir. *Halobacterium* türleri, dünyada tuza en dayanıklı organizmalardandır; diğer hücrelerin su kaybedip ölmelerine yol açacak tuzluluklarda bile gelişip yaşayabilirler. *Halobacterium*, hücrenin içi ile dış ortamın iyonik yoğunluğu eşit oluncaya değin, hücre içine potasyum (K^+) iyonları pompalayarak osmoz yoluyla su kaybını önler.

Halobacterium gibi birçok prokaryot, aşırı koşullara direnç gösterebilir. Örneklerden biri *Deinococcus radiodurans* olup, 3 milyon radlık radyasyona (insanları öldürecek radyasyon oranının 3000 katı) dayanabilir. *Picrophilus oshimae* ise, 0.03 pH'da (metali eritecek kadar asidik) çoğalabilir. Diğer prokaryotlar, çoğu organizma için aşırı soğuk ya da sıcak ortamlarda, kimileri de dünyanın 3.2 km (2 mil) derinindeki kayalarda yaşamaktadırlar.

Prokaryot türleri ayrıca, diğer çoğu türün bulunduğu kara ve denizlere de çok iyi uyum göstermişlerdir. Geniş ölçüdeki yaşam alanlarına uyum yetenekleri, prokaryotların dünyada neden en çok bulunan organizmalar olduklarını açıklamaktadır: Bir avuç verimli topraktaki prokaryot sayısı, şimdiye değin yaşamış insan sayısından fazladır. Bu bölümde, bu küçük organizmaların adaptasyonlarını, çeşitliliklerini ve devasa ekolojik etkilerini inceleyeceğiz.

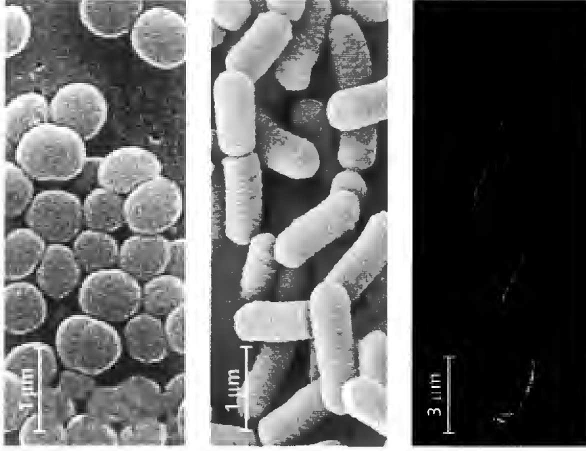
KAVRAM **27.1**

Yapısal ve işlevsel adaptasyonlar prokaryotik başarıya katkıda bulunur

Bölüm 25'de okuduğunuz gibi dünyada yaşam, ilk prokaryotlarla başlamış olmalıdır. Uzun evrimsel tarihleri boyunca prokaryot populasyonları, bugünkü çok geniş çeşitliliklerini sağlayan her çeşit çevre koşulunda doğal seçilime uğramışlardır (uğramaya da devam etmektedirler).

Konuya prokaryotları tanımlayarak başlayacağız. Çoğu prokaryot, bazı türlerin hücreleri bölünmeden sonra birbirinden ayrılmasa da tek hücrelidir. Prokaryotik hücrelerin ti-

pik olarak çapları 0.5-5 µm olup, 10-100 µm çapa sahip ökaryotik hücrelerden çok daha küçüktürler. (Belirgin bir istisna, *Thiomargarita namibiensis* olup, 750 µm çapındadır -bu i harfinin üzerindeki noktadan büyük.) Prokaryotik hücreler farklı şekillerde olabilirler (**Şekil 27.2**). Son olarak, tek hücreli ve küçük olmalarına karşın, prokaryotlar bir organizmanın tüm yaşam işlevlerini yerine getirebilecek kadar iyi organize olmuşlardır.



(a) Küresel **(b) Çomak şekilli** **(c) Spiral**

▲ **Şekil 27.2 Prokaryotlarda en yaygın rastlanan biçimler.**
(a) Koklar (tekli ya da kokkus) küresel prokaryotlardır. Tekli ya da çiftler halinde (diplokok), çok hücreli zincirler halinde (streptokok) ve üzüm salkımları gibi (stafilokok) olabilirler. **(b)** Çomak şekillidirler (basil). Genelde yalnız bulunurlar; fakat bazılarında çomaklar zincir halindedir (streptobasiller). **(c)** Spiral prokaryotlar içinde, virgül şekillilerden gevşek kıvrımlılara değin değişen spirillumlar ve tirbuşona benzeyen spiroketler bulunur (renklendirilmiş TEM).

Hücre Yüzey Yapıları

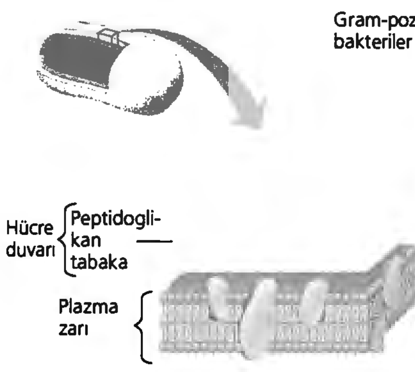
Neredeyse tüm prokaryotlar için geçerli olan özellik, hücreyi koruyup şeklini veren ve hipotonik bir ortamda patlamasına engel olan hücre duvarlarıdır (bakınız Bölüm 7). Çoğu prokaryot, hipertonik bir ortamda su kaybederek, duvarı olan diğer hücreler gibi büzüşürler (plazmoliz). Bu tip su kayıpları hücre çoğalmasına engel olur. Nitekim, gıdalara eklenen tuz, prokaryotların su kaybetmelerine yol açarak üremelerini engellediğinden, bozulmayı durdurur.

Prokaryotların hücre duvarı yapıları, ökaryotlarınkinden farklıdır. Bitki ve mantarlar gibi hücre duvarına sahip ökaryotlarda duvar, selüloz ve kitinden oluşur (bakınız Bölüm 5). Bunun aksine, çoğu bakteri hücre duvarında, çapraz bağlı kısa polipeptid zincirleri içeren modifiye şekerlerden oluşmuş bir polimer olan **peptidoglikan** bulunur. Bu moleküler dokuma, tüm bakteriyi sarmalar ve yüzeyinde yer alan diğer molekülleri sabitler. Archaea üyelerinde hücre duvarı, çeşitli polisakkaritler ve proteinlerin varlığına karşın, peptidoglikan içermemektedir.

Bilim insanları, Danimarkalı bir doktor olan Hans Christian Gram tarafından 19. yüzyılda geliştirilen **Gram boyama** adlı bir teknikle, birçok bakteri türünü hücre duvar yapılarındaki farklılıklara dayalı olarak iki grupta incelemektedirler. Örnekler önce kristal viyole ve iyotla boyanmakta, alkolle yıkandıktan sonra son olarak safranin gibi bir kırmızı boya ile boyanmaktadır. Bir bakteri hücresinin duvar yapısı, boyamanın sonucunu belirlemektedir (**Şekil 27.3**). **Gram-pozitif** bakteriler, göreceli olarak daha çok peptidoglikana sahip ve daha basit yapılı duvar içerirler. **Gram-negatif** bakteriler ise duvarlarında daha az miktarda peptidoglikan içerir; daha karmaşık yapılı olan hücre duvarlarının dış kısmında lipopolisakkarit (lipitlere bağlı karbonhidratlar) içeren bir dış zar vardır.

▼ **Şekil 27.3 Gram boyama.**

(a) Gram-pozitif bakteriler



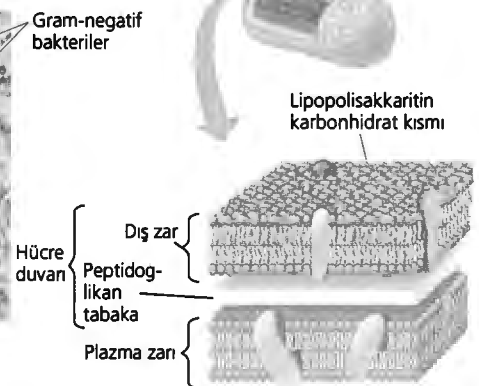
Gram-pozitif bakteriler

Gram-negatif bakteriler

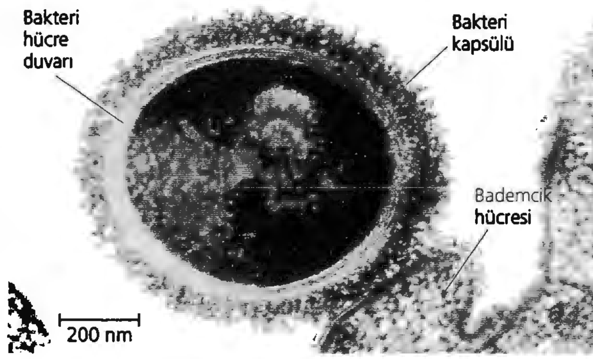
10 µm

Gram pozitif bakterilerin peptidoglikan yapısındaki kalın duvarları, kristal viyoleyi sitoplazma içine hapseder. Alkolle yıkamada kristal viyole dışarı çıkamadığından, kırmızı safraninin rengini maskeler.

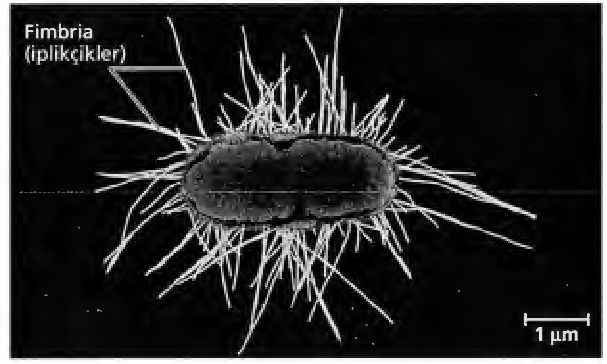
(b) Gram-negatif bakteriler



Gram negatif bakterilerin peptidoglikan tabakası daha ince olup, plazma zarı ile dış zar arasında bulunur. Kristal viyole sitoplazmadan kolayca yıkanıp çıkar ve hücre boya nedeniyle pembe ya da kırmızı görünür.



▲ **Şekil 27.4 Kapsül.** Bu *Streptococcus* bakterisinin etrafındaki kapsül, prokaryotun solunum yolundaki hücrelere –bu renklendirilmiş TEM, bir bademcik (tonsil) hücresidir- bağlanmasını sağlar.



▲ **Şekil 27.5 İplikçikler (Fimbriae).** Bu protein içeren çok sayıdaki çıkıntı, bazı prokaryotların yüzeylere ya da diğer hücrelere tutunmalarını sağlar (renklendirilmiş TEM).

Gram boyama tıpta, hastanın enfeksiyon nedeninin gram-negatif ya da gram-pozitif bakterilerce olduğunun kısa sürede tanımlanmasında kullanılan önemli bir araçtır. Bu bilgi, tedavide önem taşımaktadır. Birçok gram-negatif bakterinin hücre duvarındaki lipopolisakkaritlerin lipid kısımları toksik olup ateş ve şoka neden olur. Dahası, gram-negatif bir bakteri zarının dışı, onu vücut savunmasına karşı korur. Gram-negatif bakteriler, gram-pozitiflere oranla antibiyotiklere karşı daha dirençlidirler; çünkü, dış zar ilaçların içeriye girişine engel olur. Ancak, bazı gram-pozitif türlerin virulan suşları bir ya da daha çok antibiyotiğe dirençlidirler. (Şekil 22.14 bir örneği tartışmaktadır: öldürücü deri enfeksiyonları oluşturabilen *Staphylococcus aureus*, birçok ilaca dirençlidir.)

Penisilin gibi bazı antibiyotiklerin etkili olması, peptidoglikanların çapraz bağlanmasını önlemesindendir. Sonuçta, özellikle gram-pozitiflerdeki hücre duvarı işlevini yitirecektir. Bu tip ilaçlar, peptidoglikan içermeyen insan hücrelerine herhangi bir yan etki oluşturmadan birçok patojen bakteri türünü yok edecektir.

Birçok prokaryotun hücre duvarını, yapışkan bir tabaka polisakkarit ya da protein sarmalar. Bu tabakaya eğer belirgin ve kalınsa, **kapsül**, **(Şekil 27.4)** daha basit yapılıysa *sümüksü tabaka* adı verilir. Her iki tip yapışkan dış tabaka, prokaryotların kolonideki diğer fertlere ya da substratlarına tutunmalarını sağlar. Bazı kapsüller ya da sümüksü tabakalar, su kaybına engel olurken, diğerleri patojenik prokaryotları konakçının bağışıklık sistemine karşı korurlar.

Bazı prokaryotlar, substratlarına ya da birbirlerine **fimbria** adı verilen kıl benzeri çıkıntılarla tutunurlar **(Şekil 27.5)**. Örneğin, gonore (belsoğukluğu) hastalığını oluşturan *Neisseria gonorrhoeae*, konakçının mükoz zarlarına tutunmak için fimbrialarını kullanır. Fimbrialar genellikle, bir hücreden diğerine DNA aktarımı öncesinde iki hücreyi birbirine çeken çıkıntılar olan **pili**den (tekil, pilus) daha çok sayıda ve kısadırlar (bakınız Şekil 27.12); pili bazen *eşey pili* olarak da adlandırılır.

Hareketlilik

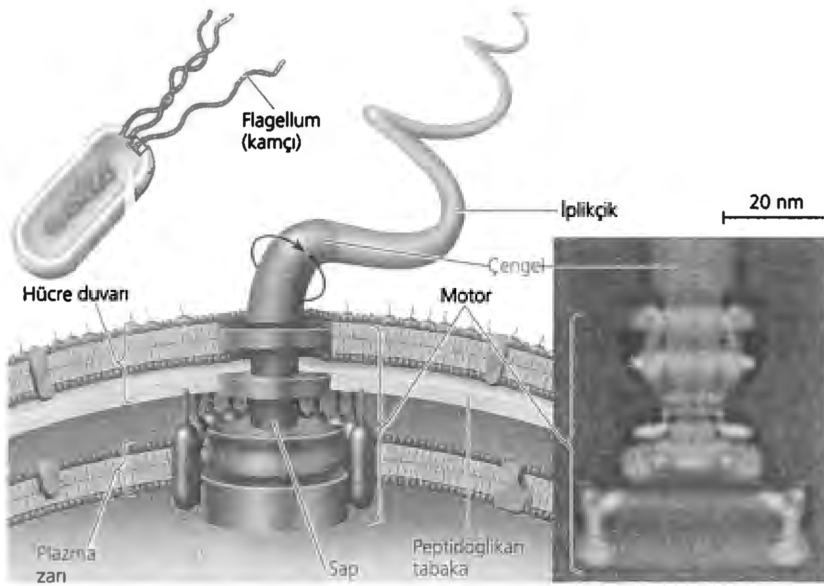
Prokaryotların yaklaşık yarısı, bir uyarıcıdan uzaklaşma ya da uyarıcıya yaklaşma olan **taksis** (Yunanca *taxis*, düzenleme) yeteneğine sahiptirler. Örneğin, *kemotaksis* davranışı sergileyen prokaryotlar, hareketlerini kimyasal maddelere göre değiştirirler. Besin maddelerine ya da oksijene *doğru* (pozitif kemotaksis) hareket edebilir ya da toksik bir maddeden uzaklaşabilir (negatif kemotaksis). Bazı türler, 50 µm/sn hızla -boylarının 50 katı/sn- hareket edebilirler. Karşılaştırılacak olursa bu, 1.7 m boyunda bir insanın saatte 306 km (190 mil) hızla koşmasına eşdeğerdir!

Prokaryotlara hareketlilik kazandıran çeşitli yapılardan en sık rastlanılanı kamçılardır (flagella) **(Şekil 27.6)**. Flagella (tekil, *flagellum*), tüm hücre yüzeyine yayılmış ya da sadece bir ya da her iki uca toplanmış halde bulunabilir. Prokaryotlardaki kamçı, ökaryotiklerde bulunan kamçıdan çok farklıdır: Ökaryotlardaki kamçının onda biri kalınlığındadır ve plazma zarının bir uzantısı ile örtülü değildir (bakınız Şekil 6.24). Prokaryotların kamçısı, moleküler yapıları ve hareket mekanizması yönlerinden de farklılık gösterir. Prokaryotların arasında, bakteri ve Archaea üyelerinin kamçısı, aynı boyuta ve dönme mekanizmasına sahip olmakla birlikte, farklı proteinlerden oluşmuştur. Sonuçta, bu yapısal ve moleküler karşılaştırmalar, bakteri, archaea ve ökaryot kamçılarının birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığını göstermektedir. Bu üç domaindeki organizmaların kamçıları aynı işlevi yapmalarına karşın ortak atadan gelmiyorsa, o zaman bu yapılar homolog değil, analogturlar.

Bakteri Kamçılarının Evrimsel Kökenleri

Şekil 27.6'da gösterilen bakteri kamçısının üç ana bölümü (motor, çengel ve filament) olup, onlar da 42 faklı proteinden oluşmuşlardır. Bu denli karmaşık bir yapı nasıl evrimleşmiştir? Aslında, bakteri kamçısının basitten karmaşığa doğru geliştiğini gösteren kanıtlar bulunmaktadır. İnsan gözünde olduğu gibi (bakınız Kavram 25.6), kamçının daha basit yapılı olanının sahibine yarar sağlayıp sağlamadığı so-

inler birbiriyle ilişkili olup, pilus benzeri bir tüpü oluşturan atasal proteinden köken almışlardır. Bu bulgular bakteri kamçısının, atasal salgı sistemine diğer proteinler eklendiğine ortaya çıktığını ileri sürmektedir. Bu, mevcut yapıların değişikliğe uğrayarak yeni görevler yapar hale gelmesi süreci olan *eksaptasyona* bir örnektir.



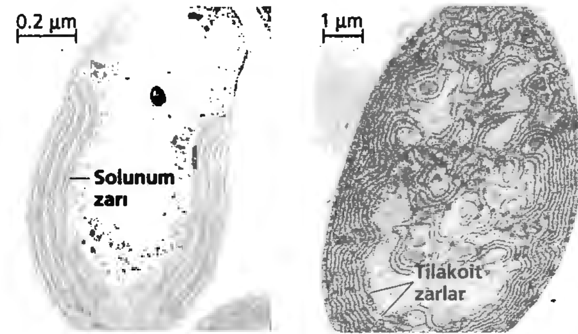
▲ **Şekil 27.6 Bir prokaryot kamçısı.** Bir prokaryot kamçısının motoru, hücre duvarı ve plazma zarına gömülü halkalar sisteminden oluşur (TEM). Motorda ATP enerjisi ile çalışan pompalar, protonları hücreden dışarı atar. Protonların hücreye geri sızması, kıvrık yapıdaki çengelin dönmesine, ona bağlı olarak da filamentin hareket ederek hücreyi itmesine yol açar. (Bu şekil, tipik bir gram-negatif bakteri hücresinin kamçı yapısını göstermektedir.)

rusu biyologlarca sorulmuştur. Yüzlerce bakteri genomunun incelenmesi, kamçı proteinlerinin sadece yarısının işlevi için gerekli olduğunu göstermiştir; diğerleri ya gereksizdir ya da bazı türlerin genomlarında şifrelenmemiştir. Şimdiye değin çalışılmış olan her tür için gerekli olan 21 proteinden 19'u, bakterilerde başka işleri yapmak üzere değişikliğe uğramış olanlardır. Örneğin, motorda yer alan 10 proteinlik bir takım, bakteride bulunan bir salgı sistemindeki 10 proteinle homologdur. (Salgı sistemi, bir protein kompleksi olup hücrenin bazı makro molekülleri salgılamasını sağlar.) Motordaki diğer iki protein, iyon taşınmasında işlev görenlerle homologdur. Sap, çengel ve filamenti oluşturan prote-

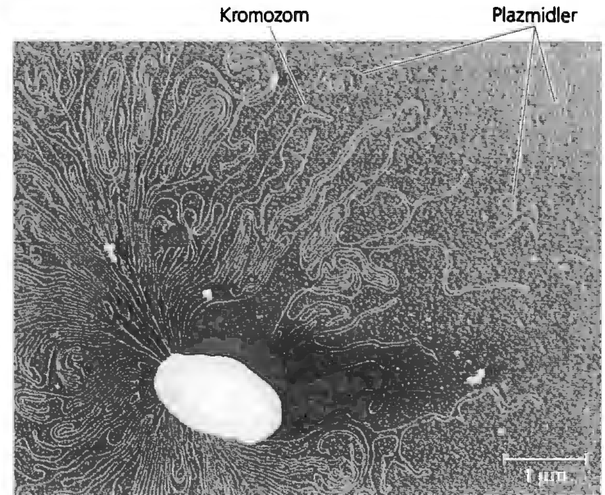
İç Organizasyon ve DNA

Prokaryot hücreleri, iç yapıları ve DNA'larının fiziksel düzeni yönlerinden ökaryotlarınkilerden daha basittir (bakınız Şekil 6.5). Prokaryotik hücrelerde, ökaryotlardaki karmaşık bölmeleşme yoktur. Ancak, bazı prokaryotik hücrelerin metabolik işlevleri yürüten özelleşmiş zarları vardır (**Şekil 27.7**). Bu zarlar, genelde plazma zarının içeriye doğru kıvrılmasıyla oluşmuştur.

Bir prokaryotun genomu, ökaryot genomundan yapısal olarak farklı olup, birçok durumda önemli ölçüde daha az DNA içerir. Prokaryotların çoğunda genom, ökaryotların doğrusal kromozomundan çok daha az protein içeren, halka şekilde kromozomdan oluşmuştur (**Şekil 27.8**). Ayrıca ökaryotların aksine, prokaryotlar zarla çevrili bir çekirdek içermezler; kromozomları **nükleoid** adı verilen, elektron mikroskobunda çevresindeki sitoplazmadan daha açık renkte görülen bir bölge-



▲ **Şekil 27.7 Prokaryotların özelleşmiş zarları.** **(a)** Mitokondrilerin kristalarını andıran plazma zarı kıvrımları, bazı aerobik prokaryotlarda hücresel solunum işlevi görür (TEM). **(b)** Siyanobakterler olarak adlandırılan fotosentetik prokaryotlar, kloroplastlardaki gibi tilakoid zarlar içerirler (TEM).



▲ **Şekil 27.8 Bir prokaryotik kromozom ve plazmidler.** Bu yırtılmış *E. coli* hücresini çevreleyen ince, iç içe girmiş halkalar, hücrenin büyük, halkasal kromozomunun parçalarıdır (renklendirilmiş TEM). Daha küçük halkalar halinde hücrenin üç plazmidi de gösterilmiştir.

de yer alır. Tipik bir prokaryot hücresinde tek kromozoma ek olarak, **plazmid** adı verilen ve bağımsız olarak replikasyon geçiren birkaç genlik küçük DNA halkaları da bulunabilir (bakınız Şekil 27.8).

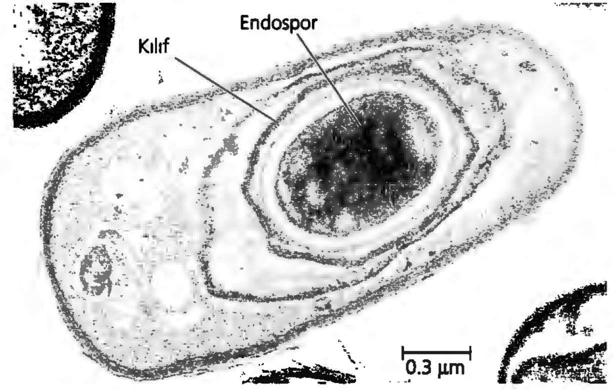
Bölümler 16 ve 17'de açıklandığı gibi, DNA replikasyonu, transkripsiyonu ve translasyonu, prokaryot ve ökaryotlarda bazı farklılıkların dışında temelde aynıdır. Örneğin, prokaryotik ribozomlar ökaryotik ribozomlardan biraz daha küçük olup protein ve RNA içerikleri açısından faklılık gösterirler. Bu farklılıklar, eritromisin ve tetrasiklin gibi bazı antibiyotiklerin prokaryotlarda ribozomlara bağlanarak protein sentezini engellemelerine, ancak ökaryotlarınkine bağlanamamalarına neden olur. Sonuçta insanlar bu antibiyotikleri, kendi sağlıklarına zarar vermeden, bakterileri öldürmede ya da üremelerini durdurmada kullanabilirler.

Üreme ve Adaptasyon

Prokaryotlar uygun koşullarda hızla üreyebilme özelliklerinden ötürü oldukça başarılıdırlar. *İkiye bölünme* yoluyla (bakınız Şekil 12.12), tek bir prokaryotik hücre 2 hücreye, onların bölünmesiyle 4, 8, 16 ve daha çok hücreye bölünürler. Çoğu prokaryot, en ideal koşullarda, 1-3 saatte bir bölünür; bazı türlerin yeni nesli oluşturması sadece 20 dakika alır. Üreme kontrolsüz olarak bu hızla sürseydi, tek bir prokaryotik hücre sadece iki günde dünyanın ağırlığını aşacak ağırlıkta bir koloni oluştururdu!

Şüphesiz ki, gerçekte prokaryotik çoğalma sınırlıdır. Hücreler giderek besin kaynaklarını tüketirler, metabolik artıklarla kendilerini zehirlerler, başka mikroorganizmaların rekabetiyle karşılaşırlar ya da onlarca yenirler. Örneğin, iyi bilinen bir bakteri olan *Escherichia coli,* ideal laboratuvar koşullarında 20 dakikada bir bölündüğünden, araştırmalarda model organizma olarak kullanılmaktadır. Ancak, doğal ortamlarından biri olan insan bağırsağında ancak 12-24 saatte bir bölünmektedir. Fakat, ister 20 dakikada bir, isterse birkaç günde bir bölünsün, prokaryotlarda üreme biyolojisinin üç ana unsuru söz konusudur: *Küçüktürler, ikiye bölünerek çoğalırlar ve yeni nesil oluşturma süreleri kısadır.* Sonuç olarak, prokaryotik populasyonlar trilyonlarca bireyden oluşur -bitkiler ve hayvanlar gibi çok hücreli ökaryotların populasyonlarındakinden çok daha fazla bireye sahiptirler.

Bazı prokaryotların zorlu koşullara dayanabilmeleri de onların başarılarına katkıda bulunur. *Halobacterium* gibileri, belirli biyokimyasal adaptasyonlar sayesinde; diğerleri de belirli yapısal adaptasyonlar ile zorlu çevrelerde sağ kalabilirler. Örneğin, bazı bakteriler elzem olan bir besin maddesinin eksikliğinde, **endospor** adı verilen dayanıklı hücreler oluşturur (**Şekil 27.9**). Orijinal hücre, kromozomunun bir kopyasını oluşturarak etrafını çok katlı sağlam bir tabakayla çevreleyip endosporu yapar. Su endospordan dışarı çıkarılarak, metabolizma durdurulur. Sonra orijinal hücre parçalanarak endosporu serbest bırakır. Çoğu endospor, kaynar suda ölmeyecek kadar dayanıklı olduğundan, onları öldürmek için



▲ **Şekil 27.9 Bir endospor.** Şarbon hastalığının etkeni *Bacillus anthracis* bakterisi, endospor oluşturur (TEM). Bir endosporun, çok katlı koruyucu kılıfı, toprakta yıllarca sağ kalmasını sağlar.

121 °C sıcaklık ve yüksek basınç uygulayan laboratuvar aletleri gerekir. Daha az tehdit edici ortamlarda endosporlar yüzyıllarca uyku halinde canlılıklarını sürdürebilir; onların ortam koşulları iyileşince, su alıp metabolizmalarını yeniden çalışır hale getirme yeteneğine sahiptirler.

Son olarak, kısmen kısa nesil verme süreleri nedeniyle prokaryotik populasyonlar, kısa zamanda önemli ölçüde evrimleşebilirler. Örneğin, 20.000 neslin (kabaca 8 yıl) çalışıldığı önemli bir araştırmada, Michigan Devlet Üniversitesi araştırıcıları, bakteri populasyonlarındaki uyumsal evrimi belgelemişlerdir (**Şekil 27.10**). Prokaryotların yeni koşullara hızla uyum yapabilme yetenekleri, hücre yapılarının ökaryotlardan daha basit olmasına karşın onların evrimsel açıdan, "ilkel" ya da "çaresiz" olmadıklarını ortaya koymaktadır. Aslında, onlar yüksek oranda değişim geçirmiştir: 3.5 milyar yıldan fazla, prokaryot populasyonları birçok çevresel tehdide başarıyla karşı koymuştur. Göreceğimiz gibi, bunun bir nedeni de onların populasyonlarının, doğal seçmenin çalışabilmesi için yüksek düzeyde genetik çeşitlilik göstermesidir.

KAVRAM KONTROLÜ 27.1

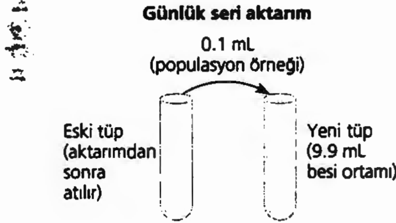
1. Prokaryotların, diğer organizmalar için çok zorlu olan koşullarda sağ kalabilmelerine olanak tanıyan en az iki adaptasyonu tanımlayarak açıklayınız.
2. Prokaryot ve ökaryotların hücresel ve DNA yapılarını karşılaştırınız.
3. BAĞLANTI KUR Kloroplastların tilakoid zarlarının siyanobakterilerinkiyle olan benzerliklerini açıklayan bir hipotez öneriniz. Şekil 6.18 (s. 111) ve Şekil 26.21'den (s. 552) yararlanınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

▼ **Şekil 27.10** **SORGULAMA**

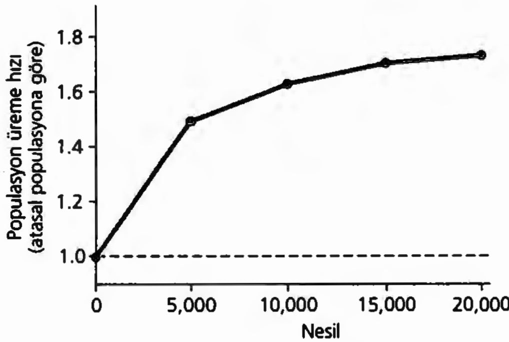
Çevre koşullarındaki değişime tepki olarak prokaryotlar hızla evrimleşebilir mi?

DENEY Michigan Devlet Üniversitesi'nden Vaughn Cooper ve Richard Lenski, *E. coli* hücrelerinin yeni bir ortama uyum yeteneklerini test etmişlerdir. Her biri bir *E. coli* suşunun tek bir hücresinden oluşmuş 12 populasyon üretmişler ve bu populasyonları 20.000 nesil boyunca (3000 gün) izlemişlerdir. Kesintisiz bir destek sağlamak için araştırıcılar, her gün *seri transfer* uygulamışlardır. Her populasyondan 0.1 ml yi, içinde 9.9 ml taze besi ortamı bulunan tüplere aktarmışlardır. Deney boyunca kullanılan besi yeri, rekabeti artırmak için düşük düzeyde glukoz ve diğer besleyicileri içermektedir.



12 populasyondan belirli aralıklarla alınan örnekler, atasal suşla bir arada, rekabet edecekleri düşük düzeyde glukoz içeren ortamda üretilmişlerdir.

BULGULAR Deney populasyonlarını uyumu, her populasyonun gelişme hızı olarak ölçülmüştür; ilk 5.000 kuşak için (iki yıl) hızla arttığı ve bunu izleyen 15.000 kuşak için daha yavaş olduğu saptanmıştır.Aşağıdaki grafik, 12 populasyon için ortalamaları göstermektedir.



SONUÇ *E. coli* populasyonları 20.000 nesil boyunca yararlı mutasyonları biriktirerek, yeni ortamlarına uyumlarını sağlayacak hızlı evrimleşmeyi sağlamışlardır.

KAYNAK V. S. Cooper and R. E. Lenski, The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations, Nature 407: 736-739 (2000).

EĞER ÖYLE İSE? Düşük düzeyde glukoz içeren ortamda gelişen deney populasyonlarında sekansları ve ifade edilişleri değişmiş olan genlerin olası işlevleri hakkında öneri yapınız.

KAVRAM **27.2**

Hızlı üreme, mutasyon ve genetik rekombinasyon prokaryotlarda genetik çeşitliliği artırır

Ünite 4'de tartıştığımız gibi, bir populasyonda doğal seçilimin olması için genetik çeşitlilik bir önkoşuldur. Prokaryotlarca sergilenen çeşitli adaptasyonlar, populasyonlarının oldukça çok fazla genetik çeşitliliğe sahip olmaları gerektiğini öne sürmektedir -ve öyledirler. Örneğin, bir ribozomal RNA geni, *E. coli*'nin iki suşu arasında, insanla bir ördekgagalı memeli arasındakinden çok daha farklıdır. Bu bölümde, prokaryotlarda yüksek genetik çeşitliliğe yol açan üç etkeni inceleyeceğiz: hızlı çoğalma, mutasyon ve genetik rekombinasyon.

Hızlı Üreme ve Mutasyon

Eşeyli üreyen türlerde, belirli bir genin yeni bir mutasyon sonucu yeni allel oluşturması çok enderdir. Onun yerine, eşeysel populasyonlarda genetik çeşitliliklerin çoğu, döllenme ve mayoz sırasında mevcut allellerin yeni dizilimleri sonucu oluşur (bakınız Bölüm 13). Prokaryotlar eşeyli çoğalmadıklarından, ilk bakışta geniş genetik çeşitlilikleri şaşırtıcı görülebilir. Aslında, bu çeşitlilik prokaryotların hızlı üreme ve mutasyonlarından kaynaklanmaktadır.

İkiye bölünerek üreyen bir prokaryotu göz önüne alınız. Birbiri peşi sıra bölünmeden sonra yeni hücreler, genetik olarak atalarının aynı olacaklardır. Ancak, DNA eşleşmesi sırasında hatalar oluşacak olursa -insersiyon, delesyon ya da baz çifti değişimi gibi- bazı yeni hücreler genetik olarak farklı olacaklardır. Bir *E. coli* geninde kendiliğinden mutasyon olma olasılığı hücre başına yaklaşık on milyonda birdir (1×10^{-7}). Fakat bir insanın bağırsağında her gün oluşan 2×10^{10} yeni *E. coli* hücresi söz konusu olduğunda, yaklaşık $(2 \times 10^{10}) \times (1 \times 10^{-7})$ = o mutant gene sahip 2000 bakteri ortaya çıkıyor demektir. Toplam 4300 *E. coli* geni düşünüldüğünde, konak insan başına her gün 4300 x 2000 = 9 milyon bakterinin mutasyonlu oluşması söz konusu olacaktır.

Önemli nokta, ender olmasına karşın yeni mutasyonların, hızlı bölünen büyük populasyonlarda genetik çeşitliliği hızla artıracağıdır. Karşılığında bu çeşitlilik, hızlı bir evrimleşmeye gidebilir: Çevrelerine genetik olarak daha iyi uyum gösteren bireyler, az uyumlulara göre daha hızlı üreme ve yaşama şansına sahip olmaktadırlar (bakınız Şekil 27.10).

Genetik Rekombinasyon

Prokaryotik populasyonlarda yeni mutasyonlar, çeşitliliğin ana kaynağı olsa da iki kaynaktan gelen DNA'ların birleşmesi olan ***genetik rekombinasyon***, diğer bir kaynağı oluşturur. Ökaryotlarda, mayoz ve döllenme süreçleri iki ayrı bireyin DNA'larını tek bir zigotta birleştirir. Ancak, mayoz ve döllenme prokaryotlarda gerçekleşmez. Bunun yerine, transformasyon, transdüksiyon ve konjugasyon denilen üç diğer mekanizma, farklı bireylerin (yani hücrelerin) prokaryo-

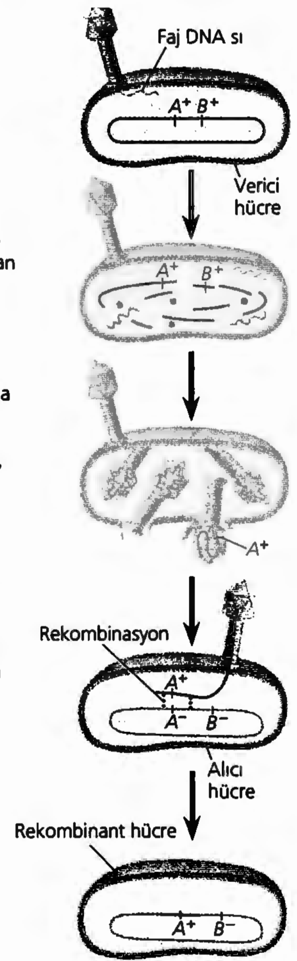
tik DNA'larını bir araya getirir. Bireyler farklı türlere aitse, bir organizmadan diğerine doğru olan bu hareket *yatay gen transferi* olarak tanımlanır. Araştırıcılar, her bir mekanizmanın Bacteria domaini ile Archaea domainine ait türler arasında da olduğunu gösteren kanıtlar bulmuşlarsa da, şimdiye değin bilinenler bakteriler üzerindeki araştırmalara dayanmaktadır.

Transformasyon ve Transdüksiyon

Transformasyonda, prokaryotik bir hücrenin genotipi ve muhtemelen fenotipi, çevreden alınan bir yabancı DNA ile değişikliğe uğrar. Örneğin, zararsız bir suş olan *Streptococcus pneumoniae*, içinde patojen bir suşa ait DNA bulunan bir ortama konulduğunda, zatürree (pnömoni) oluşturan hücrelere dönüşebilmektedir (bakınız s. 306). Bu transformasyon, patojen olmayan hücrenin, patojenliği belirleyen allelin bulunduğu DNA parçasını alıp, kendisindeki homolog olan parçayla değiştirmesi sonucu oluşmaktadır. Hücre artık bir rekombinanttır: Kromozomu iki ayrı hücreden gelen DNA'ları içermektedir.

Laboratuvar kültürlerinde transformasyon keşfedildikten sonra uzun yıllar çoğu biyolog, bu sürecin doğal bakteriyel populasyonlarda önemli rol oynama açısından çok ender ve rastlantısal olarak oluştuğunu düşündüler. Ancak, araştırıcılar artık çoğu bakterinin yakın akraba türlerin DNA'larını tanıyarak hücre içine alan yüzey proteinlerine sahip olduğunu bilmektedirler. Bir kere hücreye girince de yabancı DNA, homolog olanla değişim yoluyla genoma eklenmektedir.

Transdüksiyonda, fajlar (bakterileri enfekte eden "bakteriyofajlar") bir konakçı hücreden diğerine prokaryotik genleri taşımaktadırlar. Transdüksiyon, çoğu zaman, fajın replikasyon döngüsü sırasındaki kazalardan kaynaklanmaktadır (**Şekil 27.11**). Prokaryotik DNA'yı taşıyan bir virüs, replikasyon geçiremeyebilir; çünkü o, kendi genetik materyalinin tümünü ya da bir kısmını yitirmiştir. Ancak yine de, bu virüs başka bir prokaryotik hücreye (alıcı) tutunarak, ilk hücreden (verici) almış olduğu DNA'yı enjekte edebilir. Bu DNA'nın bir kısmı eğer alıcı hücrenin kromozomuna bağlanırsa, bir rekombinant hücre oluşmuş olur.

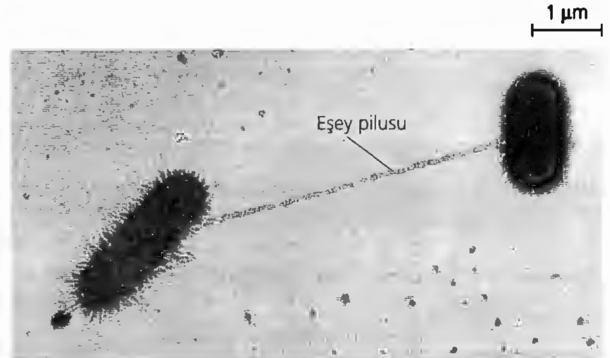


▲ **Şekil 27.11 Transdüksiyon.** Fajlar, bir bakteriden (verici) diğerine (alıcı) bakteriyel kromozom parçacıklarını taşıyabilirler. Aktarımdan sonra rekombinasyon oluşursa, vericinin genleri alıcının genomuna yerleşebilir.

? *Hangi koşullarda transdüksiyon yatay gen transferi ile sonuçlanır?*

Konjugasyon ve Plazmidler

Konjugasyon adı verilen süreçte DNA, geçici olarak bağlantı kurmuş iki prokaryotik hücre (genelde aynı türe ait) arasında aktarılmaktadır. Bakterilerde, DNA aktarımı daima tek yönlüdür: Bir hücre DNA'yı verirken, diğeri alır. *E. coli*, en iyi bilinen mekanizmayı kullanmaktadır; bu nedenle biz de bu bölümde bu organizma üzerinde duracağız. *E. coli* de, verici hücrenin bir pilusu alıcı hücreye bağlanır (**Şekil 27.12**). Pilus daha sonra bir yakalayıcı kanca gibi geri çekilerek iki hücreyi birbirine yaklaştırır. Bundan sonraki aşamada, vericinin alıcıya DNA aktarımı yaptığı geçici bir "çiftleşme köprüsü" oluştuğu düşünülmektedir. Bu işlem tam bir açıklık kazanmamış olmasına karşın, yakın zamandaki veriler DNA'nın içi boş olan pilustan geçtiği yönündedir.

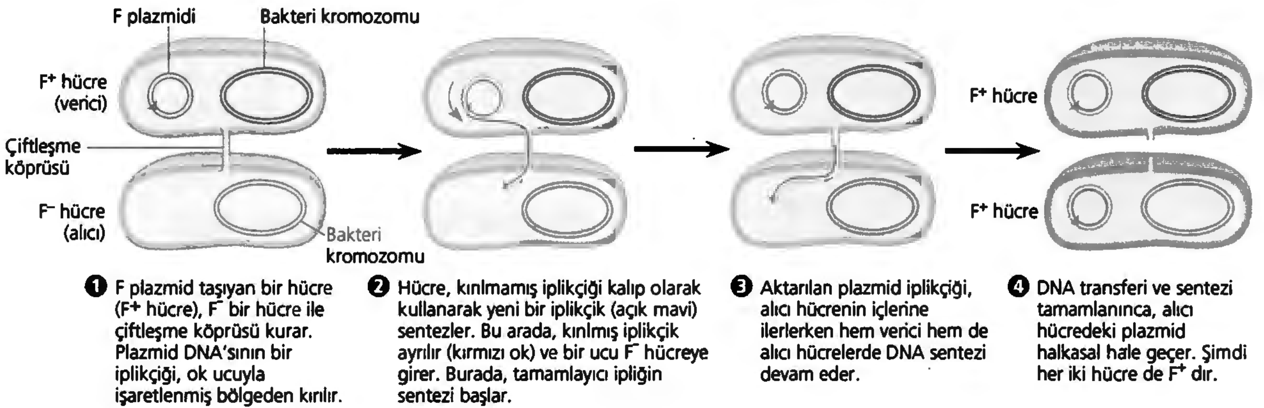


▲ **Şekil 27.12 Bakteriyel konjugasyon.** Verici *E. coli* hücresi (sol), DNA transferinde anahtar bir aşama olan, uzattığı pilusunu alıcı bir hücreye yapıştırıyor. Pilus, alt birimlerden oluşan elastiki bir protein tüptür (TEM).

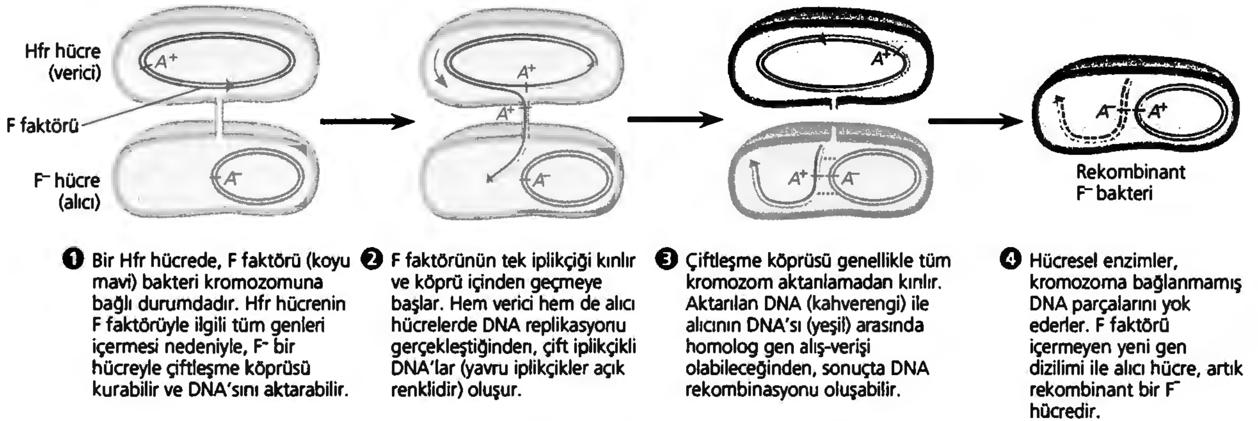
Her iki durumda da, pili oluşturma ve konjugasyon yoluyla DNA aktarabilme yeteneği, **F faktörü** (*fertilitenin* F harfinden) denilen özel bir DNA parçacığından kaynaklanmaktadır. *E. coli*'nin F faktörü, çoğu pili yapımından sorumlu 25 kadar genden oluşmaktadır. F faktörü, plazmid ya da bakteri kromozomuna bağlı bir DNA parçacığı olarak bulunabilir.

Bir Plazmid Olarak F Faktörü Plazmid formundaki F faktörü **F plazmid** olarak adlandırılır. F plazmidi içerdiğinden F^+ olarak gösterilen hücreler, konjugasyon sırasında DNA vericisi olarak görev yaparlar. F plazmidi içermediğinden F^- olarak gösterilen hücreler ise, konjugasyon sırasında alıcı hücreler olarak işlev görürler. F^+, taşınabilir bir özellik olup bu, F^+ bireyin plazmidinin tüm kopyasının geçmesi durumunda, F^- bir bireyin F^+ ya dönüşebilmesi demektir (**Şekil 27.13a**).

Kromozomdaki F Faktörü Kromozomal genler, verici hücrenin F faktörü kromozoma bağlı durumdayken konjugasyonla taşınabilir. F faktörü kromozoma bağlı olan hücreye *Hfr hücre* (kısaltma, rekombinasyonun yüksek frekansından geliyor) adı verilir. F^+ bir hücre gibi, Hfr hücre de F^- bir hücreyle konjugasyonda verici hücre gibi davranır (**Şekil 27.13b**). Bir Hfr hücrenin kromozomal DNA'sı F^- bir hücreye girdiğinde, Hfr ve F^-'nin homolog kısımları çakışarak, belirli DNA parçalarının değişimi gerçekleşebilir. Bunun sonucunda, iki farklı hücreye ait genleri içeren bir rekombinant, dolayısıyla da evrimin üzerinde etkili olacağı farklı bir birey oluşmuş olur.



(a) Bir F plazmidinin konjugasyonu ve aktarımı



(b) Hfr bakteri kromozomunun rekombinasyonla sonuçlanan konjugasyonu ve aktarımı

▲ **Şekil 27.13** ***E. coli* deki konjugasyon ve rekombinasyon.** Bir F plazmidinin ya da Hfr bir bakteri kromozomu parçasının aktarımına eşlik eden DNA replikasyonu, *dönen çember replikasyonu* olarak adlandırılır. Aslında, dokunulmamış atasal çember DNA ipliği, diğer iplikçik ayrılarak yeni bir tamamlayıcı zincir sentezlenirken "dönmektedir".

R Plazmidleri ve Antibiyotik Dirençliliği Japonya'da 1950'lerde, şiddetli ishal oluşturan bakteriyel dizanteri nedeniyle hastanelerde yatan hastalara, daha önce etkili olduğu bilinen antibiyotiklerin artık etki yapmadığı doktorlarca gözlenmişti. Belli ki, hastalığı oluşturan *Shigella* suşlarında bu antibiyotiklere direnç kazandıran bir evrim oluşmuştu.

Araştırıcılar, *Shigella* ve diğer patojen bakterilerde antibiyotiklere direnç sağlayan özgül genleri giderek tanımlamaya başladılar. Bazen, bir patojenin kromozomal genindeki mutasyon, dirençliliğe yol açabilmektedir. Örneğin, bir gendeki mutasyon, antibiyotiğin hücreye alınımını azaltabilmektedir. Başka bir gendeki mutasyon, bir antibiyotiğin bağlanacağı hedef proteinde değişiklik yaparak ilacı etkisiz kılabilmektedir. Diğer durumlarda bakteriler, tetrasiklin ve ampisilin gibi belirli antibiyotikleri parçalayan ya da etkisiz kılan özel enzimlerin şifrelendiği "direnç genlerine" sahip olabilmektedirler. Böyle direnç (rezistans) genleri, **R plazmidleri** olarak bilinen plazmidlerce taşınmaktadır.

Bir bakteri populasyonunu, ister laboratuvar kültüründe isterse bir konakçı organizma içinde özgül bir antibiyotikle karşı karşıya bırakmak, antibiyotiğe karşı koyma genlerini içeren R plazmidine sahip olanlar hariç, hassas olanları öldürecektir. Bu koşullarda, bakteri populasyonunun antibiyotiğe karşı dirençlilik sağlayan genleri taşıyan küçük bir bölümünün doğal seçilimle sayılarının artacağını öngörebiliriz, nitekim olan da aynen budur. Bunun tıbbi sonuçları da tahmin edilebilir: Görüldüğü gibi dirençli patojenler, giderek artmakta, bu da bazı bakteri enfeksiyonlarının tedavisini zorlaştırmaktadır. Sorunu daha da büyüten, F plazmidleri gibi R plazmidlerinin de pili yapımını şifreleyen genleri olup, konjugasyonla DNA'larını bir bakteriden diğerine aktarabilmeleridir. Ayrıca, bazı R plazmidlerinin birçok antibiyotiğe direnç sağlayan on kadar gene sahip olmaları, sorunu iyice kötüleştirmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 27.2

1. Prokaryotların hangi özelliği onların her yeni nesilde populasyonlarına önemli genetik çeşitlilik eklenmesine yol açar?
2. Bir bakteri hücresinden diğerine DNA aktarımını sağlayan üç mekanizmayı açıklayınız.
3. Hızla değişen bir çevrede, hangi bakteri populasyonunun daha başarılı olması beklenir, konjugasyon yapma yeteneği olanlar mı, olmayanlar mı? Açıklayınız.
4. BAĞLANTI KUR Patojen olmayan bir bakteri antibiyotiklere direnç kazanırsa, bu insanlar için bir tehdit oluşturur mu? Açıklayınız. Genelde, bakteriler arasında DNA aktarımı dirençlilik genlerinin yayılımını nasıl etkiler?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 27.3

Çeşitli beslenme şekilleri ve metabolik adaptasyonlar prokaryotlarda evrimleşmiştir

Prokaryotik populasyonlarda rastlanan geniş genetik çeşitlilik, onların beslenme adaptasyonlarına da yansımaktadır. Diğer organizmalar gibi prokaryotlar da enerjilerini ve hücrelerini oluşturdukları organik moleküllerin kaynağı olan karbonu nasıl sağladıklarına göre sınıflandırılırlar. Ökaryotlarda var olan her tip beslenme prokaryotlarda da bulunmakta, buna ek olarak sadece prokaryotlara özgü beslenme tipleri de görülmektedir. Aslında, prokaryotlarda ökaryotlardakinden şaşırtıcı düzeyde daha fazla metabolik adaptasyon gözlenmektedir.

Enerjilerini ışıktan sağlayanlara *fototrof*, kimyasal maddelerden sağlayanlara da *kemotrof* denmektedir. Karbon kaynağı olarak sadece CO_2'nin formlarını kullananlar ototrof olarak adlandırılırlar. Bunun aksine, *heterotrof*lar, diğer organik bileşikleri sentezlemek için glukoz gibi en az bir organik maddeye gereksinim duyarlar. Enerji ve karbon kaynakları bir arada düşünüldüğünde, dört temel beslenme tipi görülmekte olup, **Tablo 27.1** de özetlenmiştir.

Oksijenin Metabolizmadaki Rolü

Prokaryotik metabolizma, oksijenle (O_2) olan ilişkiye göre de değişir. **Zorunlu aeroblar**, hücresel solunum için (bakınız Bölüm 9) O_2'yi mutlaka kullanmak zorunda olup, eksikliğinde gelişemezler. Diğer yandan, **zorunlu anaeroblar**, oksijenden zehirlenirler. Bazı zorunlu anaeroblar sadece fermantasyonla yaşarlar; enerjilerini **anaerobik solunum**dan karşılayan diğer canlılar ise elektron taşıma sistemlerinde son elektron alıcısı olarak, O_2 dışında, nitrat (NO_3^-) ya da sülfat (SO_4^{2-}) kullanırlar. **Fakültatif anaeroblar** ise, mevcutsa O_2 yi kullanırlar, ancak anaerobik bir ortamda fermantasyon ya da anaerobik solunum da yapabilirler.

Azot Metabolizması

Azot, tüm organizmalarda amino ve nükleik asitlerin üretimi için elzemdir. Ökaryotlar, azotu sınırlı sayıda azotlu bileşikten sağlayabilirken, prokaryotlar çok çeşitli formdaki azotu kullanabilirler. Örneğin, bazı siyanobakterler ve metanojenler (Archaea'nin bir grubu), atmosferik azotu (N_2) **azot tespiti (fiksasyonu)** denen bir yöntemle amonyağa (NH_3) dönüştürebilmektedirler. Hücreler daha sonra bu "sabitlenmiş" azotu, amino asitler ve diğer organik moleküllere yerleştirmektedirler. Beslenmeleri açısından azot tespit eden siyanobakterler, gelişmek için sadece ışığa, CO_2'e, N_2'ye, suya ve bazı minerallere gereksinim duyduklarından, kendilerine en çok yetebilen organizmalardandır.

Prokaryotların azotu tespit edebilmelerinin diğer organizmalar üzerinde büyük etkisi vardır. Örneğin, azot tespit eden prokaryotlar, atmosferik azotu kullanamayan ancak prokaryotların amonyaktan sentezledikleri azotlu bileşikler-

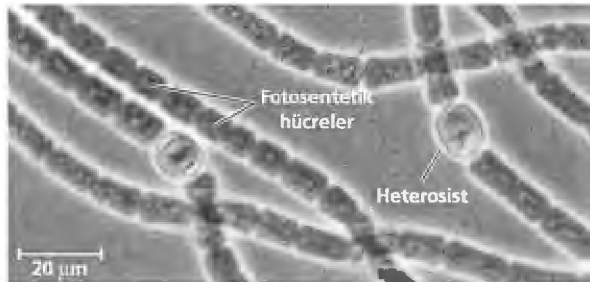
Tablo 27.1 Ana Beslenme Tipleri

Beslenme Tipi	Enerji Kaynağı	Karbon Kaynağı	Organizma tipleri
OTOTROF			
Fotoototrof	Işık	CO_2, HCO_3^-, ya da ilgili bileşik	Fotosentetik prokaryotlar (örneğin, siyanobakterler); bitkiler, bazı protistler (örneğin algler)
Kemoototrof	İnorganik kimyasallar (H_2S, NH_3, ya da Fe^{2+} gibi)	CO_2, HCO_3^-, ya da ilgili bileşik	Sadece bazı prokaryotlara özgün (örneğin, *Sulfolobus*)
HETEROTROF			
Fotoheterotrof	Işık	Organik bileşikler	Sadece belirli sucul ve tuz seven prokaryotlara özgün (örneğin, *Rhodobacter, Chloroflexus*)
Kemoheterotrof	Organik bileşikler	Organik bileşikler	Birçok prokaryot (örneğin, *Clostridium*) ve protistler; mantarlar; hayvanlar; bazı bitkiler.

den yarar sağlayan bitkilerin gereksinimi olan kullanılabilir azotu artırmaktadırlar. Bölüm 55'de bu ve prokaryotların ekosistemin azot döngüsündeki önemli rolleri tartışılmıştır.

Metabolik İşbirliği

Prokaryotik hücreler arasındaki işbirliği, onların bireysel olarak faydalanamayacağı çevresel kaynakları kullanmalarına olanak sağlar. Bazı durumlarda, bu işbirliği, bir filamentin özelleşmiş hücreleri arasında yer alabilir. Örneğin, bir siyanobakter olan *Anabaena*'nın fotosentez ve azot tespiti için gerekli proteinleri şifreleyen genleri vardır ancak, tek bir hücre her iki süreci de aynı zamanda yürütemez. Bunun nedeni, fotosentezin ürettiği oksijenin azot tespiti için gerekli olan enzimleri inaktive etmesidir. *Anabaena*, izole hücreler halinde yaşamaktansa, ipliksi (filamentöz) zincirler oluşturur (**Şekil 27.14**). Zincirdeki hücrelerin çoğu fotosentez yaparken, **heterosist** denilen özelleşmiş diğer bazı hücreler (bazen heterositler olarak da adlandırılır) sadece azot tespit ederler. Her heterosistin çevresini, komşu fotosentetik hücrelerin sentezlediği oksijeni geçirmeyen kalınlaşmış bir duvar sarmalamaktadır. Hücrelerarası bağlantılar, heterosistlerin tespit ettikleri azotu komşu hücrelere geçirmesine ve karbonhidratları almalarına izin verir.



▲ **Şekil 27.14 Bir prokaryottaki metabolik işbirliği.** İpliksi siyanobakter *Anabaena* da, heterosist denilen hücreler azot tespiti yaparken, diğer hücreler fotosentezi gerçekleştirir (IM). *Anabaena* birçok tatlısu gölünde bulunur.

Farklı prokaryotik türler arasındaki metabolik işbirliği, sıklıkla **biyofilm** olarak bilinen yüzey kaplayıcı kolonilerde yer alır. Biyofilmdeki hücreler, yakındaki hücrelerin yakınlaşmasını sağlayan işaretçi moleküller salgılayarak koloninin gelişmesini sağlarlar. Bu hücreler ayrıca salgıladıkları polisakkaritler ve proteinlerle, substrata ve birbirlerine yapışmayı da gerçekleştirirler. Biyofilmdeki kanallar, iç kısımlarda yer alan hücrelere besin taşımak ve artık maddeleri uzaklaştırmak işlevi görürler. Doğada biyofilmlere sık rastlanır, ancak endüstriyel ve tıbbi ürünleri kontamine etmek ve diş çürümelerini hızlandırmak gibi sağlık sorunlarına da yol açmaktadırlar. Biyofilmlerin oluşturduğu zararların faturası yıllık milyarlarca dolara ulaşmaktadır.

Prokaryotlar arası işbirliğine başka bir örnek de, sülfat kullanan bakterilerle metan kullanan Archaea üyelerinin okyanus tabanında birlikte oluşturdukları top şeklindeki hücre topluluklarıdır. Bakteriler, Archaea üyelerinin organik bileşikler ve hidrojen gibi artıklarını kullanmaktadırlar. Karşılığında da, bakterilerin oluşturduğu kükürtlü bileşikleri Archaea üyeleri, oksijensiz koşullarda metanı kullanırken oksitleyici olarak değerlendirmektedirler. Bu ortaklığın küresel etkileri bulunmaktadır: Her yıl, Archaea üyeleri sera etkisi oluşumunda önemli rolü olan metanın yaklaşık 300 milyar kilogramını kullanmaktadırlar (bakınız Bölüm 55).

KAVRAM KONTROLÜ 27.3

1. Dört ana beslenme tipini açıklayarak, hangilerinin prokaryotlara özgü olduğunu belirtiniz.
2. Bir bakteri organik besleyici olarak sadece methionin amino asidine gereksinim duymakta ve karanlık bir mağarada yaşamaktadır. Hangi tip beslenmeye sahiptir? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer insanlar da siyanobakterler gibi azot tespit edebilselerdi, nasıl besinlerle besleneceklerdi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 27.4

Moleküler sistematik prokaryotik filogeniye ışık tutmaktadır

Sistematikçiler, 20. yüzyılın sonlarına değin prokaryotik sınıflandırmayı şekil, hareket, beslenme tarzı ve gram boyama gibi fenotipik özelliklere dayandırıyorlardı. Bu kriterler halen, eğer hasta kanından patojen bakteri kültürü hazırlama işleminde hızlı tanı koyma gerekiyorsa geçerliliğini ko-

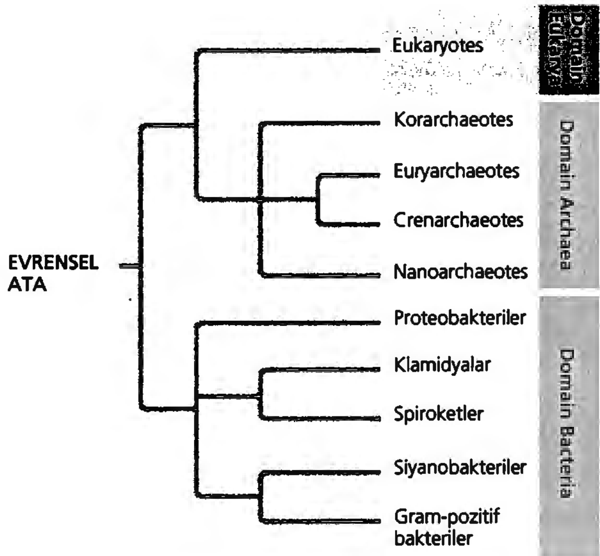
rumaktadır. Ancak, prokaryotik filogeni söz konusu ise, bu özelliklerle bakılarak açık bir evrimsel geçmiş ortaya konamaz. Ama, prokaryotik filogeninin araştırılmasında moleküler sistematiği kullanmak önemli sonuçlar doğurmuştur.

Moleküler Sistematikten Alınacak Dersler

Bölüm 26'da tartışıldığı gibi, mikrobiyologlar prokaryotlardaki gen dizilimlerinin karşılaştırmasını 1970'lerde yapmaya başlamışlardı. Carl Woese ve arkadaşları, evrimsel ilişki kurmak amacıyla küçük ribozomal RNA parçacıklarını kullanarak, bir zamanlar bakteri olarak sınıflandırılmış olan çoğu prokaryotun aslında ökaryotlara daha yakın olduğunu ve kendilerine ait Archaea domaini içerisinde yer almaları gerektiği sonucuna vardılar. O dönemden bu yana mikrobiyologlar, çok sayıda genetik veriyi -yüzlerce tüm genomu- inceleyerek siyanobakteriler gibi birkaç geleneksel taksonomik grubun monofiletik olduğu sonucuna vardılar. Ancak, gram-negatif bakteriler gibi diğer gruplar, birkaç soya dağılmış durumdadırlar. **Şekil 27.15**'de, moleküler sistematiğe dayalı bazı ana prokaryot taksonomileri için bir filogenetik hipotez görülmektedir.

Prokaryotik filogeni çalışırken alınacak bir ders, prokaryotların çok geniş bir çeşitliliğe sahip olduklarıdır. Araştırıcılar, prokaryot gen dizilimlerini incelerken ancak laboratuvarda kültürü yapılabilen türlerin küçük bir bölümünü inceleyebilmişlerdir. Araştırıcılar 1980'lerde, doğadan (toprak ve su gibi) toplanan prokaryotların genlerini incelemek için polimeraz zincir tepkimesi (PCR; bakınız Bölüm 20) kullanmaya başladılar. Bu "genetik bilgi toplama" günümüzde yaygın olarak kullanılmaktadır; aslında, son zamanlarda *metagenomiks* (bakınız Bölüm 21) kullanılarak çevresel örneklerden tüm prokaryotik genomlar elde edilebilmektedir. Bu teknikler, her yıl yaşam ağacına yeni dallar eklemektedir. Halen yaklaşık 7800 prokaryotik türe bilimsel adlandırma yapılmışken, bazı tahminlere göre bir avuç toprakta 10.000 prokaryotik tür bulunmaktadır. Bu çeşitliliği tümüyle sınıflandırmak çok uzun yıllar araştırmayı gerektirmektedir.

Moleküler sistematikten çıkarılan önemli bir başka ders, prokaryotların evrimindeki yatay gen transferinin belirgin önemidir. Prokaryotlar yüz milyonlarca yıl uzak akraba türlerden bile gen aktarımı yapmışlardır ve halen de yapmayı sürdürmektedirler. Bunun sonucu olarak, prokaryot genomlarının önemli bir bölümü aslında diğer türlerden gelen genlerin oluşturduğu bir mozaiktir. Bölüm 26'da görüldüğü üzere, bu tür gen transferleri, yaşam ağacının kökünü saptamada güçlük oluşturmaktadır. Yine de, prokaryotların milyarlarca yıl boyunca Archaea ve Bacteria olarak iki ayrı soy hattı halinde evrimleştiği açıktır (bakınız Şekil 27.15).



▲ **Şekil 27.15 Prokaryotların basitleştirilmiş bir filogenisi.** Moleküler verilere dayanan bu filogenetik ağaç, bu bölümde tartışılan ana prokaryotik grupların arasındaki ilişki hakkında tartışmalı bazı hipotezleri göstermektedir. Korarchaeota ve Nanoarchaeota üyelerinin Archaea içindeki yerleri henüz tam netleşmemiştir.

Archaea



Archaea, bazı özellikleri bakterilere, bazı özellikleri de ökaryotlara paylaşır **(Tablo 27.2)**. Ancak, bu denli uzun zaman ayrı bir evrimsel yolda ilerlemiş bir taksonun da ender özellikler taşıması beklenen bir durumdur.

Tablo 27.2 Yaşamın Üç Domaininin Karşılaştırılması

ÖZELLİK	DOMAİN		
	Bacteria	Archaea	Eukarya
Çekirdek zarı	Yok	Yok	Var
Zarla çevrili organeller	Yok	Yok	Var
Hücre duvarında peptidoglikan	Var	Yok	Yok
Zar lipidleri	Dallanmamış hidrokarbonlar	Bazı dallanmış hidrokarbonlar	Dallanmamış hidrokarbonlar
RNA polimeraz	Bir tip	Birkaç tip	Birkaç tip
Protein sentezi için başlatıcı amino asit	Formil methionin	Methionin	Methionin
Genlerde intronlar	Çok nadir	Bazı genlerde var	Çoğu gende var
Streptomisin ve kloramfenikol antibiyotiklerine tepki	Üreme engellenir	Üreme engellenmez	Üreme engellenmez
DNA'da histonlar	Yok	Bazı türlerde var	Var
Halkasal kromozom	Var	Var	Yok
> 100 °C sıcaklıklarda üreme	Hayır	Bazı türler	Hayır

Archaea domainine ilk katılan prokaryotlar o denli zorlu koşullarda yaşıyorlardı ki, çok az mikroorganizma buralarda sağ kalabilirdi. Böyle organizmalara, zorlu koşulları "seven" anlamında olmak üzere **ekstremofil** (Yunanca *philos*, sevmek) denmekte olup, içlerinde ekstrem halofiller ve ekstrem termofiller de yer alır.

Ekstrem halofiller (Yunanca *halo*, tuz demek), Ölü Deniz (bakınız Şekil 27.16) ve Büyük Tuz Gölü gibi yüksek tuz yoğunluğuna sahip yerlerde yaşarlar. Bazı türler, tuza karşı tolerans gösterirken, bazıları deniz suyunun içerdiğinden (tuzluluğu % 3.5) birkaç kat fazlası tuzluluğa gereksinim duyarlar. Örneğin, *Halobacterium*'un proteinleri ve hücre duvarı, bu organizmaların aşırı tuzlu ortamlarda işlev görmesini kolaylaştıran alışılmadık özellikler sağlamakta, ancak tuzluluk %9'un altına düştüğünde de sağ kalmalarını olanaksız kılmaktadır.

Ekstrem termofiller (Yunanca *thermos*, sıcak demek), çok sıcak ortamlarda bulunurlar (**Şekil 27.16**). Örneğin, *Sulfolobus* cinsindeki archaea üyeleri, 90 °C sıcaklıktaki volkanik kükürtlü su kaynaklarında yaşarlar. Bu denli yüksek sıcaklıklarda, çoğu organizmanın hücreleri ölür, çünkü örneğin, DNA'ları sarmal yapısını koruyamaz ve çoğu proteinleri denatüre olur. *Sulfolobus* ve diğer ekstrem termofiller, bu kötü sondan kendilerini kurtarabilmektedir; çünkü onların DNA ve proteinleri, kendilerini yüksek sıcaklıklarda kararlı kılan adaptasyonlara sahiptir. *Hidrotermal delikler* denen derin denizlerin diplerindeki sıcak su kaynakları civarında yaşayan bir başka ekstrem termofil, "suş 121" olarak bilinir, çünkü 121 °C'de bile üreyebilmektedir. Başka bir ekstrem termofil olan *Pyrococcus furiosus*, PCR tekniği için DNA polimeraz kaynağı olarak biyoteknolojide kullanılmaktadır (bakınız Bölüm 20).

Diğer Archaea üyeleri, daha ılımlı ortamlarda yaşar. **Metanojenler**, kendilerine özgü enerji elde etme yolunun yan ürünü olarak ortama metan salar. Çoğu metanojen, hem enerji üreten ve hem de metan açığa çıkaran bu süreçte, H_2'yi oksitlemek için CO_2'yi kullanır. En sıkı anaeroblardan olan metanojenler, oksijenden zehirlenirler. Bazılarının Grönland'da kilometrelerce buzun altındaki gibi aşırı koşullarda yaşamalarına karşın bazı metanojenler de, diğer mikroorganizmaların tüm oksijeni tükettiği bataklıklarda bulunurlar. Bu tip ortamlarda bulunan "bataklık gazı", Archaea üyeleri tarafından çıkarılan metandır. Diğer metanojen türleri, sığır, termit ve diğer otçul hayvanların bağırsaklarındaki anaerobik ortamlarda yaşarlar ve bu hayvanların beslenmelerinde önemli rol oynarlar. Metanojenler, aynı zamanda, ayrıştırıcı olarak atık suların arıtılmasında önemli kullanıma sahiptirler.



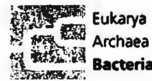
▲ **Şekil 27.16 Aşırı termofiller.** Nevada'da bir gayzerin sıcak sularında yaşayan termofilik prokaryotların turuncu ve sarı kolonileri.

BAĞLANTI KUR *Kavram 8.4'deki (s. 155-156) enzimleri yeniden gözden geçiriniz. Termofillerin enzimlerinin diğer organizmalarınkilerden farkı nedir?*

Çoğu ekstrem halofil ve bilinen tüm metanojenler, Euryarchaeota kladı (Yunancada *eurys*, geniş demek -bu prokaryotların yaşam alanları nedeniyle) içerisindeki Archaea üyeleridir. Euryarchaeota üyeleri, bazı ekstrem termofilleri de içermekle birlikte, çoğu termofil tür, ikinci bir klad olan Crenarchaeota (*cren*, "kaynak", hidrotermal kaynak gibi demektir) içinde yer alır. Son zamanlardaki genetik araştırmalar, Euryarchaeota ve Crenarchaeota türlerinin çoğunun ekstremofil olmadığını ortaya koymuştur. Bu Archaea üyeleri, çiftlik topraklarından göllerin dip çökeltilerine ve okyanus açıklarındaki yüzey sularına kadar uzanan geniş alanlarda yaşamaktadırlar.

Yeni bulgular, Archaea filogenisini sürekli güncellemektedir. 1996'da araştırıcılar, Yellowstone Milli Parkı'ndaki bir sıcak su kaynağından aldıkları örnekte, ne Euryarchaeota ve ne de Crenarchaeota kladlarına ait olmayan bir Archaea üyesi buldular. Bu Archaea üyesini yeni bir klad olan Korarchaeota (Yunanca *koron*, genç adam demek) içerisine yerleştirdiler. İzlanda açıklarında hidrotermal delikleri inceleyen araştırıcılar, 2002'de, çok daha büyük bir Crenarchaeota örneğine tutunmuş, sadece 0.4 μm çapa sahip Archaea hücreleri keşfettiler. Daha küçük olan bu Archaea üyelerinin genomu, bilinen en küçük organizmalarınınkinden biri olup sadece 500.000 baz çifti içermekteydi. Genetik incelemeler, bu prokaryotun dördüncü bir klad olan, Nanoarchaeota (Yunanca *nanos*, cüce) içinde yer alması gerektiğini göstermektedir. Bu grup adlandırıldıktan sonra bir yıl içinde, Nanoarchaeota türlerinden üç tane daha DNA dizilimi izole edildi: biri Yellowstone'daki sıcak su kaynağından, biri Sibirya'daki sıcak su kaynaklarından ve biri de Pasifik'teki bir hidrotermal delikten. Araştırmalar sürerken, Şekil 27.15'deki ağacın değişikliklere uğraması uzak bir olasılık değil gibi görünmektedir.

Bacteria



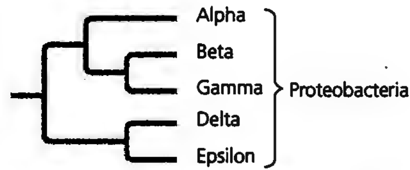
Prokaryotik türlerin büyük çoğunluğu Bacteria içerisinde yer almakta ve birçok insanın da bildiği gibi, boğaz enfeksiyonu ve verem yapan patojen türlerden, İsviçre peyniri ve yoğurt yapan yararlı türlere kadar birçok tür bulunmaktadır. Beslenme tarzı ve metabolizmanın her ana tipine bakteriler arasında rastlanmakta ve küçük bir taksonomik grupta bile çok farklı beslenme şekilleri sergileyen bakteri türleri bulunmaktadır. Görüleceği gibi, bakterilerin -ve Archaea üyelerinin- çeşitli beslenme ve metabolizma yetenekleri, dünya ve dünyadaki yaşam üzerinde büyük etkiye sahiptir. İzleyen iki sayfada, **Şekil 27.17**'yi inceleyerek, bazı ana bakteri gruplarına daha yakından göz atınız.

▼ **Figure 27.17**

İnceleme Ana Bakteri Grupları

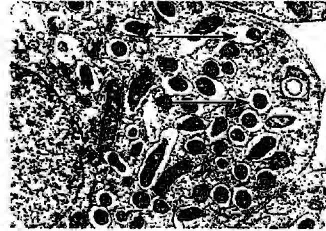
Proteobacteria

Bu geniş ve çeşitlilik gösteren gram-negatif bakteri grubunda, fotoototroflar, kemoototroflar, ve heterotroflar bulunur. Bazı proteobakteriler anaerobik, diğerleri aerobiktir. Moleküler sistematikçiler halen proteobakterilerin beş alt grubunu tanımlamışlardır; sağdaki filogenetik ağaç, moleküler verilere dayanan ilişkilerini göstermektedir.



Alt grup: Alfa Proteobacteria

Bu alt gruptaki türlerin birçoğu, ökaryotik konakçılarla ilintilidir. Örneğin, Rhizobium türleri baklagillerin (fasulye/bezelyegiller) köklerindeki yumrularda, atmosferik N_2'yi konakçının proteinlerini sentezlemesi için gerekli bileşiklere çevirirler. *Agrobacterium* cinsindeki türler, bitkilerde tümörler oluştururlar; genetik mühendisler bu bakterileri, zirai bitkilerin genomlarına (bakınız Şekil 20.26) yabancı DNA transferi için kullanırlar. Bölüm 25'de açıklandığı gibi, bilim insanları, mitokondrilerin endosimbiyozla aerob alfa proteobakterilerden evrimleştiği hipotezini ileri sürmektedirler.



Baklagillerin kök hürcesindeki *Rhizobium (oklar)*

Alt grup: Beta Proteobacteria

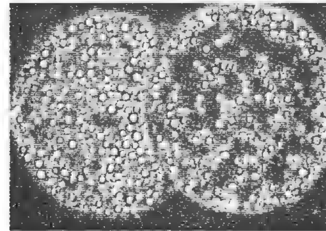
Beslenme şekli bakımından büyük çeşitlilik gösteren bu alt grupta, amonyumu (NH_4^+) oksitleyerek nitrit (NO_2^-) açığa çıkaran, azot döngüsünde önemli rol oynayan toprak bakterisi *Nitrosomonas* bulunur.



Nitrosomonas (renklendirilmiş TEM)

Alt grup: Gama Proteobacteria

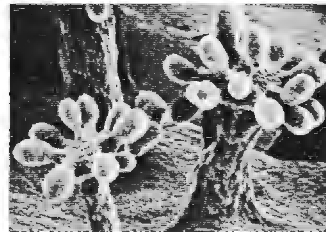
Bu alt grubun ototrof üyeleri arasında, enerjisini H_2S'i oksitleyerek, kükürt açığa çıkaran (sağdaki fotoğrafta küçük tanecikler) *Thiomargarita namibiensis* (bakınız s. 557) gibi kükürt bakterileri bulunur. Bazı heterotrofik gama proteobakteriler patojendirler; örneğin *Legionella*, lejyoner hastalığını oluşturur, *Salmonella* bazı besin zehirlenmelerinden sorumludur, ve *Vibrio cholerae* kolera oluşturur. İnsan ve hayvanların bağırsaklarında normalde bulunan *E. coli*, genelde patojen değildir.



Kükürt artıkları içeren *Thiomargarita namibiensis*

Alt grup: Delta Proteobacteria

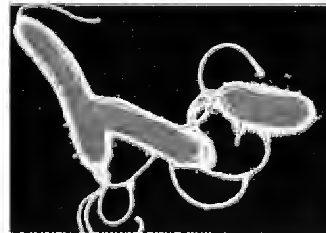
Bu alt grupta, yapışkan madde salgılayan myxobakteriler bulunur. Toprak kuruduğunda ya da besin azaldığında, hücreler bir araya toplanarak, dirençli "miksosporları" oluşturmak üzere tomurcuklanırlar. Bu hücreler, koşullar uygun olunca yeni koloniler oluştururlar. Delta proteobakterilerin diğer bir grubu, bdellovibriolar, diğer bakterilere 100 µm/sn hızla saldırırlar (bir insanın 240 km/saat hızla koşması gibi). Saldırı, bazı bakterilerin dış yüzeyindeki özgül moleküllere bir bdellovibrio tutununca başlar. Sonra bdellovibrio, sindirici enzimler salgılayarak avını deler ve saniyede 100 devir yapacak hızda dönerek içeri girer.



Bir miksobakteri olan *Chondromyces crocatus* un tomurcuklanması (TEM)

Alt grup: Epsilon Proteobacteria

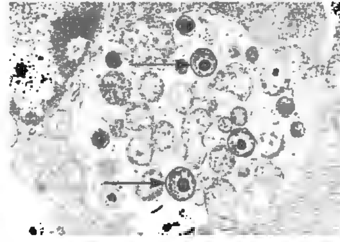
Bu alt gruptaki türlerin çoğu insanlarda ve diğer hayvanlarda patojendir. Epsilon proteobakteriler içinde, kan zehirlenmesi ve bağırsak yangısı oluşturan Chlamydia ve mide ülserlerine neden olan *Helicobacter pylori* yer alır.



Helicobacter pylori (renklendirilmiş TEM)

Chlamydialar

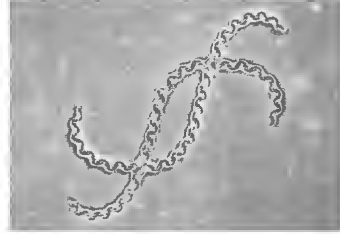
Bu parazitler, sadece hayvan hücrelerinde yaşayabilmekte ve konakçılarının ATP'leri gibi en temel kaynaklarından yararlanmaktadırlar. Chlamydiaların gram-negatif duvarları, peptidoglikan içermediğinden olağandışıdır. Chlamydiaların bir türü olan *Chlamydia trachomatis*, dünyada körlüğün en yaygın etkenidir ve ayrıca Amerika Birleşik Devletleri'nde en çok görülen gonokoksal olmayan ve cinsel yolla bulaşan üretra iltihabı(ürethritis) etkenidir.



Bir hayvan hücrcesindeki chlamydia (oklar) renklendirilmiş (TEM)

Spiroketler

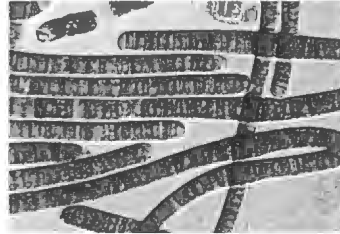
Bu helikal yapıdaki heterotroflar, internal, kamçı benzeri filamentlerini çevirerek ortamlarında hareket ederler. Çoğu spiroket, bağımsız yaşarken, diğer bazıları kötü namlı patojenlerdir: *Treponema pallidum*, sifilis (frengi) ve *Borrelia burgdorferi* ise Lyme hastalığı etkenidirler.



Leptospira, bir spiroket (renklendirilmiş TEM)

Cyanobacteria

Bu fotootortroflar, bitki gibi oksijen üreten, fotosentez yapıcı yegane prokaryotturlar. (Aslında, Bölüm 28'de de tartışılacağı gibi, kloroplastlar büyük olasılıkla endosimbiyotik siyanobakterilerden evrimleşmişlerdir.) Bağımsız ve filamentöz siyanobakteriler, tatlı- ve tuzlu suların yüzeye yakın bölümlerinde bulunan fotosentetik fitoplanktonların ögeleridirler. Bazı filamentler, atmosferik N_2'nin, amino asitler ve diğer organik moleküllerin sentezinde kullanılacak inorganik moleküllerin yapısına sokulması (tespit edilmesi) işleminde işlev görürler (bakınız Şekil 27.14).



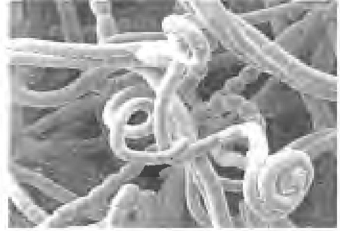
İpliksi (filamentöz) bir siyanobakteri, *Oscillatoria*

Gram-Pozitif Bakteriler

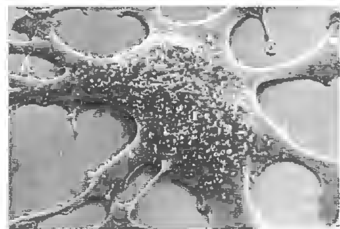
Gram-pozitif bakteriler, çeşitlilik açısından proteobakterilerle yarışabilirler. Bir alt gruptaki aktinomisetler (bu bakteriler bir zamanlar yanılgıyla mantarlara benzetildiğinden, Yunanca *mykes*, fungus), dallanmış tek hücreli zincirler halinde koloniler oluştururlar. Actinomycetes grubunun iki türü, tüberküloz ve lepra (cüzzam) etkenidir. Ancak, çoğu aktinomiset serbest yaşayan ve topraktaki organik maddelerin parçalanmasında işlevi olan türlerden oluşur; salgıları, tipik toprak kokusunun oluşmasında pay sahibidir. *Streptomyces* (üstte) cinsinin toprakta yaşayan türleri, ecza firmalarınca, streptomycin de dahil olmak üzere pek çok antibiyotiğin sentezi için üretilmektedir.

Gram-pozitif bakteriler, şarbon etkeni Bacillus anthracis (bakınız Şekil 27.9) ve botulizm etkeni *Clostridium botulinum* gibi birçok bağımsız türü içerir. *Staphylococcus* ve *Streptococcus*'un çeşitli türleri de gram-pozitif bakterilerdir.

Hücre duvarı olmadığı bilinen tek bakteri grubu Mycoplasmalardır (alt). Bunlar, aynı zamanda bilinen en küçük hücrelere sahip bakterilerden olup, bir ribozomdan sadece beş kez büyük olacak şekilde 0.1 µm çapa sahiptirler. Mycoplasmaların genomları da küçüktür. Örneğin, *Mycoplasma genitalium* sadece 517 gen içerir. Çoğu mycoplasma serbest yaşayan toprak bakterileri olup, bazıları patojendir.



Birçok antibiyotiğin kaynağı streptomyces (TEM)

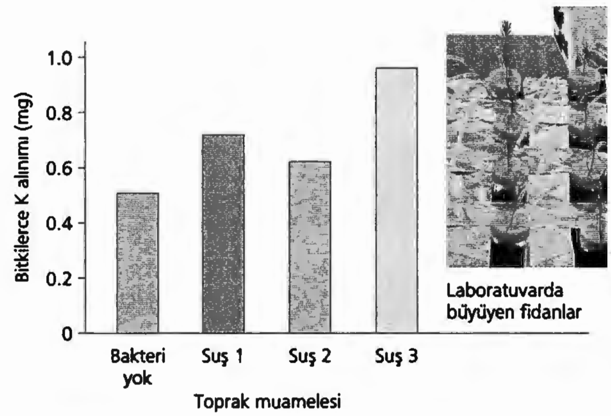


Bir insan fibroblast hücresini kaplamış yüzlerce mikoplazma (renklendirilmiş TEM)

KAVRAM KONTROLÜ 27.4

1. Moleküler sistematikçilerin, prokaryotların filogenisini anlamamızda nasıl katkı yaptıklarını açıklayınız.
2. Prokaryotların çeşitliliğini ve filogenisini anlamamıza genetik bilgi toplama nasıl katkı yapmaktadır?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Metan üretimiyle ilgili metabolik yolun evrimi hakkında metanojen bir bakterinin keşfi ne ye işaret edecektir?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.



▲ **Şekil 27.18 Toprak verimliliğine bakterilerin etkisi.** Çam fidelerinin büyütüldüğü steril topraklara, *Burkholderia glathei* bakterisinin üç suşunun eklenmesi sonucu, fideler, potasyumu (K), hiç bakteri eklenmemiş topraktakilere oranla daha fazla absorbe etmişlerdir. Diğer sonuçlar (gösterilmemiş), 3 numaralı suşun mineral kristallerden salınarak toprağa geçen K oranını artırdığını ortaya koymuştur.

EĞER ÖYLE İSE? *Bakteri içeren topraklarda fidelerce ortalama K alımının oranını tahmin ediniz. Eğer toprak verimliliğine bakterilerin bir etkisi olmasaydı, bu ortalamanın ne olmasını beklerdiniz?*

KAVRAM 27.5

Prokaryotlar biyosferde çok önemli rollere sahiptir

Eğer insanlar yarın dünyada yok olsaydı, yaşam bazı türler için değişirdi, fakat çok azının nesli tükenirdi. Bunun aksine, prokaryotların biyosferdeki rolleri o denli önemlidir ki, eğer onlar yok olsalardı, birçok türün yaşamını sürdürebilmesi çok uzak bir olasılık olurdu.

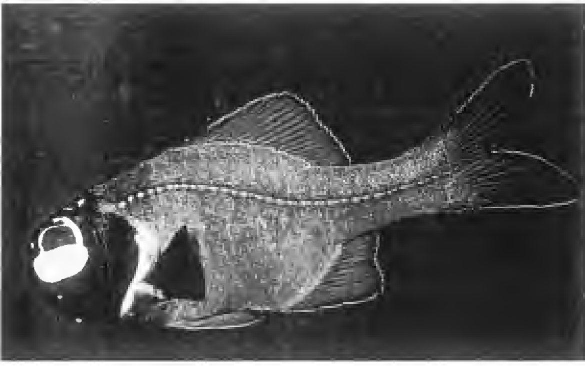
Kimyasal Geri Dönüşüm

Tüm canlılardaki organik molekülleri oluşturan atomlar, bir zamanlar toprak, hava ve sudaki inorganik maddelerin birer parçasıydı. Er ya da geç, bu atomlar tekrar oraya döneceklerdir. Ekosistemler, kimyasal elementlerin çevrede canlı ve cansızlar arasındaki sürekli dönüşümüne bağımlıdır; ve prokaryotlar da bu süreçte temel rolü oynarlar. Örneğin, kemoheterotrofik prokaryotlar **parçalayıcı** olarak işlev görürler ve ölü organizmaları olduğu kadar atık maddeleri de parçalayarak, karbon, azot ve diğer elementlerin serbest kalmasını sağlarlar. Bakteriler ve mantarlar gibi diğer parçalayıcıların işlevleri olmasaydı tüm yaşam dururdu. (Kimyasal döngülerin ayrıntılı tartışması için Bölüm 55'e bakınız.)

Prokaryotlar ayrıca, bazı molekülleri diğer organizmalar tarafından alınabilecek şekle dönüştürürler. Siyanobakterler ve diğer ototrof prokaryotlar, CO_2'yi daha sonra besin zincirlerinden geçmek üzere şekerler gibi organik bileşiklere dönüştürürler. Siyanobakterler ayrıca, atmosferik O_2'yi oluştururlar ve bazı prokaryotlar atmosferik azotu (N_2) tespit ederek, başka organizmaların protein ve nükleik asitlerini yapmakta yapı taşı olarak kullanmaları amacıyla faklı yapılara dönüştürürler. Bazı koşullarda prokaryotlar, bitkilerin büyümek için gereksinim duyduğu azot, fosfor ve potasyum gibi besleyicilerin alınmasını kolaylaştırırlar (**Şekil 27.18**). Prokaryotlar, aynı zamanda bitki beslenmesinde anahtar rolü olan besin maddelerinin alınmasını azaltabilirler de; bu olay, prokaryotlar besin maddelerini kendi hücreleri içerisinde kalacak molekülleri sentezlemede kullanarak onları "hareketiz" kıldıkları zaman görülür. Böylece, prokaryotların topraktaki besin maddesi derişimine, karmaşık etkileri olur. Denizel ortamda, 2005 yılında yapılan bir araştırmada, Crenarchaeota kladına ait bir Archaea üyesinin azot döngüsündeki anahtar basamaklardan biri olan nitrifikasyonu yapabildiği ortaya çıktı (bakınız Şekil 55.14). Crenarchaeota üyeleri, tahmini 10^{28} olan sayıları ile okyanuslara hükmederler. Bu organizmaların bu denli yüksek sayılarda olmasının küresel azot döngüsüne büyük etkisi olacağı düşünülmekte ve bilim insanları bu olasılığı araştırmaktadır.

Ekolojik Etkileşimler

Prokaryotlar, birçok ekolojik etkileşimde temel rol oynarlar. **Simbiyoz** (Yunanca "beraber yaşamak" demek) terimi ele alınacak olursa, iki türün birbiriyle yakın temasta oldukları ekolojik bir ilişkidir. Prokaryotlar sıklıkla kendilerinden çok daha büyük organizmalarla simbiyotik ilişki kurarlar. Simbiyotik bir ilişkide, genelde büyük olan organizma **konakçı**, küçük olan da **simbiyont** olarak adlandırılır. Prokaryot ve konakçısının karşılıklı yarar sağladıkları **mutualizm**, sık rastlanan bir ekolojik ilişkidir (**Şekil 27.19**). Diğer ilişkilerden **kommensalizm**, bir türün yarar sağladığı, diğerinin ise ne yarar ne de zarar gördüğü bir ilişkidir. Örneğin, vücudunuz üzerinde yaşayan 150'den fazla bakteri cinsi, her santimetre karenizde 10 milyon hücreye ulaşabilir. Bulardan bazı türler kommensaldır: Siz onlara yer ve derinizdeki yağlarla besin sağlarsınız, onlar ise size ne yarar sağlarlar ne de zarar verirler. Son olarak da, bazı prokaryotlar **parazittirler**, konakçılarının hücre içeriklerini, dokularını ya da vücut sıvılarını yerler; grup olarak, konakçılarına zarar vermekle birlikte onu en azından çabuk öldürmezler (predatörün aksine). Hastalık oluşturan parazitler **patojen** olarak adlandırılırlar ve çoğu prokaryottur. (Mutualizm, kommensalizm ve parazitizm Bölüm 54'de daha ayrıntılı incelenecektir.)



▲ **Şekil 27.19 Mutualizm: bakteriyel "farlar".** Fener balığının (*Photoblepharon palpebratus*) gözünün alt tarafındaki parlayan oval bölge, biyolojik ışıma yapan bakterileri barındırmaktadır. Balık bu ışığı, avının ve muhtemel eşlerin dikkatlerini çekmek amacıyla kullanmaktadır. Bakteriler besinlerini balıktan sağlamaktadırlar.

Bir ekosistemin varlığı tümüyle prokaryotlara bağlı olabilir. Örneğin, hidrotermal deliklerdeki ekolojik komünite çeşitliliğinin fazlalığını bir düşünün. Bu komünitelerde, solucanlar, midyeler, yengeçler ve balıklar gibi çok sayıda farklı hayvan türü yaşamaktadır. Ancak, okyanus tabanına güneş ışığı ulaşamadığından, komünitede fotosentez yapanlar yer almamaktadır. Onun yerine, komünitenin yaşamına kemoototrof bakterilerin metabolik etkinliği destek olmaktadır. Bu bakteriler, delikten salınan hidrojen sülfür (H_2S) gibi bileşiklerden kimyasal enerji sağlarlar. Etkin bir hidrotermal delik, yüzlerce ökaryotik türü destekleyebilir ancak, kimyasalların salınması duracak olursa, kemoototrof bakteriler yaşamını sürdüremez. Sonuç olarak, tüm komünite yok olur.

KAVRAM KONTROLÜ 27.5

1. Küçük olmalarına karşın, prokaryotların dünyaya ve oradaki yaşama nasıl büyük etki yaptıklarını açıklayınız.
2. **BAĞLANTI KUR** Şekil 10.6'daki (s. 188) fotosentezi inceledikten sonra, siyanobakterlerin O_2 üretip, CO_2'den organik bileşikleri sentezlemelerinin ana aşamalarını özetleyiniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 27.6

Prokaryotların insanlar üzerinde hem yararlı hem zararlı etkileri vardır

En iyi bilinen prokaryotların insanlarda hastalık oluşturan bakteriler olmasına karşın, bu patojenler prokaryot türleri arasında küçük bir bölümü oluşturur. Diğer çoğu prokaryotun insanlarla iyi ilişkileri vardır ve bazıları ziraat ve endüstride önemli roller oynarlar.

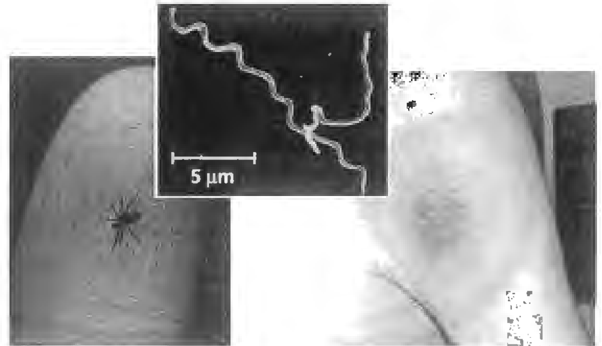
Mutualistik Bakteriler

Diğer birçok ökaryot için de geçerli olduğu gibi, insan sağlığı, mutualistik prokaryotlara bağlıdır. Örneğin, bağırsaklarımız yaklaşık 500-1000 bakteri türüne ev sahipliği yapar; sayıları, vücudumuzdaki hücrelerin on katıdır. Bağırsakların farklı yerlerinde değişik türler yaşar ve farklı besinleri işleme yeteneklerine göre ayrılırlar. Bu türlerin çoğu mutualistiktir ve bağırsaklarımızın parçalayamadığı besinleri sindirirler. 2003 yılında araştırıcılar, bu bağırsak mutualistlerinden biri olan *Bacteroides thetaiotaomicron*'un tüm genomunu yayınladılar. Genomda, karbonhidratları, vitaminleri ve insanın gereksinimi olan diğer besin maddelerini sentezlemekten sorumlu geniş bir gen dizisi bulunmaktaydı. Bakteriden gelen uyarılar, besin moleküllerini absorblayan bağırsak damar ağını yapan insan genlerini etkinleştirmektedir. Diğer sinyaller, *B. thetaiotaomicron*'un duyarlı olmadığı antimikrobiyal bileşiklerin üretilmesi için insan hücrelerini uyarmaktadır. Bu etkinlik, rekabetteki diğer türlerin populasyon büyüklüklerini azaltarak, hem *B. thetaiotaomicron*'un hem de konakçısı olan insanın yarar sağlamasına yol açmaktadır.

Patojen Bakteriler

Bu güne değin bilinen patojenik prokaryotların hepsi bakterilerdi ve bu kötü ünlerini hak ediyorlardı. Bakteriler, insan hastalıklarının yaklaşık yarısına neden olurlar. Her yıl kabaca 2 milyon insan, *Mycobacterium tuberculosis*'in oluşturduğu akciğer hastalığı tüberkülozdan ölmektedir. Yine her yıl yaklaşık 2 milyon kişi de çeşitli bakterilerin oluşturduğu ishalden ölmektedir.

Bazı bakteriyel hastalıklar, pireler ya da keneler aracılığıyla bulaşmaktadır. Amerika Birleşik Devletleri'nde, Lyme hastalığı bu yolla bulaşan en geniş yayılımlı hastalık olup, her yıl 15.000 ile 20.000 insanı enfekte etmektedir (**Şekil 27.20**). Tarla fareleri ve geyikler üzerinde yaşayan kenelerce taşınan bir bakteri tarafından oluşturulan Lyme hastalığı, halsizlik, eklem iltihabı, kalp sorunları, sinirsel bozukluklara neden olan ve tedavi olunmazsa ölümle sonuçlanabilen bir hastalıktır.



▲ **Şekil 27.20 Lyme hastalığı.** *Ixodes* cinsindeki keneler, hastalığı *Borrelia burgdorferi* spiroketi aracılığıyla yaymaktadırlar (renklendirilmiş TEM). Kenenin ısırdığı yerde bir kızarıklık oluşmakta; kızarıklık, büyük ve halkasal (resimdeki gibi) ya da çok daha az belirgin olabilmektedir.

Patojen prokaryotlar, genelde ekzotoksin ya da endotoksin olarak sınıflandırılan zehirli bileşikler yoluyla hastalık oluştururlar. **Ekzotoksinler,** bazı belirli bakteriler ve diğer organizmalarca salgılanan proteinlerdir. Tehlikeli bir bağırsak hastalığı olan kolera, proteobakteri olan *Vibrio cholera* tarafından salgılanan bir ekzotoksince oluşturulur. Toksin, bağırsak hücrelerini uyararak klorür iyonlarının salgılanmasını sağlar ve osmoz yoluyla su da onu izler. Başka bir örnek de, öldürücü bir hastalık olan botulizm olup, iyi konserve edilmemiş et, deniz ürünleri ve sebzeleri fermente ederek, bir ekzotoksin olan botulinum toksinini salgılayan gram pozitif bir bakteri, *Clostridium botulinum* tarafından oluşturulur. Botulinum toksini, diğer ekzotoksinler gibi, onu oluşturan bakteri orada bulunmasa dahi hastalık oluşturabilir. Böyle bir vakada, *C. botulinum* içermeyen tuzlanmış balık yiyen sekiz kişi, botulinum toksini olduğu için zehirlenmişlerdir. Bakterinin artık bulunmamasına karşın, balıkların hazırlanma aşamasında bir şekilde bakteri üreyerek toksinini salgılamıştır.

Endotoksinler, gram negatif bakterilerin dış zarlarında yer alan lipopolisakkarit elemanlardır. Ekzotoksinlerin aksine, endotoksinler ancak bakteriler ölüp, hücre duvarları parçalanınca açığa çıkarlar. Endotoksin üreten bakteriler içinde, tifo hastalığı etkeni *Salmonella typhi*'nin de bulunduğu *Salmonella* cinsine ait türler bulunur. Kümes hayvanlarında bulunan diğer *Salmonella* türleri tarafından oluşturulan gıda zehirlenmelerini duymuşsunuzdur.

19. yüzyıldan beri, endüstrileşmiş ülkelerdeki gelişmiş sağlık önlemleri sayesinde, patojen bakteri tehdidi önemli ölçüde azalmış durumdadır. Antibiyotikler sayesinde, birçok yaşam kurtarılmış ve hastalıklar azalmıştır. Yine de, birçok bakteri suşunda antibiyotiklere direnç sürekli olarak gelişmektedir. Daha önce okuduğunuz gibi bakterilerin hızlı çoğalması, direnç genlerini taşıyan hücrelerin doğal seçilimle büyük topluluklara ulaşmasını ve bu genlerin aynı zamanda yatay gen transferi ile başka türlere de geçmesini sağlamaktadır.

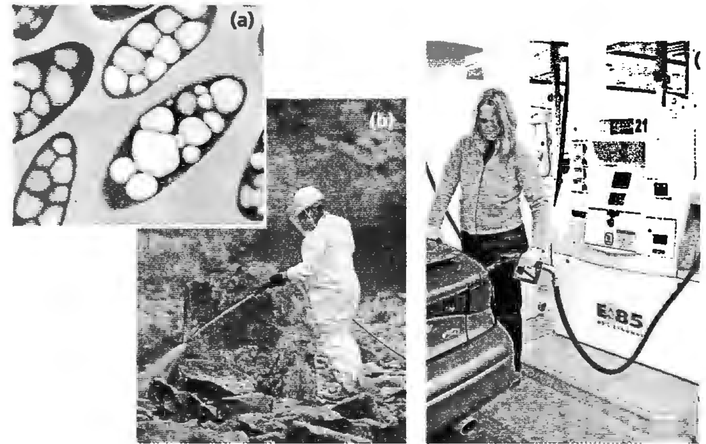
Yatay gen transferi aynı zamanda, virulansla ilgili genlerin yayılmasını da sağlayarak normalde zararsız olan bakterileri hastalık yapar hale de getirebilmektedir. Örneğin, insan bağırsağında zararsız bir simbiyont olan *E. coli*, kanlı ishal yapan patojen türlere dönüşebilmektedir. 0157:H7 olarak adlandırılan en tehlikeli suşlardan biri, küresel bir tehdit oluşturmuştur; sadece Amerika Birleşik Devletleri'nde, çoğunlukla kontamine sığır eti ürünlerinden her yıl 75.000 0157:H7 enfeksiyonu görülmektedir. Araştırıcılar 2001 yılında, 0157:H7'nin genom dizilimini çıkararak, zararsız bir *E. coli* suşu olan K-12 ile karşılaştırdılar ve 0157:H7'nin 5416 geninden 1387'sinin K-12'de karşılığının bulunmadığını ortaya çıkardılar. Bu 1387 genin çoğu, faj DNA'sının yer aldığı kromozom bölgelerinde bulunmaktaydı. Bu sonuca göre, 1387 genin en azından bir kısmı, faj kaynaklı yatay gen transferi yoluyla (transdüksiyon) 0157:H7 genomuna bağlanmıştır. Sadece 0157:H7'de bulunan ve bağırsak duvarına yapışarak besin alınımını sağlayan yapışkan fimbriaların sentezini şifreleyen genler de dahil olmak üzere, bazı genler virulansla bağlantılıdır.

Patojenik bakteriler aynı zamanda biyoterörizm açısından da potansiyel bir tehdit unsurudurlar. Örneğin, 2001 yılında posta yoluyla gönderilen *Bacillus anthracis* sporları, 18 kişinin solunum yolu şarbonuna yakalanıp, 5 tanesinin ölümüne yol açmıştır. Bu tip senaryolar, patojen prokaryotlar üzerindeki çalışmaların, yeni aşı ve antibiyotikler üretilmesi amacıyla daha da yoğunlaşmasına yol açmıştır.

Araştırma ve Teknolojide Prokaryotlar

Bakteri ve Archaea üyelerinin metabolik yeteneklerinden birçok yararlar sağlamamız işin olumlu bir yönüdür. Örneğin, insanlar sütten peynir ve yoğurt yapmak için uzun süredir bakterileri kullanmaktadır. Son yıllarda, prokaryotlar hakkında daha fazla bilgi sahibi olmamız, onların biyoteknoloji alanındaki yeni kullanım alanlarını patlama denebilecek düzeye getirmiştir; *E. coli*'nin gen klonlanmasındaki ve *Agrobacterium tumefaciens*'in Altın Pirinç gibi (bakınız Bölüm 20) transgenik bitkilerin üretiminde kullanımları, verilebilecek iki örnektir.

Bakteriler yakın zamanda, plastik endüstrisi gibi temel bir endüstri alanında öne çıkacaklardır. Her yıl küresel olarak petrolden yaklaşık 175 milyar kg plastik üretilmekte ve oyuncak, saklama kapları, alkolsüz içecek şişeleri ve daha birçok maddenin yapımında kullanılmaktadır. Bu ürünler geç parçalandığından çevre sorunları yaratmaktadır. Bakterilerden doğal plastik üretiminde yararlanmak olasıdır (**Şekil 27.21a**). Örneğin, bazı bakteriler kimyasal enerji depolamak amacıyla PHA (polihidroksialkanoat) denilen bir polimer üretmektedirler. Ürettikleri PHA, özütlenebilmekte, topaklaştırılmakta ve sağlam, doğada parçalanabilen plastikler yapılabilmektedir.



▲ **Şekil 27.21 Prokaryotların bazı kullanım alanları. (a)** Bu bakteriler, ayrıştırılıp, biyolojik olarak parçalanabilir plastik ürünlerin yapımında kullanılan PHA sentezleyip, depolamaktadır. **(b)** Petrol bulaşmış bir alana gübre püskürtmek, petrolü parçalayacak bölgesel bakterilerin üremesini uyararak doğal parçalanmayı beş kat hızlandırmaktadır. **(c)** Sürdürülmekte olan araştırmalar, yenilenebilir bitkisel ürünlerden etanol (E-85) yakıtını üreten bakterilerin geliştirilmesinin üzerinde durmaktadır.

Prokaryotların diğer bir kullanım alanı, toprak, hava ya da sudan kirleticilerin uzaklaştırılması olan **biyoremediasyon**dur. Örneğin, anaerobik bakteriler ve archaea, lağımdaki organik maddeleri parçalayarak, kimyasal sterilizasyondan sonra gübre olarak kullanılabilecek bileşiklere dönüştürürler. Diğer biyoremediasyon uygulamaları, petrol sızıntılarını temizlemek (**Şekil 27.21b**) ve yer altı sularındaki radyoaktif maddeleri (uranyum gibi) çökeltmektir.

İnsanlar genetik mühendislik aracılığıyla, bakterileri değiştirerek, vitamin, antibiyotik, hormon ve diğer ürünleri sentezletebilmektedirler (bakınız Bölüm 20). Araştırıcılar, zirai atık, çim, kağıt atıkları ve mısır gibi biyokitlesel maddelerden etanol üretebilen bakterileri biyomühendislikle elde ederek, fosil yakıt kullanımını azaltmayı hedeflemektedirler (**Şekil 27.21c**).

Prokaryotların yararlı olabilmeleri, büyük ölçüde çeşitli beslenme ve metabolizma tiplerine sahip olmalarından kaynaklanmaktadır. Tüm bu metabolik çeşitlilik, bu ünitenin son kısmını ayırdığımız ökaryotların evrimini duyuran yapısal yeniliklerden önce evrimleşmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 27.6

1. Prokaryotların bugün sizi olumlu olarak etkilediği en az iki yolu tanımlayınız.
2. Patojen bir bakterinin toksini, onun konakçıdan konakçıya yayılma şansını artıran belirtiler oluşturur. Bu bilgi, toksinin endo- ya da ekzotoksin olduğunu gösterir mi? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Ani ve kuvvetli bir diyet, sindirim sisteminizdeki prokaryot türlerini nasıl etkiler?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

27 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 27.1

Yapısal ve işlevsel adaptasyonlar prokaryotik başarıya katkıda bulunur (s. 556-561)



- Prokaryotlar ikiye bölünerek hızla çoğalırlar. Bazıları, zor koşullara dayanabilmek için yüzlerce yıl sağ kalabilen endosporlar oluşturur. Prokaryot populasyonları, değişen çevre koşullarına uyum için kısa zaman periyodu içerisinde evrilebilirler.

? *Prokaryotların farklı koşullarda yaşayabilmelerini sağlayan özelliklerini açıklayınız.*

KAVRAM 27.2

Hızlı üreme, mutasyon ve genetik rekombinasyon prokaryotlarda genetik çeşitliliği artırır (s. 561-564)

- Prokaryotların genelde hızlı çoğalmaları nedeniyle, mutasyonlar populasyonun genetik çeşitliliğini artırarak uyumsal evrimi olası kılar.
- Prokaryotlardaki genetik çeşitlilik, iki ayrı hücreden gelen DNA'ların rekombinasyonu ile (transformasyon, transdüksiyon ya da konjugasyon yoluyla) ortaya çıkabilir. Avantaj sağlayan (antibiyotiklere direnç gibi) allellerin aktarımı ile, genetik rekombinasyon prokaryotik populasyonlarda uyumsal evrimi sağlayabilir.

? *Mutasyonlar seyrek oluşur ve prokaryotlar eşeysiz ürerler; yine de populasyonlarının genetik çeşitliliği yüksek olabilmektedir. Bunun nasıl olabildiğini açıklayınız.*

KAVRAM 27.3

Çeşitli beslenme şekilleri ve metabolik adaptasyonlar prokaryotlarda evrimleşmiştir (s. 564-565)

- Prokaryotlardaki beslenme çeşitliliği ökaryotlardakinden çok daha fazladır. Grup olarak prokaryotlar, beslenmenin dört tipini de uygular: **fotoototrofluk, kemoototrofluk, fotoheterotrofluk** ve **kemoheterotrofluk.**
- Prokaryotlarda, **zorunlu aeroblar** O_2'ye gereksinim duyarlar, **zorunlu anaeroblar** O_2 ile zehirlenirler, ve **fakültatif anaeroblar** O_2 olsa da yaşarlar, olmasa da.
- Ökaryotların aksine prokaryotlar, çok değişik formlardaki azotu kullanabilirler. Bazıları atmosferik azotu, **azot tespiti** denilen yöntemle amonyağa dönüştürebilirler.
- Prokaryotik hücreler, hatta ayrı türler, metabolik olarak işbirliği yapabilirler. *Anabaena* da, fotosentetik hücrelerle azot tespit eden hücreler, metabolik ürünleri değiş-tokuş ederler. Metabolik işbirliği, değişik türlerde yüzeyleri kaplayan **biyofilm**lerde de gözlenir.

? *Prokaryotik metabolik adaptasyonların sınırlarını tanımlayınız.*

KAVRAM 27.4

Moleküler sistematik prokaryotik filogeniye ışık tutmaktadır (s. 565-570)

- Moleküler sistematik, prokaryotların filogenetik olarak sınıflandırılmalarına yol açarken, sistematikçilerin yeni ana grupları tanımlamalarına olanak sağlamaktadır.
- Aşırı termofiller ve aşırı halofiller gibi bazı Archaea üyeleri, zorlu koşullarda yaşarlar. Diğer Archaea üyeleri, toprak ve göller gibi daha ılımlı ortamlarda yaşarlar.
- Çeşitli beslenme tipleri, bakterilerin ana grupları içinde yer alır. En büyük iki grup, proteobakteriler ve gram-pozitif bakterilerdir.

? *Moleküler verilerin prokaryotik filogeniyi oluşturma üzerinde nasıl bir etkisi olmuştur?*

KAVRAM 27.5

Prokaryotlar biyosferde çok önemli rollere sahiptir (s. 570-571)

- Heterotrofik prokaryotlar tarafından gerçekleştirilen ayrıştırma işlemi, ototrofların sentetik etkinlikleri ve azot tespit edici prokaryotlar, elementlerin ekosistemdeki çevrimlerine katkıda bulunur.
- Çoğu prokaryotun, bir konakçı ile simbiyotik ilişkisi vardır; prokaryotlarla konakçıları arasındaki ilişkiler, mutualizmden, kommensalizme ve parazitizme ulaşır.

? *Çoğu türün yaşamlarını sürdürebilmelerinde prokaryotlar hangi yönlerden anahtar rolü oynarlar?*

KAVRAM 27.6

Prokaryotların insanlar üzerinde hem yararlı hem zararlı etkileri vardır (s. 571-573)

- İnsanlar, bağırsaklarımızda yaşayıp, besinleri sindirmemize yardımcı olan yüzlerce tür de dahil olmak üzere, mutualistik prokaryotlara bağımlıdır.
- Patojen bakteriler tipik olarak, **ekzotoksin** ve **endotoksinler** salgılayarak hastalık oluşturlar, aynı zamanda biyoterörizm için de kullanılabilir silahlardır. Yatay gen transferi, zararsız türlere ya da suşlara virulansla ilgili genlerin geçişini sağlayabilir.
- *E. coli* gibi bakterilerle yapılan deneyler, DNA teknolojisinde önemli ilerlemelere yol açmıştır. Prokaryotlar, biyoremediasyon, doğada parçalanan plastik üretimi, vitamin, antibiyotik ve diğer ürünlerin sentezi amaçlanyla kullanılmaktadırlar.

? *Prokaryotların insanlara faydalı ve zararlı etkilerini tanımlayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAYIŞ

1. Bakteri populasyonlarında genetik çeşitlilik hangisiyle oluşmaz?
   a. transdüksiyon
   b. transformasyon
   c. konjugasyon
   d. mutasyon
   e. mayoz
2. Fotoototroflar aşağıdakilerden hangisini kullanır?
   a. enerji kaynağı olarak ışık ve karbon kaynağı olarak CO_2.
   b. enerji kaynağı olarak ışık ve karbon kaynağı olarak metan.
   c. enerji kaynağı olarak N_2 ve karbon kaynağı olarak CO_2.
   d. hem enerji hem de karbon kaynağı olarak CO_2.
   e. enerji kaynağı olarak H_2S ve karbon kaynağı olarak CO_2.

3.Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir?*
   a. Archaea ve bakterilerin farklı zar lipitleri vardır.
   b. Archaea ve bakteriler genel olarak zarla çevrili organeller içermezler.
   c. Archaea üyelerinin hücre duvarları peptidoglikan içermez.
   d. DNA'da histonlar sadece bakterilerde bulunur.
   e. Sadece bazı Archaea üyeleri CO_2'yi, H_2 yi oksitlemek için kullanarak metan açığa çıkarır.

4. Aşağıdakilerden hangisi prokaryotik hücreler arasındaki metabolik işbirliği ile olur?
   a. ikiye bölünme
   b. endospor oluşumu
   c. endotoksin salınması
   d. biyofilmler
   e. fotoototrofi
5. Bakteriler aşağıdaki ekolojik rolleri üstlenirler. Bunlardan hangisi tipik olarak simbiyoz ile ilgili *değildir?*
   a. deri kommensali
   b. parçalayıcı
   c. metan kullanan Archaea üyeleri ile küme oluşturmak
   d. bağırsak mutualisti
   e. patojen
6. Aşağıdakilerden hangisinde bitki tarzı O_2 çıkaran fotosentez vardır?
   a. siyanobakteriler
   b. chlamydia
   c. archaea
   d. actinomycetes
   e. kemoototrofik bakteriler

DÜZEY 2 : UYGULAMA / ANALİZ

7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Dünya çapında, sağlık uzmanları bakterilerdeki antibiyotik dirençliliği sorunuyla ilgilenmektedirler. Dirençli olmayan tüberküloz bakteri suşları ile enfekte hastalarda antibiyotikler, belirtileri birkaç haftada düzeltmektedir. Yine de enfeksiyonu durdurmak çok daha uzun sürmekte, bakteriler yok olmadan hastalar tedaviyi kesmektedirler. Bu, ilaca dirençli patojenlerin evrimini nasıl etkileyebilir?

DÜZEY 3 : SENTEZ / DEĞERLENDİRME

8. **BİLİMSEL SORGU**
   ÇİZİNİZ Azot tespit eden bakteri *Rhizobium*, bazı bitki türlerinin köklerini enfekte ederek, bakterinin azot, bitkinin ise karbonhidrat sağladığı bir mutualizm oluşturmaktadır. Bilim insanları, altı farklı *Rhizobium* suşuyla enfekte olmuş böyle bir bitki türünün (*Acacia irrorata*) 12 haftalık büyümesini ölçmüşlerdir. (a) Verilerin grafiğini çiziniz. (b) Grafiği yorumlayınız.

Rhizobium suşu	1	2	3	4	5	6
Bitki kütlesi (g)	0.91	0.06	1.56	1.72	0.14	1.03

Kaynak: : J. J. Burdon et al. Variation in the effectiveness of symbiotic association between native rhizobia and temperate Australian Acacia: within species interactions, Journal of Applied Ecology 36: 398-408 (1999)

Not: *Rhizobium* olmadan, 12 hafta sonra *Acacia* bitkilerinin kütlesi, yaklaşık 0.1 g dır.

KONU HAKKINDA YAZINIZ

9. **Enerji Aktarımı** Prokaryotların ve hidrotermal deliklerde yaşayan topluluklardaki diğer bireylerin enerjiyi nasıl aktardıkları ve değiştirdikleri hakkında kısa (yaklaşık 100-150 kelimelik) bir kompozisyon yazınız.

Seçilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

1. Temel BİYOLOJİ

Ev ödevleri Bakteri Çeşitliliği

Aktiviteler Prokaryotların sınıflandırılması • Yaşam ağacı • Discovery Kanal Videoları: Bakteriler; Antibiyotikler; Lezzetli Bakteriler

Sorular Öğrenci Yanılgılar • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

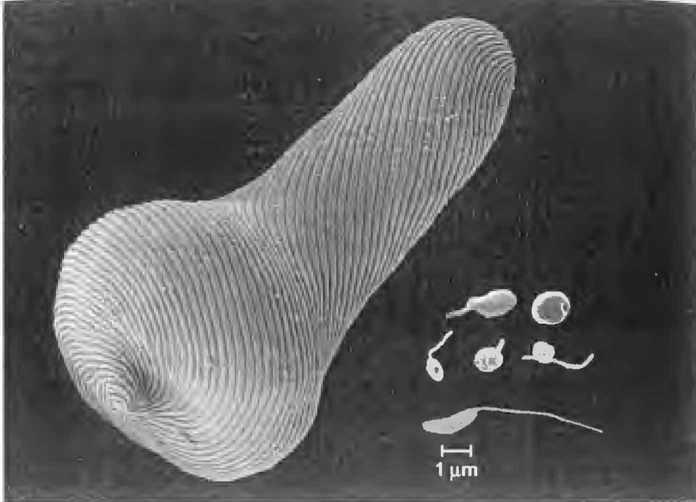
2.e Tekst

Kitabınızı online olarak okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metni işaretleyiniz, ve dahası.

4. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • Bio BioFlix 3-D Animasyonlar • MP 3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamı • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Birhücreliler



▲ Şekil 28.1 **Bu organizmalardan hangisi prokaryot hangisi ökaryottur?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

28.1 Ökaryotların çoğu, birhücreli organizmalardır

28.2 Excavata, değişik mitokondrili birhücrelileri ve özgün kamçılı birhücrelileri içerir

28.3 Chromalveolata, ikincil endosimbiyozla ortaya çıkmış olabilir

28.4 Rhizaria, DNA benzerlikleriyle tanımlanmış çeşitlilik gösteren birhücreli grubudur

28.5 Kırmızı algler ve yeşil algler, karasal bitkilerin en yakın akrabalarıdır

28.6 Unikonta, mantarlarla ve hayvanlarla yakından akraba olan birhücrelileri içerir

28.7 Birhücreliler, ekolojik olarak komünitelerde anahtar rol oynarlar

GENEL BAKIŞ

Yaşayan Küçükler

Çoğu prokaryotun son derece küçük organizmalar olduğu bilindiğinden, **Şekil 28.1**'de resimde görülen organizmalardan altı tanesinin prokaryot, daha büyük olan bir tanesinin ökaryot olduğunu sanabilirsiniz. Fakat gerçekte, sadece ölçek çizgisinin hemen üstünde yer alan organizma, prokaryottur. Diğerleri, ökaryotların çoğunlukla birhücreli grubu olan, çok çeşitlilik gösteren ve gayri resmi olarak **protist** olarak bilinen grubun son zamanlarda keşfedilmiş üyeleridir. Bu çok küçük ökaryotlar, Hollandalı mikroskopist Antoni van Leeuwenhoek'un çıplak gözle gözlediği tarihten beri geçen yaklaşık 300 yıldan daha fazla süredir, bilim insanları arasında merak uyandırmıştır. O, bir damla göl suyunu ışık mikroskobu altında incelediğinde, birhücreli protistlerin ve prokaryotların büyüleyici dünyasını ortaya çıkarmayı başardı. Bazı protistler, kamçıları sayesinde hareket ederken bazıları kabarcık şeklindeki üyeleri sayesinde yerde sürünür. Bazıları, minik borazan şeklindedir; bazıları minyatür takılara benzerlik gösterir. Gözlemlerinin ardından van Leeuwenhoek "gözlerim, şimdiye kadar, bir damla su içerisinde bulunan bir kaç bin canlı organizmanın yarattığı görüntüden daha güzel bir manzarayla karşılaşmadı" diye yazdı.

Son zamanlara kadar, biyologlar, 300 yıllık gözlem süresinin yaşayan protist türlerinin temsil edici örneklerinin tümünü ortaya çıkaramamış olduğunu düşünmektedir. Fakat, son on yılda, genetik çalışmalar, mikroskobik canlılar dünyasındaki daha önceden bilinmeyen protistlerin hazinesini ortaya çıkarmıştır. Şekil 28.1'de görüldüğü gibi, yeni keşfedilmiş bu organizmaların çoğu, sadece 0.5-2 µm çapındadır-yani, çoğu prokaryot kadar küçüktürler.

Bu ufacık protistlerin birçok türünün sürpriz keşfi, protist filogenisi konusundaki yeni bulguların geride kalanlarının takip edilmesini sağlamıştır. Birhücrelilerin tümü, bir zamanlar, Protista adı altında tek bir alem içerisinde sınıflandırıldı; fakat, ökaryot sistematiğindeki ilerlemeler, bu alemin parçalanarak küçülmesine neden oldu. Protista aleminin, gerçektende polifiletik olduğu açığa çıkmıştır (bakınız Şekil 26.10): Bazı protistlerin, bitkilerle, mantarlarla ve hayvanlarla olan akrabalık ilişkisi, diğer protistlerle olan akrabalık ilişkilerinden daha yakındır. Sonuç olarak, Protista alemi terk edilmiştir; ve şimdi, protistlerin çeşitli soy hatları kendi içerisinde alem olarak tanımlanmıştır. Çoğu biyolog, halen daha *protist* terimini kullanır; fakat bu sadece, bitki, hayvan ya da mantar olmayan ökaryotları belirtmek için kullanışlı bir yoldur.

Bu bölümde, protistlerin en önemli gruplarının bazılarıyla tanışacaksınız. Onların yapısal ve biyokimyasal adaptasyonlarını, ekosistemlerde, tarımda, endüstride ve insan sağlığı üzerindeki önemli etkilerini öğreneceksiniz.

KAVRAM **28.1**

Ökaryotların çoğu, birhücreli organizmalardır

Protistler, bitkiler, hayvanlar ve mantarlar ile birlikte ökaryotlar olarak sınıflandırılır; onlar, canlıların üç domainin-

den biri olan Eukarya domaini içerisinde yer alır. Prokaryotların hücrelerinin aksine ökaryotik hücreler, çekirdeğe ve mitokondri gibi Golgi aygıtı gibi zarla çevrili diğer organellere sahiptir. Böyle organeller, ökaryotik hücrelerin yapısını ve organizasyonunu prokaryotik hücreninkinden daha kompleks yapmakta ve belirli hücresel işlevlerin gerçekleştirildiği özel yerler oluşturmaktadır.

Bu bölümün geri kalan kısmı boyunca, bu bölümdeki protistlerden başlayıp ökaryotlardaki çeşitliliği inceleyeceğiz. Bu konuyu incelediğimizde, aşağıdaki iki olayı göz önünde bulunduracağız:

- Çoğu ökaryot soy hattındaki canlılar, protisttir ve
- Çoğu protist, birhücrelidir.

Böylece, yaşam, birçoğumuzun düşündüğünden büyük ölçüde farklılık göstermektedir. Çok iyi bildiğimiz çokhücreli büyük organizmalar (bitkiler, hayvanlar ve mantarlar), canlıların büyük ağacı üzerindeki sadece birkaç dalın uçlarıdır (bakınız Şekil 26.21).

Protistlerde Yapısal ve İşlevsel Çeşitlilik

Eğer polifiletik özelliğe sahip bir gruba Protista ismi verilmişse, protistlerin bazı genel özelliklerinin istisnasız olamayacağını bahsetmek sürpriz değildir. Gerçektende protistler, diğer ökaryot gruplarındakine göre daha fazla yapısal ve işlevsel çeşitlilik sergiler.

Bazı koloni oluşturan ve çok hücreli türler olmasına karşın çoğu protist birhücrelidir. Birhücreli protistler, haklı olarak en basit ökaryotlar olarak düşünülür; fakat, hücresel düzeyde birçok protist, çok komplekstir – tüm hücrelerin en karmaşığı. Çok hücreli organizmalarda, önemli biyolojik işlevler, organlar tarafından gerçekleştirilir. Birhücreli protistler, aynı önemli işlevleri gerçekleştirir; fakat, onlar bu işi, çok hücreli organlarla değil hücredeki organelleri kullanarak yapar. Protistlerin kullandığı bu organeller, büyük ölçüde Bölüm 6'da tartışılmıştır; bunlar arasında çekirdek, endoplazmik retikulum, Golgi aygıtı ve lizozomlar yer alır. Bazı protistler, fazla suyu hücreden dışarıya pompalayan kasılgan koful gibi, çoğu diğer ökaryotik hücrelerde bulunmayan organellere güvenir (bakınız Şekil 7.16).

Protistler, beslenme bakımından diğer ökaryotik gruplara göre daha fazla çeşitlilik gösterir. Bazı protistler, kloroplast içerir ve foto ototroftur. Bazıları, heterotrof olup organik molekülleri absorblar ya da daha büyük partikülleri yer. **Miksotrof** denen diğer bir protist grubu ise fotosentezi *ve* heterotrof beslenme tarzını birleştirmiştir. Foto ototrofluk, heterotrofluk ve miksotrofluk, birçok protist soy hattında birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.

Üreme ve yaşam döngüsü de protistler arasında çok fazla değişir. Bazı protistlerin sadece eşeysiz olarak çoğaldığı bilinmektedir; başkaları eşeyli olarak da çoğalabilir ya da en azından mayozun ve döllenmenin eşeyli süreçlerini kullanır. Protista içerisinde eşeyli yaşam döngülerinin herhangi birine tamı tamına uymasa da bazı varyasyonlar ile üç temel tipine de (bakınız Şekil 13.6) rastlanır. Bu bölümde, daha sonra, birkaç protist grubunun yaşam döngüsünü inceleyeceğiz.

Ökaryotik Evrimde Endosimbiyozis

Günümüzde mevcut olan protistlerdeki çok büyük çeşitliliğe, ne yol açmıştır? Protist çeşitliliğin çoğunun, **endosimbiyozla** kökenlendiğine ilişkin bol miktarda kanıt vardır. Endosimbiyoz denen süreçte, bazı birhücreli organizmalar, diğer hücreleri yutmuş ve yutulan hücreler endosimbiyontlar olmuş ve sonunda konak hücrede organellere dönüşmüştür. Örneğin, Bölüm 25'de tartıştığımız gibi, yapısal, biyokimyasal ve DNA sekansı verileri, ilk ökaryotların mitokondriyi, bir aerobik prokaryotu (özel olarak, bir alfa proteobakteri) yutarak kazanmış olduğuna işaret etmektedir. Mitokondrinin erken orijini, şimdiye dek üzerinde çalışılan tüm ökaryotların ya mitokondriye ya da onun değişikliye uğramış bir versiyonuna sahip olduğu gerçeği ile desteklenmektedir.

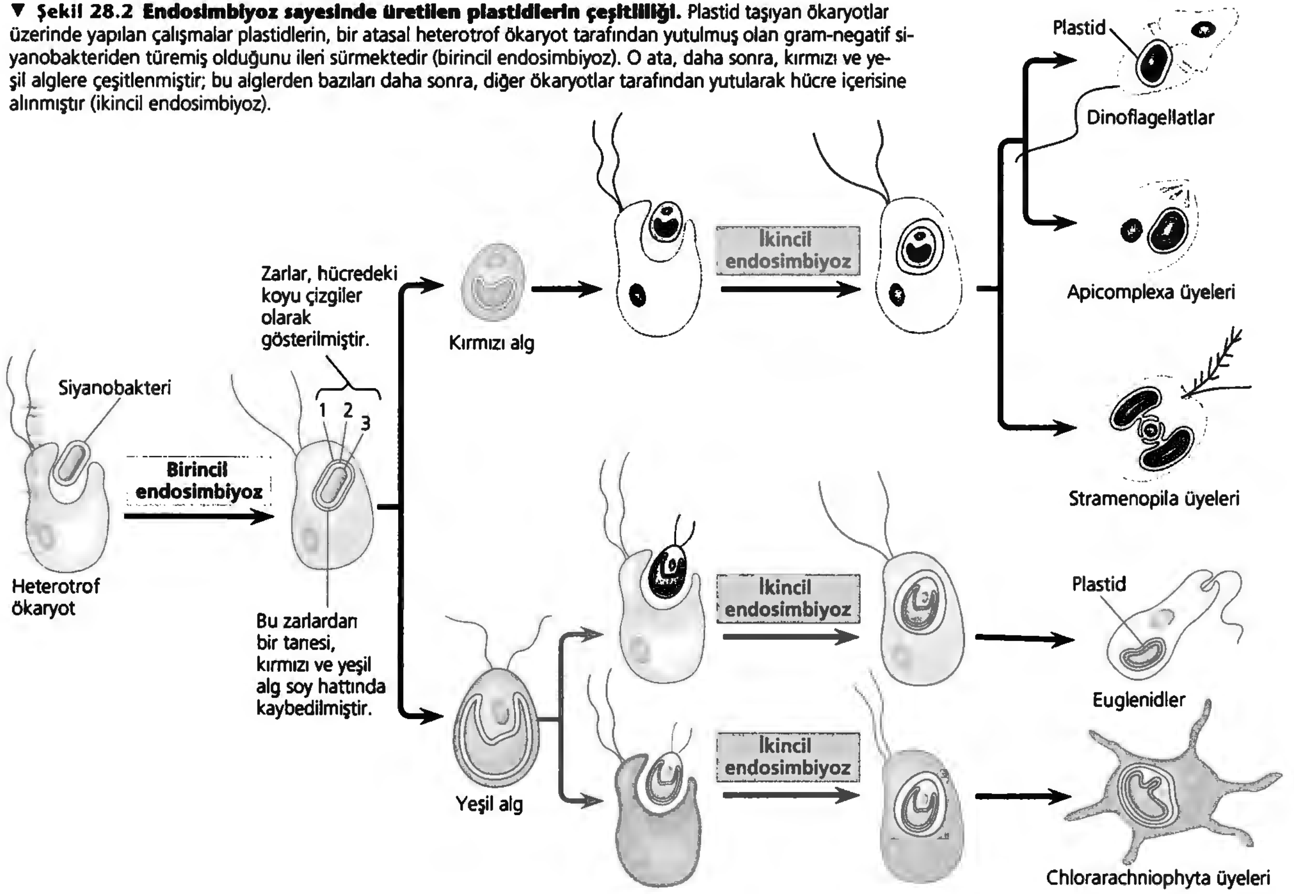
Birçok kanıt, ökaryotların tarihinde, daha sonra, heterotrof ökaryotların soy hattında bir ilave endosimbiyontun –fotosentetik siyanobakteri- kazanıldığı ve bunun daha sonra plastidlere evrimleştiğine işaret etmektedir. **Şekil 28.2**'de resmedilmiş olan hipotez, bu plastid taşıyan soy hattının, fotosentetik protistlerin iki hattını ya da **alglerini** (kırmızı algler ve yeşil algler) verdiğini göstermektedir. Bu hipotez, kırmızı ve yeşil alglerde bulunan plastid genleri DNA'sının siyanobakteri DNA'sına çok yakından benzerlik göstermesiyle desteklenmektedir. Ayrıca, kırmızı ve yeşil alglerdeki plastidler, iki zarla kuşatılmıştır. Bu zarlardaki transport proteinlerinin, siyanobakteri kökenli endosimbiyontun iç ve dış zarındaki proteinlere homolog olması, hipotez için ilave destek sağlamaktadır.

Ökaryotik evrim boyunca çeşitli vesilelerle, kırmızı algler ve yeşil algler **ikincil endosimbiyozis** geçirmiştir: Onlar, heterotrof ökaryotların besin kofulu içerisine alınmış ve kendileri endosimbiyont olmuştur. Örneğin, chlorarachniophytler olarak bilinen protistler, muhtemelen, heterotrof ökaryot bir yeşil algi yuttuğunda ortaya çıkmıştır. Bu süreç için kanıt, yutulan hücre içerisinde bulunabilir; bu hücre, *nukleomorf* denen körelmiş bir çekirdek taşımaktadır. Nukleomorftan gelen genler, halen daha transkripsiyona uğramakta ve DNA sekansları, yutulan hücrenin yeşil alg olduğuna işaret etmektedir. Chlorarachniophytlerin bir ökaryotun başka bir ökaryotu yutmasından ortaya çıktığını savunan hipotezle tutarlı olarak, onların plastidleri *dört* zar ile çevrilidir. İki iç zar, eski siyanobakterinin iç ve dış zarından kökenlenmiştir. Üçüncü zar, yutulan algin plazma zarından türemiştir; en dış zar ise heterotrof ökaryotun besin kofulundan türemiştir. Bazı diğer protistlerde ikincil endosimbiyozis ile kazanılmış plastidler, üç zar ile çevrilidir; orijinal dört zardan bir tanesi, evrimsel süreçte kaybedilmiştir.

Ökaryotların Beş Süper Grubu

Protistlerin evrimsel tarihi hakkındaki anlayışımız, son yıllarda değişip durmaktadır. Sadece Protista aleminin kullanılması terk edilmiş değil, aynı zamanda diğer birçok hipotez geçersiz kılınmıştır. Örneğin 1990'lı yıllarda birçok biyolog, yaşayan ökaryotların en eski soy hattının *mitokondrisiz protistlerden* oluştuğunu düşünmekteydi; bu organizma-

▼ **Şekil 28.2 Endosimbiyoz sayesinde üretilen plastidlerin çeşitliliği.** Plastid taşıyan ökaryotlar üzerinde yapılan çalışmalar plastidlerin, bir atasal heterotrof ökaryot tarafından yutulmuş olan gram-negatif siyanobakteriden türemiş olduğunu ileri sürmektedir (birincil endosimbiyoz). O ata, daha sonra, kırmızı ve yeşil alglere çeşitlenmiştir; bu alglerden bazıları daha sonra, diğer ökaryotlar tarafından yutularak hücre içerisine alınmıştır (ikincil endosimbiyoz).



lar, bilinen mitokondrilerden yoksundur ve zarla kuşatılmış organelleri diğer protist gruplarındakinden daha azdır. Fakat son zamanlarda elde edilen yapısal ve DNA verileri, bu hipotezi çürütmüştür. Sözde mitokondrisiz protistlerin birçoğunun, indirgenmiş olmasına karşın mitokondriye sahip olduğu gösterilmiştir; ve bu organizmaların bazıları, şimdi tamamıyla farklı bir grup içerisinde sınıflandırılmaktadır. Örneğin, Microsporidia türleri, bir zamanlar mitokondrisiz protistler içerisinde düşünülürken, şimdi mantarlar içerisinde sınıflandırılmaktadır.

Protistlerin filogenisi konusundaki anlayışımızda devam eden değişiklikler, öğrenciler ve öğretmenler için sorunlara neden olmaktadır. Bu akrabalık ilişkileri hakkındaki hipotezler, bilimsel aktiviteler üzerine yoğunlaşmakta ve yeni verilerin yarattığı hızlı değişim, önceki fikirleri ya değiştirmekte ya da çürütmektedir. Bu bölümde, bizim tartışmamız güncel bir hipotez etrafında organize edilmiştir: ökaryotların beş süper grubu, sonraki iki sayfada **Şekil 28.3**'de gösterilmiştir. Ökaryotik ağacın kökü bilinmediğinden beş süper grubun hepsi, ortak bir atadan eş zamanlı olarak dallanmış olarak gösterilmiştir. Bunun doğru olmadığını biliyoruz; fakat, hangi organizmanın diğerlerinden ilk olarak ayrıldığını bilmiyoruz. Ayrıca, Şekil 28.3'deki grupların bazıları, morfolojik ve DNA verileri tarafından iyi bir şekilde desteklenirken diğerleri daha tartışmalıdır. Bu bölümü okuduğunuzda, organizma gruplarının özgül isimleri üzerinde daha az yoğunlaşarak, neden organizmaların önemli olduğunu ve devam etmekte olan çalışmaların onların evrimsel akrabalık ilişkilerini nasıl aydınlattığını anlayacaksınız.

KAVRAM KONTROLÜ 28.1

1. Protistler arasındaki yapısal ve işlevsel çeşitliliğin en az dört örneğinden bahsediniz.
2. Ökaryotik evrimdedeki endosimbiyozisin rolünü özetleyiniz..
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Sonraki iki sayfada yer alan Şekil 28.3'ü çalıştıktan sonra, ökaryotların sadece beş süper grubunu gösteren filogenetik ağacın basitleştirilmiş bir versiyonunu çiziniz. Eğer, diğer ökaryotlardan ayrılan ilk ökaryot grubu Unikonta ise, ağacın nasıl olacağının taslağını çiziniz .

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

▼ Şekil 28.3

İnceleme Protista Çeşitliliği

Aşağıdaki ağaç, bugün Dünya'da yaşayan tüm ökaryotlar arasındaki akrabalık ilişkileri için filogenetik hipotezi göstermektedir. Dalların uçlarındaki ökaryotik gruplar, ağacın en sağ tarafında dikey olarak işaretlenmiş daha büyük "süper gruplarla" ilişkilidir. Beş kingdomlu sınıflandırma sisteminden gelen Plantae (karasal bitkiler), Fungi ve Animalia (hayvanlar) alemleri, varlığını sürdürmektedir. Önceleri, Protista alemi içerisinde sınıflandırılmış olan gruplar, bej renkli kutular içerisinde listelenmiştir. Noktalı çizgiler, kesin olmayan evrimsel akrabalık ilişkilerine işaret etmektedir ve önerilen kladlar, aktif tartışma altındadır.

Diplomonadlar
Parabasalidler
Euglenozoa
Excavata

Alveolata
Dinoflagellatlar
Apicomplexa
Silliler
Stramenopila
Diyatomlar
Altın sarısı algler
Kahverengi algler
Oomycota
Chromalveolata

Cercozoa
Foraminiferler
Radiolaria
Rhizaria

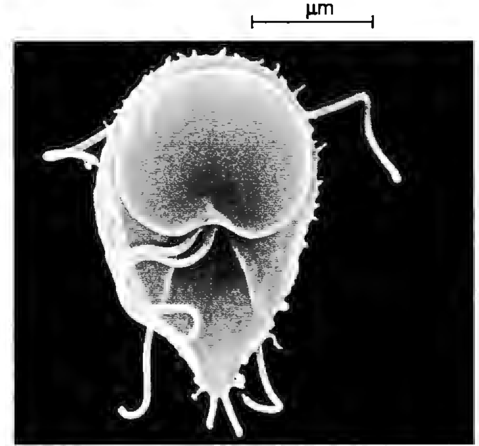
Kırmızı algler
Yeşil Algler
Chlorophyta
Charophyta
Karasal bitkiler
Archaeplastida

Amoebozoa
Cıvıksı mantarlar
Gymnamoeba
Entamoeba
Opisthokonta
Nucleariidler
Mantarlar
Yakalı-kamçılılar
Hayvanlar
Unikonta

Excavata

Bu süper grubun bazı üyeleri, hücre gövdesinin bir tarafında "kazılmış" bir oluğa sahiptir. İki ana klad (parabasilidler ve diplomonadlar), değişikliğe uğramış mitokondriye sahiptir; diğerleri (euglenozoalar), başka organizmalarınkinden farklı yapıda kamçıya sahiptir. Excavata, *Giardia* gibi parazitleri kapsadığı gibi, birçok predatör ve fotosentez yapan türü de kapsar.

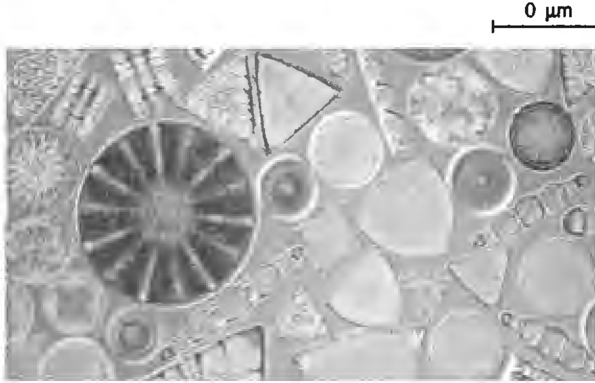
µm



***Giardia intestinalis*, bir diplomonad parazit.** Excavata grubunun tipik yüzey oluğuna sahip olmayan bu diplomonad (renkli SEM), Giardia kisti içeren dışkı ile kirletilmiş suları içen bireyleri enfekte edebilirler. Böyle suların içilmesi -hatta görünüşte kirli olmayan akarsulardan alınmış olsa bile- ciddi ishallere neden olabilir. Suyun kaynatılması, parazitleri öldürür.

Chromalveolata

Bu grup, çok eski ikincil endosimbiyozis olayından kökenlenmiş olabilir. Chromalveolata, burada gösterilmiş olan diyatomlar gibi, Dünya'daki en önemli fotosentetik organizma gruplarından bazılarını içerir. Bu grup aynı zamanda, su altında kelp "ormanlarını" oluşturan kahverengi algleri, sıtmaya neden olan *Plasmodium* gibi ve 19.yüzyılda İrlanda'da patates kıtlığına neden olan *Phytophthora* gibi önemli patojenleri içerir.



Diyatom çeşitliliği. Bu zarif bir hücreli protistler, sucul komünitelerin önemli fotosentetik organizmalarıdır (LM).

Rhizaria

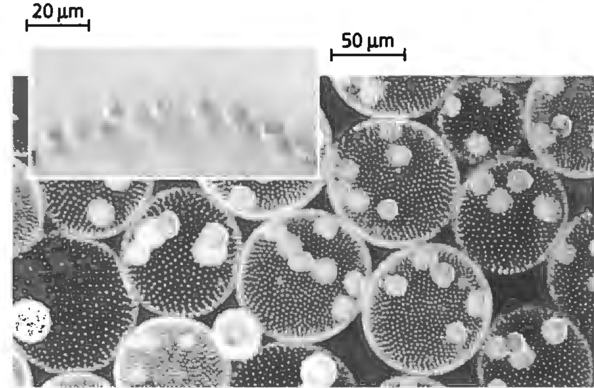
Bu grup, çoğu iplik şeklinde yalancıayağa sahip olan amiplerin birçok türünü içerir. Yalancıayaklar, hücrenin herhangi bir kısmından çıkarak uzanan uzantılardır; harekette ve avın yakalanmasında kullanılırlar. Yakın zamanda yapılmış birkaç moleküler filogenetik çalışma, Rhizaria'nın Chromalveolata içerisinde yuvalandırılmasını önermiştir; bu hipotez, şimdilik, diğer araştırma grupları tarafından test edilmektedir.



***Globigerina*, süper grup Rhizaria içerisinde bir foraminifer.** İplik şeklindeki yalancıayakları, kabuktaki deliklerden dışarıya doğru uzanır (LM). İlave edilmiş SEM resmi, kalsiyum karbonat ile sertleştirilmiş foraminifer kabuğunu göstermektedir.

Archaeplastida

Ökaryotların bu grubu, karasal bitkilerle (alem Plantae, Bölüm 29 ve 30'da tartışılmıştır) birlikte kırmızı algleri ve yeşil algleri kapsar. Kırmızı algler ve yeşil algler, birhücreli türleri, kolonial türleri (*Volvox* gibi yeşil algler) ve çok hücreli türleri içerir. Gayri resmi olarak "deniz yosunları" denen bu iri alglerin çoğu, çok hücreli kırmızı ve yeşil alglerdir. Archaeplastida içerisindeki protistler, bazı sucul komünitelerdeki besin ağının temelini oluşturan anahtar fotosentetik türleri içerir.



***Volvox*, koloni oluşturan tatlısu yeşil algi.** Koloni, içi boş top şeklindedir ve duvarı, jelimsi matriks içerisine gömülmüş iki kamçılı (bakınız eklenmiş LM) yüzlerce hücreden oluşmuştur. Hücreler ekseriyetle Sitoplazmik iplikçiklerle birbirine bağlanmıştır; eğer bu hücreler izole edilirlerse, üreyemezler. Burada görülen büyük koloni, kendi içerisindeki küçük kolonileri sonunda salacaktır (LM).

Unikonta

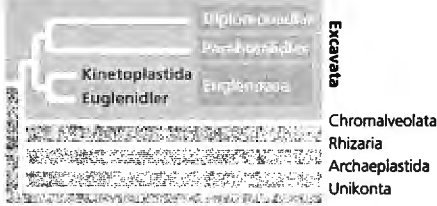
Ökaryotların bu grubu, lob şeklinde ya da tüp şeklinde yalancıayakları olan amipleri, hayvanları, mantarları, hayvanlara ya da mantarlara yakından akraba olup amip olmayan protistleri içerir. Şimdiki bir hipoteze göre, Unikonta üyeleri, diğer ökaryotlardan ayrılmış ilk ökaryot grubu olmuş olabilir (bakınız Şekil 28.23); ancak, bu hipotez henüz geniş ölçüde kabul edilmemiştir.



Bir unikont amip. Bu amip (*Amoeba proteus*), yalancıayaklarını kullanarak hareket eder.

KAVRAM **28.2**

Excavata, değişik mitokondrili birhücrelileri ve özgün kamçılı birhücrelileri içerir



Artık ökaryotik evrimi, genel hatlarıyla incelemiş durumdayız, Şekil 28.3'de gösterilmiş olan protistlerin beş ana grubuna daha yakından bakacağız.

Bu tura, hücre iskeleti ile ilgili morfolojik çalışmalara dayanılarak yakın zamanda önerilmiş bir klad olan **Excavata** ile başlayacağız. Çeşitlilik gösteren bu grubun bazı üyeleri, aynı zamanda, hücre gövdesinin bir tarafında "oyulmuş" bir beslenme oluğuna sahiptir.

Excavata, diplomonadları, parabasalidleri ve öglenozoaları kapsar. Moleküler veriler, bu üç grubun her birinin monofiletik olduğuna işaret etmektedir; fakat veriler, Excavata süper grubunun monofililiğini ne onaylamakta ne de çürütmektedir. Birçok Excavata üyesi, bazı özgün hücre iskeleti özelliklerini paylaşmasına karşın, bu durumun Excavata üyelerinin monofiletik olduklarından dolayı mı, ya da ökaryotların ortak atasının bu özelliklere sahip olduğundan dolayı mı ortaya çıkmış olduğunu henüz söyleyemiyoruz. Genel olarak, Excavata kladı için desteğin nispeten zayıf olması onu, beş süper grubun daha tartışmalı grubu yapmaktadır.

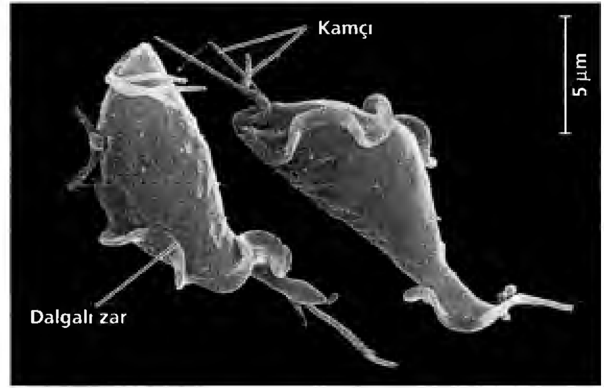
Diplomonadlar ve Parabasalidler

Bu iki gruptaki protistler, plastidlerden yoksundur ve değişikliğe uğramış mitokondrilere sahiptirler (yakın zamana kadar, mitokondrilerinin tamamıyla olmadığı sanılıyordu). Çoğu diplomonad ve parabasalid, anaerobik ortamlarda bulunur.

Diplomonadlar *mitosom* denen değişik mitokondrilere sahiptir. Bu organeller, işlevsel elektron taşıma zincirlerinden yoksundur ve bundan dolayı, karbonhidratlardan ve diğer organik moleküllerden enerji elde etmek için oksijeni kullanamazlar. Bunun yerine, Diplomonadlar gereksinim duydukları enerjiyi, oksijensiz biyokimyasal yollardan elde ederler.

Yapısal olarak Diplomonadlar, eşit büyüklükte iki çekirdeğe ve çok sayıda kamçıya sahiptir. Ökaryotik kamçıların, hücrenin plazma zarı tarafından çevrelenmiş mikrotübül demetlerinden oluşmuş Sitoplazmik uzantılar olduğunu hatırlayınız (bakınız Şekil 6.24). Onlar, prokaryotik kamçılardan son derece farklıdır; prokaryotik kamçılarda flagellin denen küresel proteinlerden oluşmuş filamentler, hücre yüzeyine tutunmuştur (bakınız Şekil 27.6).

Çoğu diplomonad, parazittir. Kötü bir örnek olan *Giardia intestinalis* (aynı zamanda *Giardia lamblia* olarak da bilinir, bakınız Şekil 28.3), memelilerin bağırsağında yaşar.



▲ **Şekil 28.4 Bir parabasalid olan *Trichomonas vaginalis*** (colorized SEM).

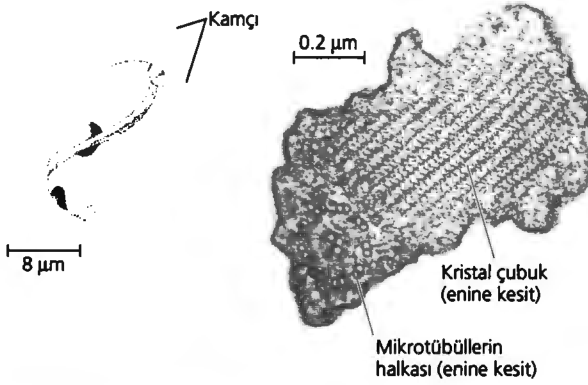
Parabasalidler de *hidrojenosom* denen indirgenmiş mitokondrilere sahiptir; Bu organeller, yan ürün olarak hidrojen gazı salmak suretiyle anaerobik olarak bir miktar enerji üretir. En iyi bilinen parabasalid, *Trichomonas vaginalis*'tir, bu tür, seksüel olarak nakledilen bir parazit olup yılda yaklaşık 5 milyon kişiyi enfekte etmektedir. *T. vaginalis*, insan üreme ve boşaltım kanallarının mukusla kaplı astarı boyunca, kamçısını hareket ettirerek ve plazma zarını dalgalandırarak hareket eder (**Şekil 28.4**). Bayanlarda, eğer vajinanın normal asiditesi bozulmuşsa, *T. vaginalis* , oradaki faydalı mikroorganizmalara galip gelerek vajinayı enfekte eder. (*Tricomonas* enfeksiyonu, hiçbir belirti göstermeksizin erkeklerin üretrasında da olabilir). *T. vaginalis*, vajinal astar üzerinden beslenmeye izin veren ve böylece enfeksiyonun gelişmesine neden olan bir gene sahiptir. Çalışmalar, bu genin, yatay gen transferi yoluyla vajinada parazitik olarak yaşayan bakterilerden kazanıldığını ileri sürmektedir.

Euglenozoa Üyeleri

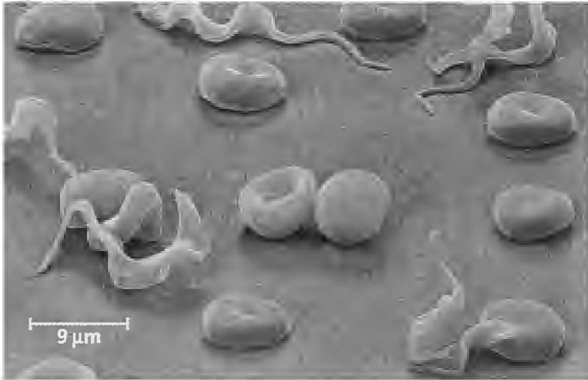
Euglenozoa denen protistler, predatör heterotrofları, fotosentetik ototrofları ve parazitleri kapsayan oldukça çeşitlilik gösteren bir klada aittir. Bu klad içerisindeki protistleri ayırt ettirici temel morfolojik özellik, kamçılarının her birinin içerisinde ya spiral ya da kristal yapılı bir çubuğun bulunmasıdır (**Şekil 28.5**). **Euglenozoanın** çok iyi çalışılmış iki grubu, kinetoplastidler ve euglenidlerdir.

Kinetoplastidler

Kinetoplastidler denen protistler, *kinetoplast* adı verilen düzenli bir DNA kitlesi içeren tek ve iri bir mitokondriye sahiptir. Bu protistler, tatlısularda, denizlerde ve nemli karasal ekosistemlerde bulunan prokaryotlar üzerinde beslenen türleri içerdiği gibi hayvanlar, bitkiler ve diğer protistler üzerinde parazitik yaşayan türleri de içerir. Örneğin, *Trypanosoma* cinsinde yer alan kinetoplastidler, insanı enfekte eder ve eğer tedavi edilmeyecek olursa her zaman öldürücü bir nörolojik hastalık olan uyku hastalığına yol açar. Enfeksiyon, vektör (taşıyıcı) olan Afrika çeçe sineğinin sokmasıyla ortaya çıkar (**Şekil 28.6**). *Trypanosoma* aynı zamanda Chagas hastalığına da neden olur; bu hastalık, kan emen böcekler tarafından nakledilir ve konjestif kalp yetmezliğine yol açabilir.



▲ **Şekil 28.5 Euglenozoa kamçısı.** Çoğu Euglenozoa üyesi, kamçılarının bir tanesinin içerisinde kristal çubuğa sahiptir (Kamçının enine kesitinin TEM görüntüsü). Bu çubuk, tüm ökaryotik kamçılarda bulunan 9+2 mikrotübül halkasının yanında uzanır (Şekil 6.24 ile karşılaştırınız).



▲ **Şekil 28.6 Uyku hastalığına yol açan bir kinetoplastid olan *Trypanosoma*.** Bu kırmızı kan hücreleri arasındaki şerit-biçimli mor hücreler, Trypanosoma bireyleridir (renkli SEM).

Trypanosomalar, oldukça etkin olan "cezp et ve değiştir" savunma sistemiyle bağışıklık cevabından kaçınırlar. Trypanosoma bireyinin yüzeyi, tek bir proteinin milyonlarca kopyası ile kaplanır. Ancak, konağın bağışıklık sistemi, proteini tanıyıp ona saldırı yapmadan önce, parazitin yeni kuşağı, farklı moleküler yapıya sahip başka bir yüzey proteinine geçiş yapar. Yüzey proteinlerinin sıklıkla değiştirilmesi, konağın bağışıklık geliştirmesini önler (bakınız Şekil 43.24). *Trypanosoma* genomunun yaklaşık üçte biri, bu yüzey proteinlerinin üretimine adanmıştır.

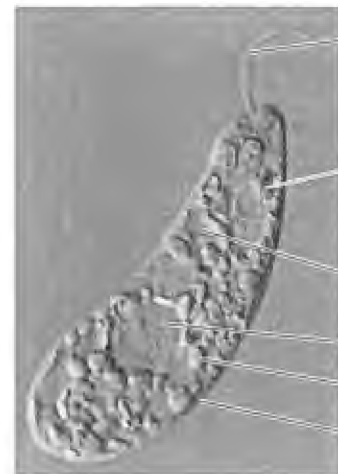
Öglenidler

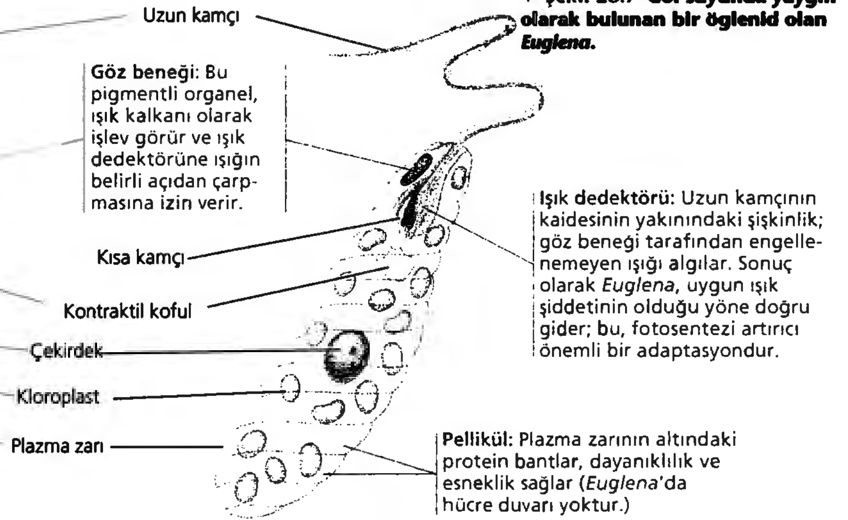
Öglenidler, hücrenin bir ucunda içinden bir ya da iki kamçının çıktığı bir cebe sahiptirler (**Şekil 28.7**). Bir öglenid olan *Euglena*'nın birçok türü miksotroftur: Güneş ışığında ototrof; fakat güneş ışığı olmadığı zaman, organik besinleri bulundukları ortamdan absorblayarak heterotrof olurlar. Birçok diğer öglenid, avını fagositozla yutar.

KAVRAM KONTROLÜ 28.2

1. Bazı biyologlar, neden diplomonadların ve parabasalidlerin mitokondrilerinin "çok fazla indirgenmiş olduğunu" açıklamaktadır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir diplomonad, bir öglenid,bir bitki ve tanımlanmamış bir protist için DNA sekans verileri, tanımlanmamış türün diplomonadlara en yakın akraba olduğunu çağrıştırmaktadır. İlave çalışmalar, bilinmeyen türlerin tamamıyla işlevsel mitokondrilere sahip olduğunu ortaya koymuştur. Bu verilere dayanarak, protistlerin gizemini koruyan soy hattının diğer ökaryot soy hattından Şekil 28.3'deki filogenetik ağacın hangi noktasından dallanmış olabileceğini söylersiniz. Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız





▼ **Şekil 28.7 Göl suyunda yaygın olarak bulunan bir öglenid olan *Euglena*.**

KAVRAM 28.3

Chromalveolata, ikincil endosimbiyozla ortaya çıkmış olabilir



Protistlerin son derece çeşitlilik gösteren büyük bir grubu olan süper grup **Chromalveolata,** iki kanıt grubuna dayandırılarak önerilmiştir. İlki, bazı (tümü değil) DNA sekansı verileri, Chromalveolata üyelerinin monofiletik bir grup olduğunu önermektedir. İkincisi, bazı veriler, Chromalveolata üyelerinin bir milyardan fazla yıl önce, grubun ortak atasının bir hücreli fotosentetik kırmızı algi yuttuğunda ortaya çıkmış olduğunu öngören hipotezi desteklemektedir. Kırmızı alglerin birincil endosimbiyozla ortaya çıktığı düşünüldüğünden (bakınız Şekil 28.2), Chromalveolata için böyle bir köken, ikincil endosimbiyoz olarak adlandırılır.

Chromalveolata'nın ikincil endosimbiyozla ortaya çıktığına ilişkin kanıtlar ne kadar güçlüdür? Klad içerisindeki birçok türün sahip olduğu plastidlerin yapısı ve DNA'sı, bunların kırmızı alg kökenli olduğuna işaret etmektedir. Plastidlerden tamamen yoksun olan başka türler bulunmakla birlikte, bu türlerin bazılarının nükleer DNA'sında plastid genleri bulunmaktadır. Böyle veriler, araştırmacıları, Chromalveolata üyelerinin ortak atasının kırmızı alg kökenli plastidlere sahip olduğunu, ancak daha sonra, grup içerisindeki bazı evrimsel soy hatlarında plastidlerin kaybedilmiş olduğu sonucuna götürmüştür. Diğerleri, plastidlerden yoksun bazı Chromalveolata üyelerinin genomlarında plastid genlerinin olmamasına dayalı bu görüşü sorgulamaktadır. Sonuçta, Chromalveolata üyelerinin endosimbiyotik kökeni ilginç bir görüştür; fakat, diğer bilimsel hipotezler gibi, yeni veriler, bunun doğru olabileceğini gösterebilir.

Chromalveolata üyeleri, bu bölümde tanımladığımız beş süper grubun beklide en tartışmalı olanıdır. Yine de birçok bilim insanı için, bu süper grup, iki büyük Protista kladının filogenisi için en güncel hipotezi temsil etmektedir. Biz şimdi Alveolata ve Stramenopila gruplarına döneceğiz.

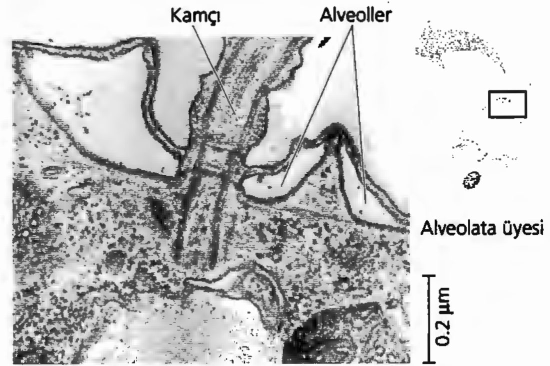
Alveolata

Alveolata, monofiletikliği moleküler sistematik tarafından iyi bir şekilde desteklenen protist grubudur. Bu gruptaki türler, yapısal olarak plazma zarlarının hemen altında yer alan zarla çevrili keselere (alveoller) sahiptir (**Şekil 28.8**). Alveollerin işlevi, bilinmemektedir; araştırmacılar, onların hücre yüzeyini stabilize etmeye yardım edebileceğini ya da hücrenin su ve iyon içeriğini düzenleyebileceğini varsaymaktadır.

Alveolata, üç alt grup içermektedir: kamçılılar grubu (Dinoflagellata), parazitler grubu (Apicomplexa) ve sillerini kullanarak hareket eden protist grubu (Ciliophora).

Dinoflagellata

Dinoflagellata üyeleri, selüloz plakalarla kuvvetlendirilmiş hücrelerle tanımlanmaktadır. Bu "zırh" içerisinde oluklarda yer alan iki kamçı, dinoflagellatlar (Yunancada *dinos* fırıl fırıl dönme demek) su içerisinde hareket ederken kendi etraflarında dönme hareketi yapmalarını sağlar (**Şekil 28.8**). Dinoflagellatlar, hem denizel hem de tatlısu planktonlarının, yani, su yüzeyine yakın akıntılarda sürüklenen çoğunlukla mikroskobik olan komünitelerin en bol öğeleridir. Bu dinoflagellatlar, *fitoplanktonun* (fotosentetik bakterileri ve algleri içeren fotosentetik plankton) en önemli bazı türlerini içerir. Ancak, birçok fotosentetik dinoflagellat, miksotroftur; ve kabaca, tüm dinoflagellatların yarısı tamamıyla heterotroftur.



▲ **Şekil 28.8 Alveoller.** Plazma zarının altında yer alan bu keseler, Alveolata üyelerini diğer ökaryotlardan ayırt ettirici özelliktir (TEM).



▲ **Şekil 28.9 Bir dinoflagellat olan *Pfiesteria shumwayae*.** Hücreyi çevreleyen oluk içerisinde yer alan spiral kamçının çırpılması, bu organizmanın kendi etrafında dönmesine neden olur (renkli SEM)

Dinoflagellatlarda populasyonun patlarcasına artış göstermesi olayı olan *bloom*, bazen "red tide" denen olguya neden olur. Bloom, dinoflagellat plastidlerinde en yaygın pigment olan karotenoidlerin varlığından dolayı kıyı sularının kahverengi kırmızı ya da pembe renk almasına yol açar. Bazı dinoflagellatlar (Meksika Körfezinde yaşayan *Karenia brevis* türü gibi) tarafından üretilen toksinler, balıkların ve omurgasızların kitlesel ölümlerine neden olur. Toksin biriktirmiş yumuşakçaların etini yiyen insanlar, bundan etkilenebilir ve bazen insanlar için ölümcül olabilir.

Apicomplexa

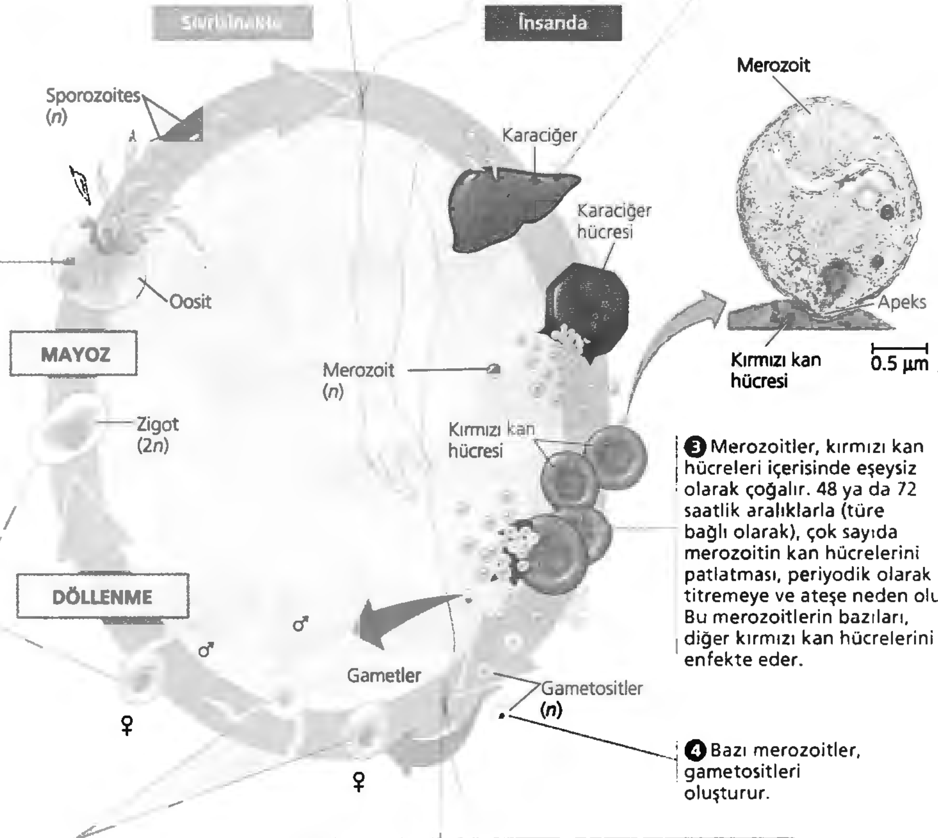
Apicomplexa üyelerinin hemen hemen tümü, hayvanların parazitidir ve bazıları insanda ciddi hastalıklara yol açar. Bu parazitlerin konağında yayılarak enfeksiyonlara neden olan küçük hücrelerine, *sporozoit* adı verilir. Apicomplexa'ya bu ismin verilmiş olmasının nedeni, sporozoit hücrenin bir ucunda (*apeks*), konağın hücresine ve dokusuna girmesi için özelleşmiş organel *kompleksinin* bulunmasıdır. Apicomplexa üyeleri, fotosentetik olmamalarına karşın, son zamanlardaki veriler onların modifiye olmuş plastid (apicoplast) bulundurmaya devam ettiklerini göstermektedir; bu plastidler, büyük olasılıkla kırmızı alg kökenlidir.

Apicomplexa üyelerinin çoğu, eşeyli ve eşeysiz evrelerin yer aldığı karmaşık yaşam döngülerine sahiptir. Bu yaşam döngüleri, döngünün tamamlanması için genellikle iki ya da daha fazla sayıda konak türe gereksinim gösterir. Örneğin, sıtmaya neden olan *Plasmodium*, hem sivrisinekte ve hem de insanda yaşar (**Şekil 28.10**).

Tarihsel olarak, insanda ölüme neden olan enfeksiyon hastalıkları arasında sıtma, verem hastalığına rakip olmuştur. *Anopheles* grubuna ait sivrisineklerin hastalık taşıyan populasyonlarının böcek öldürücü ilaçlarla öldürülmesi ve insanların bünyesindeki parazitik *Plasmodium*'un ilaçlarla öldürülmesi sıtma hastalığının görülme sıklığını, 1960'lı yıllarda büyük ölçüde azaltmıştır. Fakat hem *Anopheles*'in hem de *Plasmodium*'un dirençli varyetelerinin ortaya çıkması, sıtmanın yeniden canlanmasına yol açmıştır. Tropiklerde yaklaşık

▼ **Şekil 28.10 Sıtmaya yol açan bir Apicomplexa üyesi olan *Plasmodium*'un iki-konaklı yaşam döngüsü.**

? *Sporozoitler, merozoitler ve gametositler arasındaki morfolojik farklılıklar, farklı genomlardan mı yoksa genlerin ifade edilmesindeki farklılıktan mı kaynaklanır? Açıklayınız.*



250 milyon kişi, halihazırda enfekte olmuş durumdadır; ve her yıl 900.000 kişi ölmektedir.

Sıtma aşısı çalışmaları, *Plasmodium*'un esas olarak hücre içerisinde yaşaması ve böylece konağın bağışık sisteminden saklanması gerçeği ile engellenmiştir. Ayrıca trypanosoma üyeleri gibi, *Plasmodium* da yüzey proteinlerini sürekli olarak değiştirmektedir. Tedavi için acil ihtiyaç, birkaç *Plasmodium* genomunun sekansının çıkartılmasına neden oldu. Ayrıca araştırmacılar, şimdi, yaşam döngüsündeki birçok noktada parazitin genlerinin ifade edilmesini izlemiş durumdadır. Bu araştırma, aşının hedeflerini belirlemeye yardım edebilir. Apicoplastı hedef alan ilaçlar da geliştirilme aşamasındadır. Bu yaklaşım belki etkili olabilir; çünkü, prokaryotlardan ikincil endosimbiyozla türemiş olan apicoplast, insandakinden farklı olan metabolik yollara sahiptir.

Silliler

Silliler, hareket ve beslenmede kullandıkları silleri nedeniyle böyle isimlendirilmiş olan çeşitlilik gösteren büyük bir protist grubudur **(Şekil 28.11a)**. Siller, hücre yüzeyini tama-

▼ **Şekil 28.11 Bir silli örneği olan *Paramecium caudatum*'da yapı ve işlev.**

(a) Beslenme, atıkların uzaklaştırılması ve su dengesi.

(b) Konjugasyon ve üreme.

mıyla kaplayabilir ya da birkaç sıra ya da demet halinde kümelenmiş olabilir. Bazı türlerde, sıkıca paketlenmiş sil sıraları, birlikte harekette işlev görür. Başka silliler, birçok silin birlikte bağlanmasıyla oluşmuş bacak benzeri yapılar üzerinde hızla hareket edebilir.

Sillilerin ayırt edici özelliği, iki tip çekirdeğin bulunmasıdır: küçük mikronukleus ve büyük makronukleus. Bir hücre, her bir tipten bir ya da daha fazla nukleusa sahiptir. Genetik varyasyon, **konjugasyon** sonucunda meydana gelir; konjugasyon, iki bireyin haploid mikronukleus değiş tokuşu yaptığı fakat çoğalmadığı süreçtir **(Şekil 28.11b)**. Silliler genellikle, ikiye bölünmek suretiyle eşeysiz olarak çoğalırlar; bu süreçte mevcut olan makronukleus eriyerek kaybolur ve hücrenin mikronukleusundan yeni bir makronukleus meydana getirilir. Her makronukleus, tipik olarak, sillinin genomunun çok sayıda kopyasını içerir. Makronukleustaki genler, hücrenin her gün gerçekleştirdiği beslenme, atıkları uzaklaştırma ve su dengesini koruma gibi işlevleri kontrol eder (bakınız Şekil 28.11a).

Stramenopila

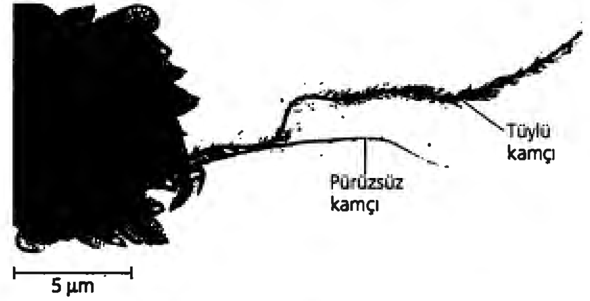
Chromalveolata'nın bir diğer büyük grubu, **Stramenopila**'dır. Bu grupta yer alan protistler, gezegendeki önemli fotosentetik bazı organizmaları ve birkaç heterotrof kladı kapsar. Onlar isimlerini (Latincede *stramen* ot, saz; *pilos*, kıl demek), üzerinde çok sayıda ince kıl benzeri uzantıların yer aldığı karakteristik kamçılarından alırlar. Stramenopila grubunun çoğu üyesinde, bu "kıllı" kamçılar, daha kısa ve "yüzeyi düz" (kılsız) kamçıyla eşleşir **(Şekil 28.12)**. Biz burada Stramenopila'nın dört grubu üzerinde yoğunlaşacağız: diyatomlar, altın sarısı algler, kahverengi algler ve su küfleri.

Diyatomlar

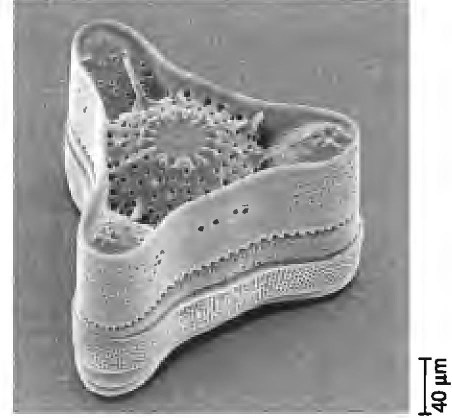
Diyatomlar, organik bir matriks içerisine gömülmüş sulu silisten (silikon dioksit) yapılmış cam benzeri hücre duvarına sahip bir hücreli alglerdir. Duvar, ayakkabı kutusu ve kapağı gibi üst üste binen iki kısımdan oluşmuştur. Bu duvarlar, avcıların parçalayıcı çenelerinden etkili bir şekilde koruma sağlar: Canlı diyatomlar, 1.4 milyon kg/m^2 kadar yüksek basınca dayanabilir; bu basınç, bir fili destekleyen masanın her bir bacağına uyguladığı basınca eşittir! Diyatomların dayanıklığının çoğu, onların duvarlarındaki olukların ve deliklerin oluşturduğu zarif desenden gelir **(Şekil 28.13)**; eğer duvarları düz olsaydı, kırılmaya karşı %60 daha güçsüz olacaktı.

Tahmin edilen 100.000 yaşayan türü ile diyatomlar, protistlerin oldukça çeşitlilik gösteren grubudur (bakınız Şekil 28.3). Hem okyanuslarda ve hem de göllerdeki fitoplanktonun ana elemanlarıdır: Deniz yüzeyinden daldırılarak alınan bir kova su, bu mikroskobik alglerin milyonlarcasını içerebilir. Geçmişte diyatomların bol miktarlarda bulunduğu, fosil kayıtlarda da açıkça görülmektedir; fosil diyatom duvarlarının yoğun olarak birikmiş olduğu yerlerde, *diyatom toprağı* olarak bilinen tortulların ana bileşenini oluştururlar. Bu tortullar, kaliteli filtre edici ortam olarak ve diğer birçok kullanım için kazılarak çıkartılmaktadır.

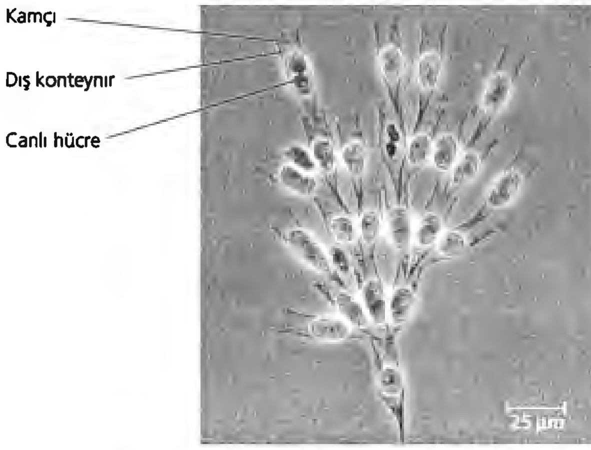
Diyatomlar böylesine geniş yayılış gösterip ve çok bol olduklarından, fotosentetik aktivitelerinin küresel boyutta karbon dioksit düzeyini etkileyebileceğini bekleyebilirsiniz; gerçekten de durum böyledir. Ortamda bol miktarda besin maddesi bulunduğunda populasyonlarının hızlı büyümesi (bloom) ve bunu izleyen olaylar zinciri nedeniyle, diyatomlar kısmen bu etkiye sahiptir. Diyatomlar, tipik olarak, çeşitli protistler ve omurgasızlar tarafından yenir; fakat, bloom sırasında birçoğu bu sondan kaçabilir. Bu yenmeyen diyatomlar öldüklerinde, onların gövdeleri okyanusun tabanına çökelir. Okyanusun tabanına çöken diyatomların bakteriler ve diğer ayrıştırıcılar tarafından parçalanması pek olası değildir. Bu nedenle, bunların bünyesindeki karbon, ayrıştırıcılar tarafından solunumda karbon dioksit olarak salınmasından daha çok orada kalmaya devam eder. Bu olayların toplam etkisi, diyatomların fotosentezde özümsemiş olduğu karbon dioksitin, okyanus tabanına nakledilmesi ya da "pompalanmasıdır". Atmosferdeki karbon dioksit düzeyini düşürmek suretiyle küresel ısınmayı indirgemeyi göz önüne alarak, bazı bilim insanları, demir gibi elzem besin maddeleri ile okyanusları gübreleyerek diyatom bloomlarını teşvik etmeyi savunmaktadır. Diğer bilim insanları, bu görüşle ilgili küçük ölçekli testlerin karışık sonuçlar vermiş olduğunu ve ekolojik komünitelerin büyük ölçekli manipülasyonlarının etkilerinin neler olacağını tahmin etmenin güç olduğunu not ederek, bu stratejiye kuşkuyla bakmaktadır.



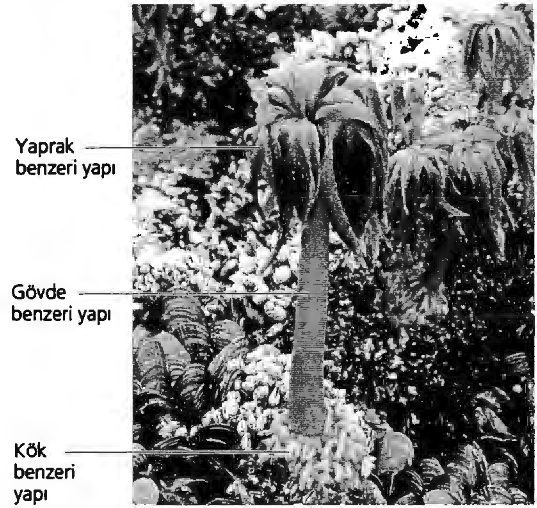
▲ **Şekil 28.12 Stramenopila kamçısı.** *Synura peterseni* gibi çoğu Stramenopila üyesi, iki kamçıya sahiptir: bir tanesi, ince ve sık tüylerle kaplıdır; daha kısa olanının yüzeyi pürüzsüzdür.



▲ **Şekil 28.13 Bir diyatom olan *Triceratium morlondii*** (renkli SEM).



▲ **Şekil 28.14 Tatlısularda bulunan koloni oluşturan altın sarısı alg, *Dinobryon*** (LM).



▲ **Şekil 28.15 Deniz yosunu: okyanusun kenarlarında yaşamaya uyum sağlamıştır.** Deniz palmiyesi (*Postelsia*), batı Kanada'nın ve Birleşik Devletlerin kuzeybatı kıyılarında kayalar üzerinde yaşar. Bu kahverengi algin tallusu, şiddetli dalgalara rağmen, kendisini zemine sıkı bir şekilde bağlayarak çok güzel uyum sağlamıştır (LM)

Altın Sarısı Algler

Altın sarısı alglerin karakteristik rengi, sarı ve kahverengi karotenoid pigmentlerinden kaynaklanır. Altın sarısı alglerin hücreleri, tipik olarak, iki kamçılıdır ve bu kamçıların her ikisi de hücrenin bir ucunun yakınına bağlanmıştır.

Altın sarısı alglerin birçoğu, tatlısu ve deniz planktonunun öğesidir. Altın sarısı alglerin hepsi fotosentetiktir; ancak bazı türler miksotroftur. Bu miksotrof türler, çözünmüş organik bileşikleri absorblayabilir ya da canlı hücrelerin de aralarında yer aldığı besin partiküllerini fagositozla yerler. Çoğu tür birhücrelidir; fakat tatlısularda yaşayan bir cins olan *Dinobryon* içerisindeki türler, koloni oluşturur (**Şekil 28.14**). Eğer çevre koşulları bozulacak olursa, çoğu tür, onlarca yıl canlılığını sürdürebilen koruyucu kist meydana getirir.

Kahverengi Algler

Kahverengi algler, alglerin en kompleks ve en büyük grubudur. Tümü çok hücrelidir ve çoğu denizeldir. Kahverengi algler, özellikle, suyun soğuk olduğu ılıman kıyılarda yaygındır. Plastidlerindeki karotenoid pigmentlere uygun olarak kendilerine özgü kahverengi ya da zeytin rengine sahiptirler.

Yaygın olarak "yosun" denen türlerin çoğu, kahverengi algdir. (Kırmızı ve yeşil alglerin çok hücreli bazı iri türlerine de yosun denir. Onları, bu bölümde daha sonra inceleyeceğiz). Kahverengi algler, tüm alglerin en kompleks çok hücreli anatomisine sahiptir; hatta bazıları, bitkilerdekine benzeyen, özelleşmiş doku ve organlara sahiptir. Fakat morfolojik kanıtlar ve DNA kanıtları, alg ve bitki soy hatlarında bu benzerliklerin birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığına, böylece homolog değil analog olduğuna işaret etmektedir.

Tallus terimi (çoğulu, *thalli*; Yunancadan *thallos*, filiz demek), bitki benzeri alg gövdesini ifade eder. Ancak, bitki gövdesinin aksine tallus, gerçek köklerden, gövdeden ve yapraklardan yoksundur. Tipik bir tallusu, algi zemine bağlayan **kök benzeri yapı, yaprak benzeri yapıları** üzerinde taşıyan gövde benzeri yapıdan (**sap**) meydana gelir (**Şekil 28.15**). Yaprak benzeri yapılar, fotosentez için geniş yüzey alanı sağlarlar. Bazı kahverengi algler, yaprak benzeri yapıların su yüzeyine yakın durmasını sağlayan şamandıralarla donatılmıştır. İntertidal zonun daha ötesindeki derin sularda kelp olarak bilinen dev deniz yosunları yaşarlar. Bu kahverengi algin gövdesi, 60 m. kadar uzunluğa sahip olabilir; yani bir futbol sahasının yarı uzunluğundan daha uzun.

İntertidal zonda yaşayan kahverengi algler, rüzgarla ve dalgalarla çalkalanan suya karşı, suların alçaldığı git döneminde kuru atmosfere ve şiddetli güneş ışınlarına karşı maruz kalmanın üstesinden gelmek zorundadır. Özgün adaptasyonlar, bu deniz yosunlarının yaşamasına olanak sağlar. Örneğin, onların hücre duvarları, selüloz ve jel oluşturan polisakkaritlerden meydana gelmiştir; bu polisakkaritler, tallusu su dalgalarından koruyan yastıklar olarak işlev görür ve alg havaya maruz kaldığında kurumasını azaltır.

Kahverengi algler, insanlar için önemli ticari maldır. Bazı türleri yenir; örneğin *Laminaria* çorba (Japonca "kombu") yapımında kullanılır. Ayrıca, kahverengi alglerin hücre duvarlarındaki algin denen jel oluşturan polisakkarit, puding ve mayonez gibi işlenmiş besinleri kalınlaştırmada kullanılır.

Döl Almaşı

Çok hücreli algler arasında oldukça çeşitli yaşam döngüleri gelişmiştir. En karmaşık yaşam döngüsü, **döl almaşı** adı verilen, çok hücreli haploid formların ve çok hücreli diploid formların birbirini izlemesi olayıdır. *Tüm* eşeyli yaşam döngülerinde haploid ve diploid koşullar, sıra ile birbirini izlemesine karşın —örneğin, insan gametleri haploid evredir—

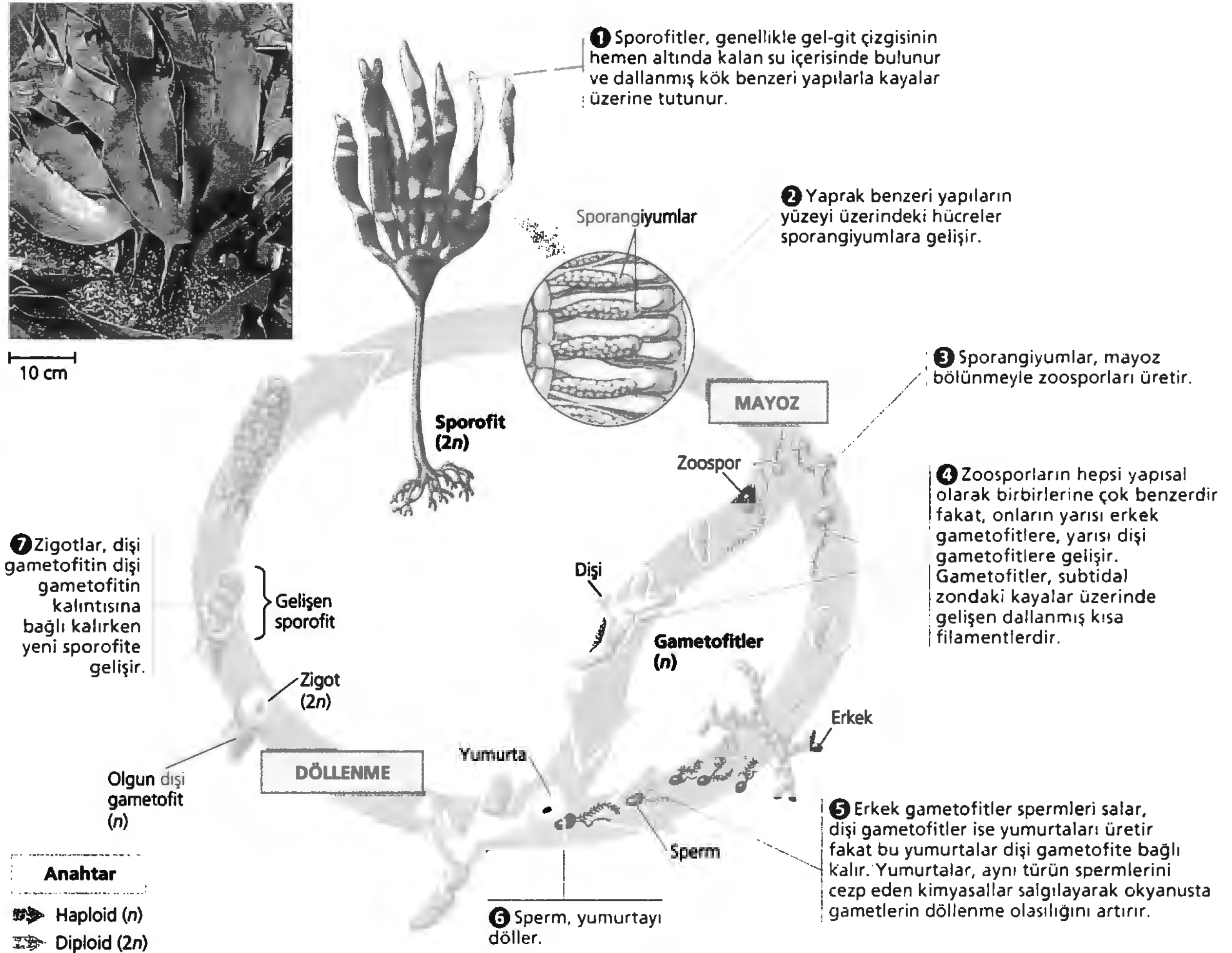
döl almaşı terimi sadece, haploid ve diploid evrelerin her ikisinin de çok hücreli olduğu yaşam döngülerine uygulanır. Bölüm 29'da göreceğiniz gibi döl almaşı, bitkilerde de ortaya çıkmıştır.

Kahverengi alg olan *Laminaria*'nın karmaşık yaşam döngüsü, döl almaşına güzel bir örnek oluşturur (**Şekil 28.16**). Diploid birey, sporları ürettiğinden *sporofit* adını alır. Sporlar haploittir ve kamçılarıyla hareket ederler; bunlara zoospor denir. Sporlar, haploid çok hücreli erkek ve dişi *gametofitlere* gelişmekte; gametofitler de gamet üretmektedir. İki gametin birleşmesiyle (döllenme ya da singami), diploid zigot oluşmakta; zigot da çok hücreli yeni sporofiti meydana getirmektedir.

Laminaria'da, iki döl **heteromorftur**; yani, sporofit ve gametofitler yapısal olarak birbirinden farklıdır. Diğer alglerin yaşam döngüsünde birbirini izleyen döller **izomorftur**; kromozom sayıları farklı olmasına karşın sporofitler ve gametofitler birbirlerine çok benzerler.

Oomycota (Su Küfleri ve Onların Akrabaları)

Oomycota, su küflerini, beyaz pas mantarlarını ve tüylü küfleri içerir. Morfolojilerine dayanarak bu organizmalar, önceleri mantarlar olarak (gerçektende *oomycete* "yumurta mantarı" demek) sınıflandırıldı. Örneğin, birçok oomycet, mantar hiflerine benzer çok çekirdekli filamentlere (hiflere)



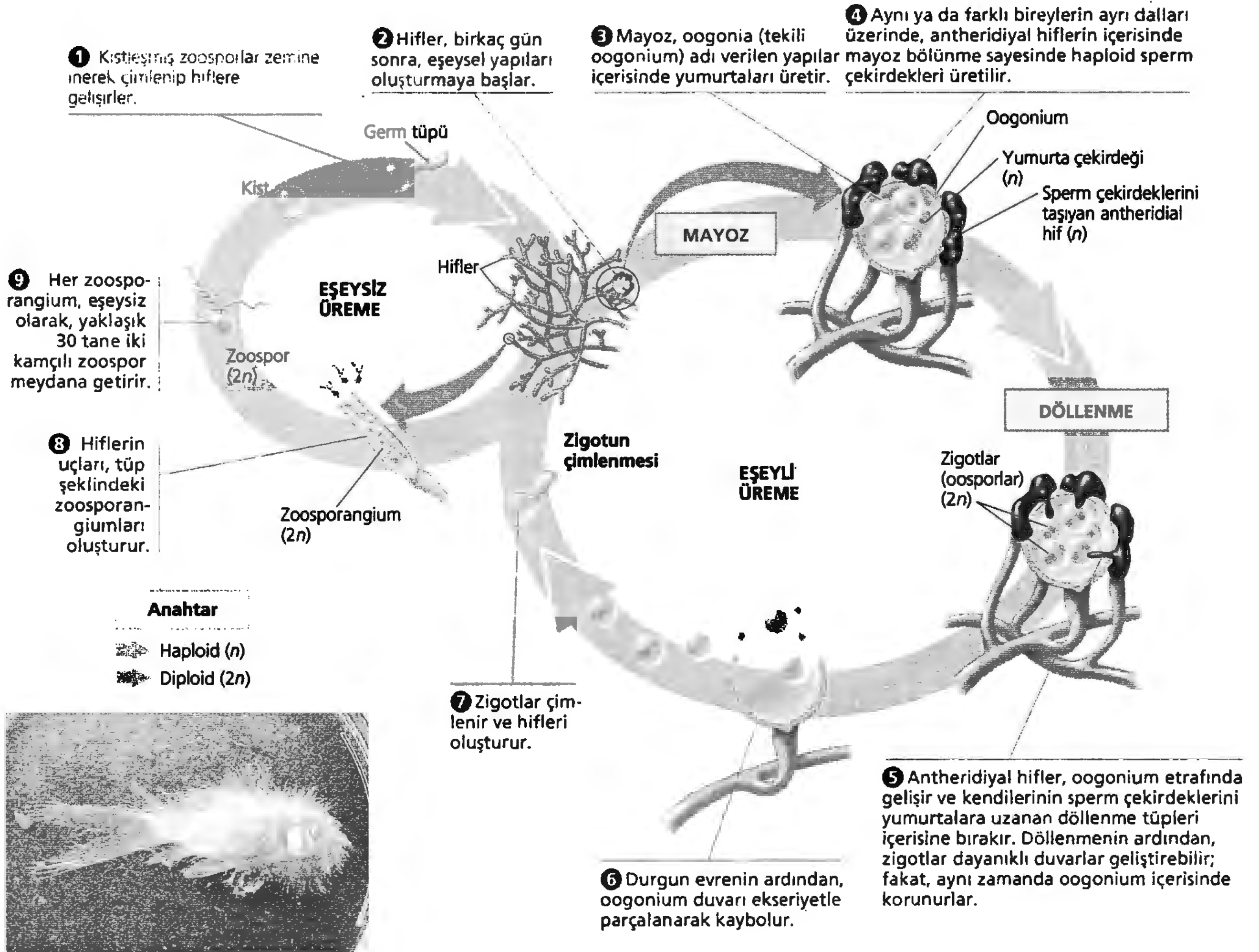
▲ **Şekil 28.16 Bir kahverengi alg olan Laminaria'nın yaşam döngüsü: bir döl almaşı örneği.**

? *6'de gösterilen spermler genetik olarak birbirinin aynısı mıdır? Onlar genetik olarak 6)'da gösterilen yumurta ile birbirinin aynısı mıdır? Açıklayınız.*

sahiptir (**Şekil 28.17**). Bununla birlikte, su küfleri (Oomycota) ve mantarlar (Fungi) arasında anahtar farklılıklar vardır. Bu farklılıklar arasında, Oomycota üyelerinin hücre duvarının tipik olarak selülozdan yapılmış olması; oysa mantarların hücre duvarları bir diğer polisakkarit olan kitinden yapılmış olması yer almaktadır. Moleküler genetikten gelen veriler, Oomycota üyelerinin mantarlarla yakından akraba olmadığını doğrulamıştır. Onlar arasındaki yüzeysel benzerlik, konvergent evrimin sonucudur. Hem Oomycota üyelerinde hem de mantarlarda, ipliksi yapıların yüksek yüzey-hacim oranına sahip olması, besinlerin ortamdan alınmasını artırır.

Oomycota üyeleri, plastid taşıyan bir atadan türemiş olmalarına karşın, onların artık plastidleri yoktur ve fotosentez yapmazlar. Onun yerine, besinlerini ya parazitik olarak ya da ayrıştırıcı olarak elde ederler. Su küflerinin çoğu, ayrıştırıcıdır, özellikle tatlısulardaki bulunan ölmüş algler ve hayvanlar üzerinde pamuk gibi kitleler oluştururlar (bakınız Şekil 28.17). Beyaz pas mantarları ve tüylü küfler genellikle, karasal ortamlarda bitki paraziti olarak yaşarlar.

Oomycota üyelerinin ekolojik etkisi, önemli olabilir. Örneğin bir Oomycota türü olan *Phytophthora infestans*, patates bitkisinin sapını ve gövdesini siyah balçığa döndüren geç yanık hastalığına neden olur. 19. yüzyılda İrlanda'da milyonca kişinin öldüğü ve en azından bazılarının İrlanda'yı terk etmesi için zorladığı kıtlık olayında geç yanık hastalığının da katkısı vardır. Bu hastalık günümüzde büyük bir problem olarak varlığını sürdürmektedir; Kuzey Amerika'da tipik olarak %15 ürün kaybına yol açmakta ve Rusya'da tarım ilacı almaya gücü yetmeyen çiftçilerin bulunduğu bazı alanlarda bu ürün kaybı %70 gibi yüksek olabilmektedir.



▲ **Şekil 28.17 Su küfünün yaşam döngüsü.** Su küfleri, tatlısuların içerisinde bulunan ölmüş böcekler, balıklar ve diğer hayvanları ayrıştırmaya yardım ederler. (Fotoğrafta altınbalık üzerinde gelişmiş hif kütlesine dikkat ediniz).

Bu patojeni daha iyi anlamak için moleküler biyologlar, 1840'lı yıllarda yanık hastalığına yakalanmış patateslerde korunmuş olan *P. infestans* örneklerinden DNA izole etmiştir. Son yıllarda yapılan genetik çalışmalar, bu türün kazanmış olduğu genin kendisini tarım ilaçlarına karşı daha dirençli ve daha saldırgan hale getirdiğini göstermektedir. Bilim insanları, bu hastalığa karşı yeni silahlar belirlemek için hem patatesin hem de *Phytophthora*'nın genomunu araştırmaktadır. Araştırmacılar dirençli ürün soyları üretmek için, şimdiden, yanık hastalığına dirençli yabanıl patates soylarından yerli patateslere genler aktarmıştır.

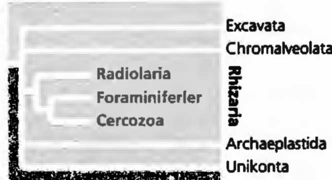
KAVRAM KONTROLÜ 28.3

1. Günümüzde Chromalveolata olarak sınıflandırılan türlerin tek bir kladın üyeleri olduğu konusunda ileri sürülen hipotezi destekleyen ve karşı olan kanıtları özetleyiniz.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Fotosentetik dinoflagellatların, diyatomların ve altın sarısı alglerin plastid DNA'larının, bitkilerin (Domain Eukarya) nükleer DNA'sına mı yoksa siyanobakterilerin (Domain Bacteria) DNA'sına mı daha fazla benzerlik göstereceğini beklersiniz? Açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 13.6'daki (s.252) üç yaşam döngüsünden hangisi döl almaşımı sergilemektedir? Bu döngü, diğer ikisinden nasıl farklılık gösterir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

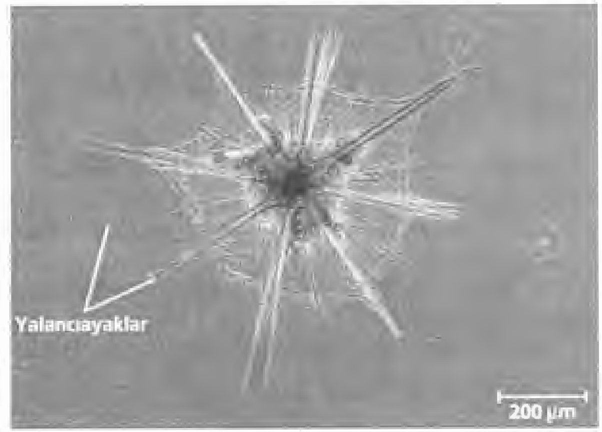
KAVRAM 28.4

Rhizaria, DNA benzerlikleriyle tanımlanmış çeşitlilik gösteren birhücreli grubudur



Rhizaria kladı, moleküler sistematikten gelen sonuçlara dayanarak yakın zamanda önerilmiştir. Üyeleri morfolojik bakımdan büyük ölçüde farklılıklar göstermesine karşın, DNA kanıtları, Rhizaria üyelerinin monofiletik bir grup olduğunu ileri sürmektedir. Son zamanlardaki filogenetik çalışmalara göre Rhizaria, Şekil 28.3'de tartışıldığı gibi Chromalveolata içerisinde yuvalandırılmıştır.

Rhizaria içerisindeki çoğu tür, amip olarak nitelendirdiğimiz organizmalar arasındadır. **Amipler** eskiden, hücre yüzeyindeki herhangi bir yerden dışarıya doğru çıkıntı oluşturan **pseudopodlar (yalancıayak)** sayesinde hareket eden ve beslenen birhücreliler olarak tanımlanırdı. Amip hareket ederken, yalancıayağını uzatarak uç kısmını bir yere tespit eder, daha sonra, daha fazla sitoplazma yalancıayağın içine doğru akar. Bununla birlikte moleküler sistematiğe dayandırıldığında amiplerin monofiletik bir grup olmadığı açıktır; ve amipler, birbiriyle uzaktan akraba olan birçok ökaryotik taksona dağıtılır. Rhizaria kladına ait olanların çoğu, iplik şeklinde yalancıayağa sahip olan diğer amiplerden morfolojik olarak ayırt edilir.



▲ **Şekil 28.18 Bir Radiolaria örneği.** Kızıl Denizde bulunan bu Radiolaria örneğinde, iplik şeklindeki çok sayıda yalancıayak vücudunun merkezinden çıkarak ışınsal olarak yayılmıştır (LM).

Rhizaria, burada inceleyeceğimiz üç grubu, yani Radiolaria, Foraminifera ve Cercozoa gruplarını içerir.

Radiolaria

Radiolaria üyeleri, genellikle silisten yapılmış oldukça zarif ve simetrik iç iskeletleri olan protistlerdir. Çoğunlukla denizlerde yaşayan bu protistlerin yalancıayakları, vücudun merkezi kısmından dışarıya doğru ışınsal olarak uzanır (**Şekil 28.18**); ve yalancıayaklar, mikrotubül demetleriyle desteklenmiştir. Mikrotubüller, ince bir sitoplazma tabakasıyla örtülüdür; ve yalancıayaklara tutunmuş daha küçük mikroorganizmaları içine alır. Sitoplazmik akıntı, daha sonra, yakalanmış olan avı hücrenin ana kısmına taşır. Radiolaria'ya ait bireyler öldüklerinde iskeletleri denizin tabanına yerleşir ve bazı yerlerde yüzlerce metre kalınlıkta tabaka oluşturacak şekilde birikebilirler.

Foraminifera

Foraminiferler (Latincede *foramen*, küçük delik ve *ferre*, taşımak anlamına gelir), ya da **delikliler,** delikli **kabukları** nedeniyle bu ismi almıştır (bakınız Şekil 28.3). Foraminifer kabukları, tek parçalıdır ve kalsiyum karbonat ile sertleştirilmiş organik maddelerden meydana gelmiştir. Deliklerden dışarıya uzanan yalancıayaklar, yüzmede, kabuk oluşturmada ve beslenmede işlev görür. Deliklilerin birçoğu, aynı zamanda, besin gereksinimlerini, kabukların içinde simbiyotik olarak yaşayan alglerin gerçekleştirdiği fotosentezden karşılarlar.

Foraminiferler, hem okyanuslarda hem de tatlısularda bulunur. Çoğu türler, kumlar içerisinde yaşar ya da kendilerini taşlara ya da alglere bağlarlar; fakat bazıları plankton içerisinde yoğun olarak bulunur. Bir hücreli olmalarına karşın en büyük foraminiferler, çapları birkaç santimetre olacak şekilde büyüyebilir.

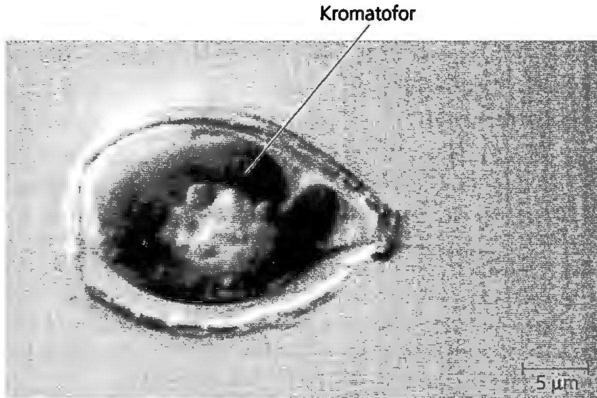
Deliklilerin tanımlanmış türlerinin yüzde doksanı fosildir. Deliklilerin fosilleşmiş kabukları, diğer protistlerin kalsiyum içeren kalıntıları ile birlikte, denizel sedimentlerin

bir kısmını oluşturur; bunlara aynı zamanda şu anda karasal oluşumlar olan tortul kayaçlar da dahildir. Foraminifer fosilleri, dünyanın farklı bölgelerindeki tortul kayaçların yaşını karşılaştırmak için mükemmel belirteçlerdir.

Cercozoa

Moleküler filogenilerde ilk olarak tanımlanan **Cercozoa** üyeleri, ipliksi yalancıayaklarıyla beslenen, amipsi ve kamçılı protistlerden oluşan büyük bir grubu oluşturur. Cercozoa üyeleri, denizlerde, tatlısularda ve toprak ekosistemlerinde yaygın olarak bulunur.

Cercozoa üyelerinin çoğu, heterotroftur. Bazıları, bitkilerin, hayvanların ve diğer protistlerin parazitidir; bazıları da predatördür. Bu avcı türler, diğer protistleri, mantarları ve hatta küçük hayvanları yiyen türlerle birlikte, sucul ve toprak ekosistemlerindeki bakterilerin en önemli tüketicilerini içermektedir. Cercozoa'nın Chlorarachniophyta denen küçük bir grubu (ikincil endosimbiyozis tartışılırken daha önce bahsedilmişti), miksotroftur: Bu organizmalar fotosentez yapabildiği gibi aynı zamanda daha küçük olan protistleri ve bakterileri yer. En azından *Paulinella chromatophora* isimli Cercozoa türü ototroftur; enerji kaynağı olarak ışığı ve karbon kaynağı olarak karbon dioksiti kullanmaktadır. Bu türün bünyesinde, içinde fotosentezin gerçekleştiği sosis biçiminde özgün bir yapı yer alır (**Şekil 28.19**). Genetik ve morfolojik analizler, bu yapıların siyanobakterilerden köken aldığına işaret etmektedir; ancak, bu siyanobakteri, tüm diğer bakterilerin köken almış olduğu aynı siyanobakteri değildir. Aslında *Paulinella*, fotosentetik aygıtını doğrudan bir siyanobakteriden elde eden ökaryot soy hattının ilgi çekici ilave evrimsel bir örneğini temsil ettiği görülmektedir.



▲ **Şekil 28.19 Birincil endosimbiyozun ikinci vakası.** Bir Cercozoa üyesi olan *Paulinella* kromatofor denen özgün yapısı içerisinde fotosentezi gerçekleştirir (LM). Kromatoforlar, peptidoglikan tabakası olan bir zar ile çevrilidir; bu durum kromatoforların bakteri kökenli olduğunu anımsatmaktadır. DNA kanıtları, kromatoforların plastidlerin köken aldıkları bakteriden değil farklı bir siyanobakteriden köken almış olduğuna işaret etmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 28.4

1. Foraminiferlerin neden iyi korunmuş fosil kayıtları bıraktığını açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Yeni keşfedilmiş bir amibin morfolojisi diğer ökaryot gruplar içerisindeki amiplere daha fazla benzerlik gösterirken DNA kanıtları, bu organizmanın Rhizaria kladı içerisinde sınıflandırılmasını öngördüğünü varsayın. Bu çelişkili gözlemlerin ortaya çıkmasından sorumlusu olabilecek etkenleri açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 9.2 (s.163) ve 10.6'yı (s.188) tekrar inceleyiniz ve Chlorarachniophyta ve diğer aerobik algler tarafından CO_2 ve O_2'nin her ikisinin de nasıl kullanıldığını ve üretildiğini özetleyiniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **28.5**

Kırmızı algler ve yeşil algler, karasal bitkilerin en yakın akrabalarıdır

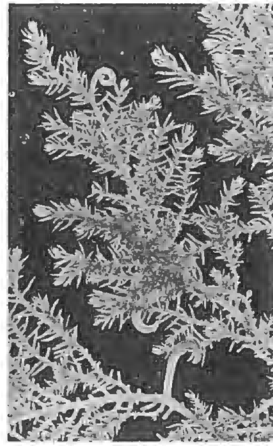


Bölüm 25'de belirttiğimiz gibi, moleküler sistematik ve hücre yapısı üzerinde yapılan çalışmalar, takip eden senaryoyu desteklemektedir: Milyarlarca yıl önce, bir heterotrof protist, siyanobakteri kökenli bir endosimbiyont edindi ve bu atasal protistin fotosentetik soyları, kırmızı alglere ve yeşil alglere evrimleşti. En azından 475 milyon yıl önce, yeşil algleri üretmiş olan soy hattı, karasal bitkilerin meydana gelmesine yol açtı. Kırmızı algler, yeşil algler ve karasal bitkiler birlikte, **Archeoplastida** adı verilen dördüncü ökaryotik süper grubu oluşturur. Archeoplastida, siyanobakteriyi bünyesine alan atasal birhücreliden türemiş monofiletik bir gruptur. Karasal bitkileri Bölüm 29 ve 30'da inceleyeceğiz; burada, onların yakın alg akrabaları olan kırmızı ve yeşil alglerin çeşitliliğine göz atacağız.

Kırmızı Algler

Kırmızı alglerin (Rhodophyta; Yunancada *rhodos*, kırmızı demek) bilinen 6000 civarındaki türünün çoğu, kırmızı renklidir, çünkü fotosentetik yardımcı pigment olan fikoeritrin klorofilin yeşil rengini baskılamaktadır (**Şekil 28.20**). Bununla birlikte, daha sığ sularda yaşamaya uyum sağlamış olan türler daha az fikoeritrin içerirler. Sonuç olarak, kırmız alg türleri, çok sığ olan sularda yeşilimsi kırmızı, orta derin-

► ***Bonnemaisonia hamifera.*** Bu kırmızı alg, ipliksi formdadır.

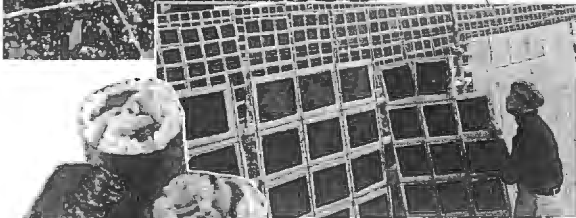




◄ **Kırmızı deniz otu (*Palmaria palmata*).** Bu yenilebilen tür, "yapraksı" formdadır.

▼ **Nori.** Bu kırmızı alg *Porphyra*, geleneksel Japon yiyeceklerinin kaynağıdır.





▲ Şekil 28.20 **Kırmızı algler.**

liklerde parlak kırmızı ve derin sularda hemen hemen siyah renkli olabilir. Bazı türler pigmentasyondan tamamıyla yoksundur ve bu türler, diğer kırmızı algler üzerinde parazitik olarak yaşayan heterotrof organizmalardır.

Kırmızı algler, tropikal okyanusların sıcak kıyı sularında en bol miktarda bulunan iri alglerdir. Onların fikoeritrinin de aralarında yer aldığı yardımcı pigmentleri, onlara su içerisinde nispeten daha derinlere giren mavi ve yeşil ışığı absorblamalarına izin verir. Bahamalar'da 260 m den daha fazla bir derinlikte yaşayan bir kırmızı alg türü keşfedilmiştir. Az sayıda tatlısu türü ve karasal türler de vardır.

Kırmızı alglerin çoğu, çok hücrelidir. Hiçbirisi kelp denen dev kahverengi yosun kadar büyük olmamasına karşın, en büyük çok hücreli kırmızı algler, gayri resmi olarak "deniz yosunları" denen grup içerisinde yer alırlar. *Porphyra* (Japoncada "nori") gibi bu çok hücreli kırmızı alglerden birisini, suşinin etrafına sararak ya da gevrek yaprak şeklinde yemiş olabilirsiniz (bakınız Şekil 28.20). Kırmızı algler özellikle çeşitlilik gösteren yaşam döngülerine sahiptir; ve döl almaşı yaygındır. Fakat diğer alglerin aksine, kırmız algler yaşam döngülerinde kamçılı evreye sahip değildir ve döllenmek için gametlerin bir araya getirilmesinde su akıntısına bağımlıdırlar.

Yeşil Algler

Yeşil alglerin çimen-yeşili kloroplastları, karasal bitkilerin kloroplastları gibi yapı ve pigment kompozisyonuna sahiptir. Moleküler sistematik ve hücre morfolojisi, yeşil alglerin ve karasal bitkilerin yakından akraba olduğuna ilişkin küçük şüpheleri ortadan kaldırmıştır. Gerçektende, bazı sistematikçiler şimdi, yeşil algleri, Viridiplantae (Latincede *viridis*, yeşil demek) adı verilen genişletilmiş "bitki" alemi içerisinde sınıflandırmayı savunmaktadır. Yeşil algler diğer türlü parafiletik grup olacağından, bu değişiklik filogenetik olarak mantıklıdır.

Yeşil algler, Charophyta ve Chlorophyta olmak üzere iki gruba ayrılır. Charophyta üyeleri, karasal bitkilere en yakın akraba olan alglerdir; onun için onları Bölüm 29'da bitkilerle birlikte tartışacağız.

İkinci grup olan Chlorophyta (Yunancada *chloros*, yeşil demek), 7000'den daha fazla tür içerir. Çoğu tatlısularda yaşar, fakat, çok sayıda denizel türü ve bazı karasal türleri de vardır. En basit Chlorophyta üyeleri, *Chlamydomonas* gibi bir hücreli organizmalardır ve bunlar, daha kompleks Chlorophyta üyelerinin zoosporlarına ve gametlerine benzerlik gösterir. Bir hücreli Chlorophyta üyelerinin çeşitli türleri, sucul habitatlarda plankton olarak ya da nemli topraklar içerisinde yaşarlar. Bazıları, diğer ökaryotların içerisinde simbiyotik olarak yaşar ve fotosentez sayesinde üretmiş olduğu ürünlerle, konakçısına yiyecek sağlar. Bazı Chlorophyta üyeleri, bulunabileceği yeri tahmin etmede düşüneceğiniz en son habitatlardan biri olan kar içerisinde yaşamaya uyum sağlamıştır. Bu türler, donma noktasının altındaki sıcaklıklara ve aşırı ultraviyole ve görünür ışık radyasyonuna karşın fotosentez yapabilmektedir. Onlar, kendileri için bir zırh görevi yapan kar sayesinde, ve sitoplazmalarındaki radyasyon engelleyici bileşikler sayesinde korunurlar. Chlorophyta'nın başka türleri, hücre duvarlarında ya da zigotu saran dayanıklı kılıf içerisinde, benzer koruyucu bileşikler içerir.

Chlorophyta içerisinde daha büyük vücut ve daha fazla komplekslik üç farklı mekanizma ile ortaya çıkmıştır:

1. *Volvox*'ta (bakınız Şekil 28.3) ve göl pisliği olarak bilinen ipliksi kütlelere katkı yapan ipliksi formlarda görüldüğü gibi, bireysel hücrelerden kolonilerin oluşması

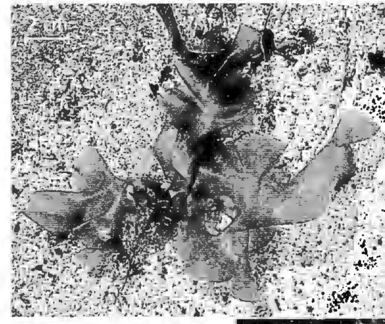
2. *Ulva*'da olduğu gibi hücre bölünmesi ve hücre farklılaşması sayesinde gerçek çok hücreli formların oluşması (**Şekil 28.21a**)
3. *Caulerpa*'da olduğu gibi, sitoplazma bölünmesi olmadan çekirdeklerin artarda bölünmesiyle (**Şekil 28.21b**)

Yeşil alglerin çoğu, eşeyli ve eşeysiz üreme evrelerinin yer aldığı oldukça kompleks yaşam hikayesine sahiptir. Hemen hemen tümü, kâse şeklinde kloroplastları olan iki kamçılı gametler sayesinde, eşeyli olarak çoğalır (**Şekil 28.22**). *Ulva*'yı da içeren bazı yeşil alglerin yaşam döngüsünde, döl almaşı ortaya çıkmıştır.

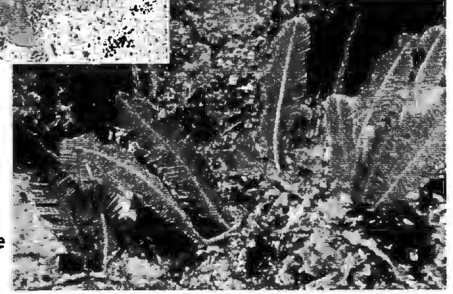
KAVRAM KONTROLÜ 28.5

1. Kırmızı algleri ve kahverengi algleri karşılaştırınız.
2. *Ulva*'nın gerçekten de çok hücreli olduğunu fakat *Caulerpa*'nın çok hücreli olmadığını neden kesinlikle söyleriz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Neden yeşil alg soy hattının, kırmızı alg soy hattından daha çok, karasal ortamda yaşayan türlere benzerlik gösterdiği hakkında olası gerekçeler öneriniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

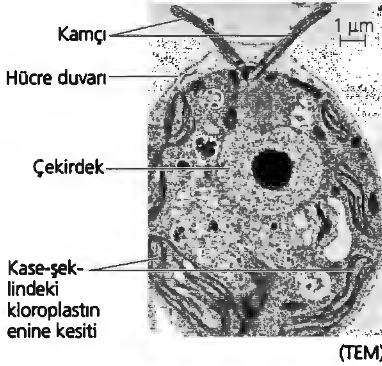


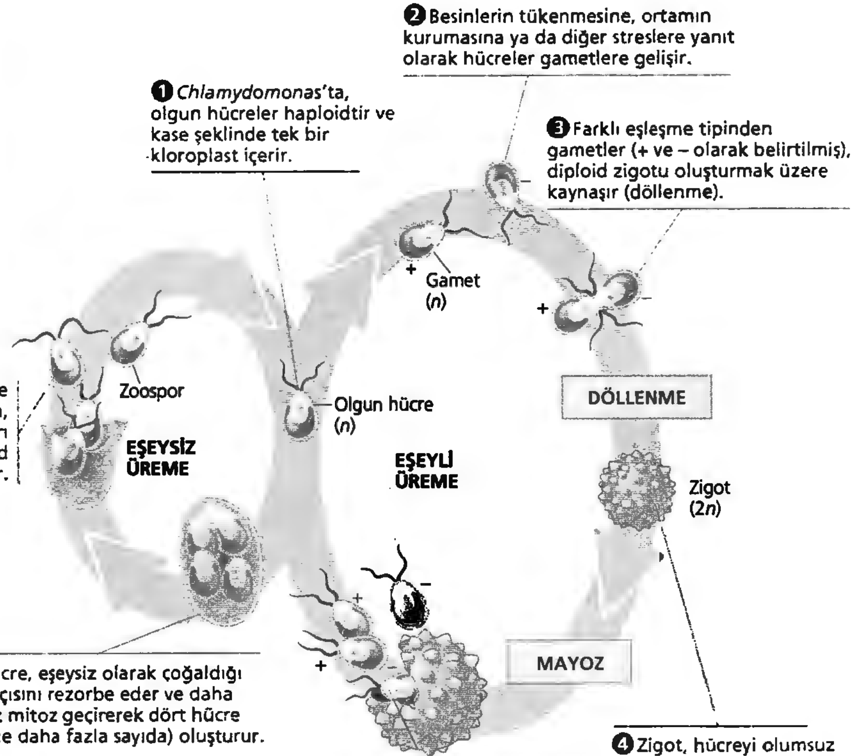
(a) *Ulva*, ya da deniz marulu. Yenilebilen bu tür, yaprak benzeri yapılara farklılaşmış olan çok hücreli tallusa sahiptir. Bu türün kök benzeri yapısı, kendisini zemine bağlar.



(b) İntertidal zonda yaşayan bir Chlorophyta örneği olarak *Caulerpa*. Dallı filamentleri enine duvarlardan yoksundur ve böylece çok çekirdeklidir. Aslında tallus, çok büyük "süper hücredir".

▲ **Şekil 28.21 Çok hücreli Chlorophyta üyeleri.**



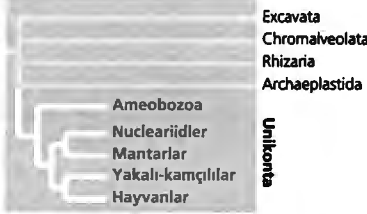


▲ **Şekil 28.22 Birhücreli bir Chlorophyta üyesi olan Chlamydomonas'ın yaşam döngüsü.**

ÇİZİNİZ *Genetik olarak ebeveyn hücrelerle özdeş olan ilave yeni kardeş hücreler üreterek, diyagramda klonların oluştuğu evre ya da evreleri daire içine alınız.*

KAVRAM **28.6**

Unikonta, mantarlarla ve hayvanlarla yakından akraba olan birhücrelileri içerir



Unikonta, hayvanları, mantarları ve bazı birhücrelileri içeren, ökaryotların son derece çeşitlilik gösteren yakın zamanda önerilmiş olan süper grubudur. Unikonta'nın Amoebozoa ve Ophistokonta (hayvanlar, mantarlar ve yakından akraba birhücreli grubu) olmak üzere iki ana kladı vardır. Bu iki büyük kladın her biri, moleküler sistematik tarafından kuvvetlice desteklenir. Amoebozoa ve Ophistokonta arasındaki yakın akrabalık ilişkisi, henüz tartışmalıdır. Bu yakın akrabalık ilişkisi için destek, miyozin proteinlerinin karşılaştırılmasından ve tek gen üzerine dayanan çalışmalardan ziyade, yüzlerce gen üzerine dayanan birçok çalışmadan sağlanır.

Unikonta ile ilgili başka bir anlaşmazlık, ökaryotik ağacın köküyle ilgilidir. Filogenetik ağacın kökünün zaman içinde ağaca bağlandığını hatırlayınız: Köke yakın dallanma noktaları, en eskidir. Şimdilik, ökaryotik ağacın kökü, belirsizdir; böylece, ilk önce hangi ökaryotik grubun diğer ökaryotlardan farklılaşıp ayrıldığını bilmiyoruz. Daha önce anlatılan mitokondrisizlik hipotezi gibi bazı hipotezlerden vazgeçilmiştir; fakat araştırmacılar yine de bir alternatif hipotez üzerinde anlaşmıştır. Eğer ökaryotik ağacın kökü biliniyorsa, bilim insanları tüm ökaryotların ortak atasının özelliklerini çıkarabilir. Böyle bilgiler, ökaryotların beş süper grubu hakkında güncel tartışmaları çözmeye yardım edebilir.

Ökaryotik ağacın kökünü saptamaya ilişkin çalışmalarda araştırmacılar, kendi filogenilerini farklı gen takımları üzerine dayandırmakta ve çelişkili sonuçlar ortaya çıkmaktadır. Oxford Üniversitesinde araştırmacılar, ökaryotik ağacın kökü hakkında tamamıyla farklı yeni bir hipotezi destekleyen sonuçlardan farklı bir yaklaşımı tanımlamışlardır (**Şekil 28.23**). Onların hipoteze göre Unikonta grubu, diğer ökaryotlardan ilk dallanan ökaryotlardır. Bu hipotez, hayvanlar ve mantarların ilkin dallanan ökaryot grubuna ait olduğunu, tipik mitokondriden yoksun olan birhücrelilerin (Diplomonadlar ve Parabasalidler gibi) ise canlıların tarihinde daha sonra dallanmış olduğunu önermektedir. Bu görüş, tartışmalı durumunu sürdürmektedir; ve geniş ölçüde kabul görmesi için destekleyici nitelikte daha fazla kanıta gereksinim duymaktadır.

Amoebozoa

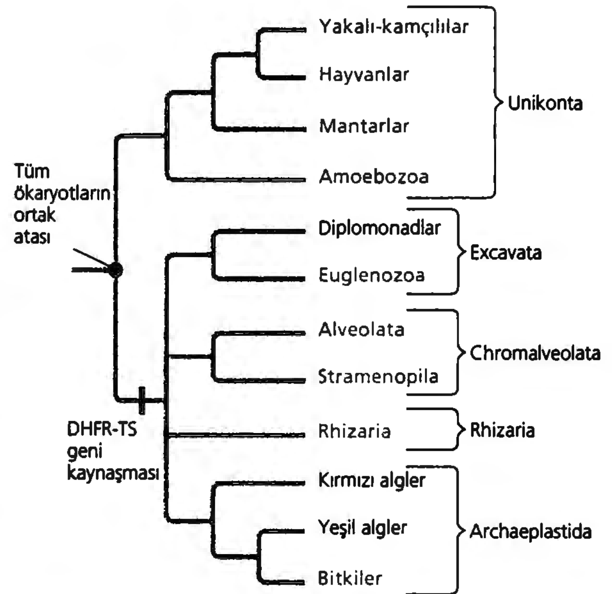
Biraz önce bahsedilmiş olan **Amoebozoa** üyeleri, moleküler verilerle iyi bir şekilde desteklenen bir klad oluşturmaktadır. Bu klad, iplik şekilde yalancı ayaklardan daha çok lob ya

▼ **Şekil 28.23** SORGULAMA

Ökaryotik ağacın kökü nedir?

DENEY Ökaryotik filogenetik ağacın kökünü belirlemedeki zorluğa karşılık, Oxford Üniversitesinden Alexandra Stechmann ve Thomas Cavalier-Smith, yeni bir yaklaşım önerdi. Onlar, birisi dihidrofolat redüktaz (DHFR) enzimi için, diğeri timidilat sintaz (TS) enzim için olmak üzere iki geni çalıştılar. Onların yaklaşımı, ender rastlanan evrimsel bir olayın avantajına sahipti: Bazı canlılarda, DHFR ve TS genleri kaynaşmıştır, bu durum, her iki enzim aktivitesine sahip tek bir proteinin üretilmesine yol açmıştır. Stechmann ve Cavalier-Smith, dokuz türde (bir tane yakalı-kamçılı türü; iki tane Amoebozoa türü; bir tane Euglenozoa türü; iki tane Chromalveolata türü ve üç tane Rhizaria türü) DHFR ve TS genlerini çoğaltıp (PCR kullanarak; bakınız Şekil 20.8) sekansını çıkardı. Onlar daha önceden, bakteri, hayvan, bitki ve mantar türleri için yayınlanmış olan verilerle kendi verilerini birleştirdi.

BULGULAR Çalışılan tüm bakterilerde DHFR ve TS genlerinin ayrılmış olması, bunun atasal durum (aşağıdaki ağaç üzerindeki kırmızı nokta) olduğunu önermektedir. Ayrı genlere sahip diğer taksonlar, kırmızı renkle gösterilmiştir. Excavata, Chromalveolata, Rhizaria ve Archaeplastida süper gruplarının bazı üyelerinde (mavi renkli olanlar) bulunan kaynaşmış genler, türemiş karakterdir.



SONUÇ Bu sonuçlar, ağacın kökünün Unikonta ve diğer tüm ökaryotların arasına yerleşmiş olduğunu savunan hipotezi desteklemektedir; ve farklılaşarak ayrılan ilk ökaryot grubunun Unikonta olduğunu önermektedir. Bu hipotez için destek sadece tek bir özelliğe dayandığından -DHFR ve TS genlerinin kaynaşmasına- bunun geçerliliğini değerlendirmek için daha fazla veriye gereksinim vardır.

KAYNAK A. Stechmann and T. Cavalier-Smith, Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion, *Science* 297:89-91 (2002).

EĞER ÖYLE İSE? Stechmann ve Cavalier-Smith, kendi sonuçlarının "sadece genler bir kez kaynaşıp ondan sonra ikincil olarak hiç ayrılmamışsa geçerli olduğunu" yazmıştır. Bu varsayım, onların yaklaşımı için niçin önemlidir?

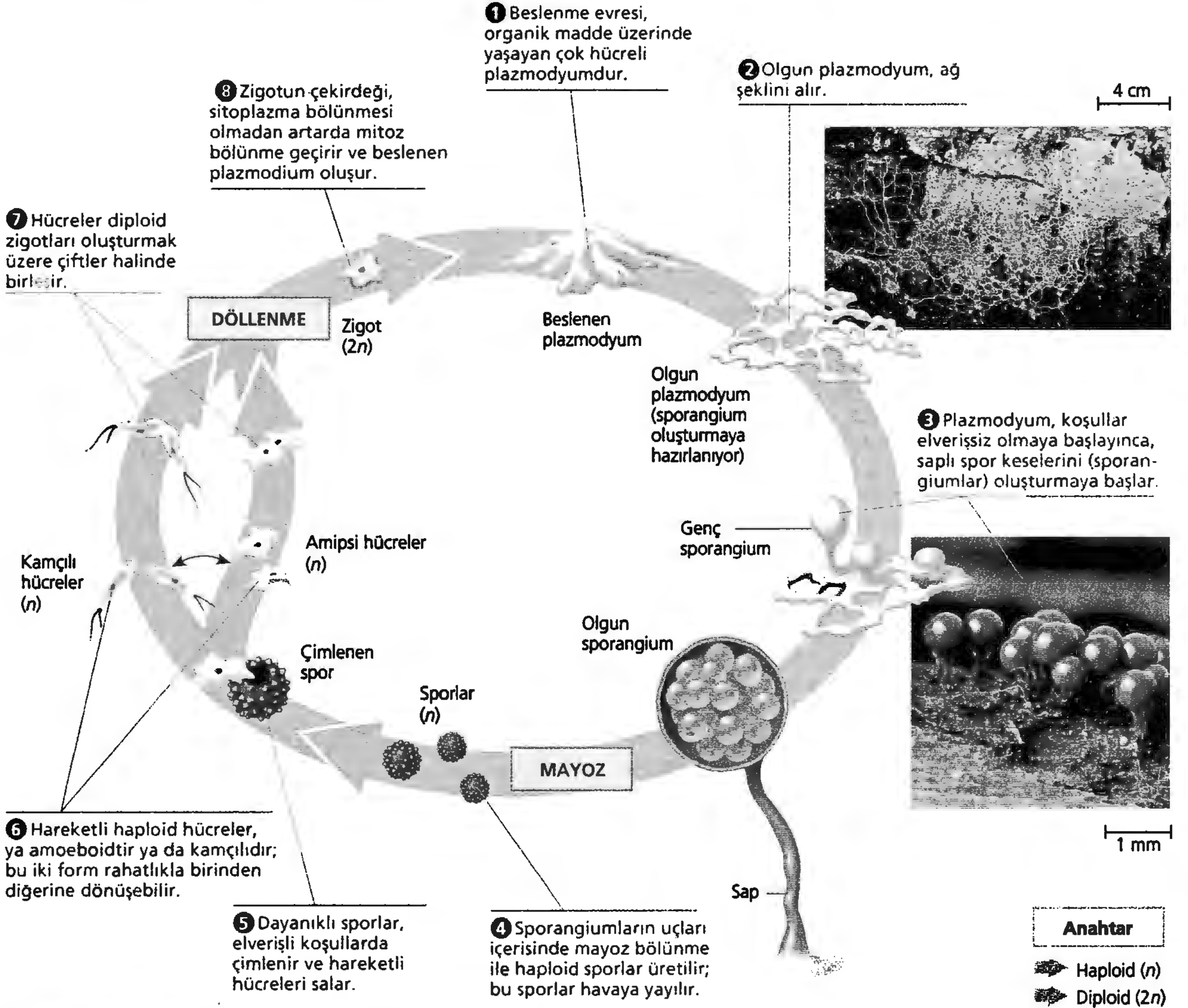
da tüp şeklinde yalancıayaklara sahip amip türlerinin birçoğunu içerir. Amoebozoa üyeleri, cıvıksı mantarları, Gymnamoeba ve Entamoeba üyelerini kapsar.

Cıvıksı Mantarlar

Cıvıksı mantarlar ya da Mycetozoa (Latincede "mantar hayvanlar" demek), bir zamanlar mantar olarak düşünüldü; çünkü mantarlar gibi, sporların yayılmasına yardım eden spor keseleri üretmektedirler. Bununla birlikte, cıvıksı mantarlar ve mantarlar arasındaki benzerlik, evrimsel konvergensin bir diğer örneğini oluşturmaktadır. Moleküler sistematik, cıvıksı mantarları Amoebozoa içerisine yerleştirmekte ve onların birhücreli atalardan köken almış olduğunu ileri sürmektedir. Cıvıksı mantarlar, kendilerine özgü yaşam döngüleriyle birbirlerinden ayrılan plazmodial cıvıksı mantarlar ve hücresel cıvıksı mantarlar olmak üzere iki ana dala ayrılmıştır.

Plazmodial Cıvıksı Mantarlar Birçok **plazmodial cıvıksı mantar** parlak renklidir ve çoğunlukla sarı ya da turuncudur **(Şekil 28.24)**. Yaşam döngülerinin bir evresinde **plazmodium** denen bir kitle oluştururlar; plazmodiumun çapı birkaç santimetre olabilir. (Cıvıksı mantarın plazmodyumunu, sıtmaya yol açan bir parazit olan ve Apicomplexa içerisinde yer alan *Plasmodium* cinsi ile karıştırmayınız). Büyük olmasına karşın plazmodium çok hücreli değildir; plazmodyumdaki sitoplazma kütlesi zarla bölünmemiştir ve çok sayıda çekirdek içermektedir. Bu "süper hücre", mitotik çekirdek bölünmelerini sitokinezin izlememesi sonucunda ortaya çıkmıştır.

Plazmodyumun içerisindeki sitoplazma, önce bir yöne sonra başka bir yöne doğru akar, bu dalgalar şeklindeki akışı, mikroskop altında izlemek güzeldir. Bu sitoplazmik akıntı, görünüşte, besinleri ve oksijeni yaymaya yardım etmektedir. Plazmodyum, nemli topraklara, yaprak döküntülerine ya

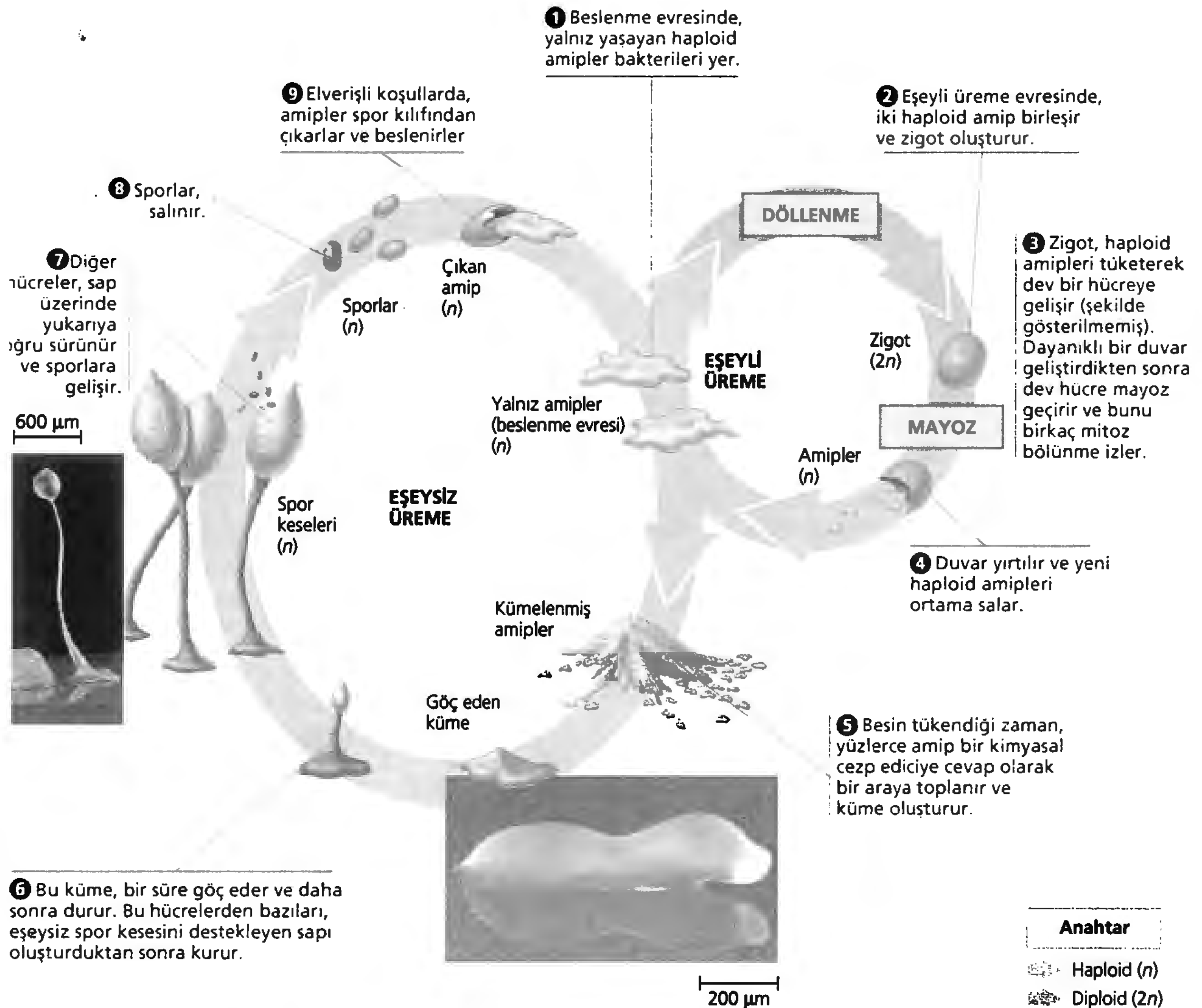


▲ **Şekil 28.24 Plazmodial cıvıksı mantarın yaşam döngüsü.**

da çürümekte olan ağaç kütüklerine doğru uzattığı yalancıayakları sayesinde fagositoz yaparak besin partiküllerini içeriye alır. Eğer, cıvıksı mantarların bulundukları ortam kurumaya başlarsa ya da besin kalmazsa, plazmodyum, büyümeyi durdurur ve eşeyli üremede işlev görecek olan spor keselerine farklılaşır.

Hücresel Cıvıksı Mantarlar **Hücresel cıvıksı mantarlar** olarak bilinen protistlerin yaşam döngüsü, bizi, bireysel organizma ne demektir sorusuna yönlendirebilir. Bu organizmaların beslenme evresi, bireysel olarak işlev gören tek tek hücrelerden meydana gelmesine karşın, besin tükendiği zaman, hücreler tek bir birim olarak işlev gören bir küme meydana getirir (**Şekil 28.25**). Bu hücre kitlesi yüzeysel olarak plazmodial cıvıksı mantarlara benzerlik göstermesine karşın, hücreler kendi plazma zarları sayesinde birbirlerinden ayrılmış olarak kalırlar. Hücresel cıvıksı mantarlar, haploid organizmalar olmaları nedeniyle (sadece zigot diploittir) ve eşeyli üremden ziyade eşeysiz üremede işlev gören spor keselerine sahip olmaları nedeniyle, plazmodial cıvıksı mantarlardan farklıdırlar.

Yaygın olarak orman zeminlerinde bulunan bir hücresel cıvıksı mantar türü olan *Dictyostelium discoideum*, çok hücreliliğin evrimini çalışmada model organizma olmuştur. Araştırmaların bir bölümü, cıvıksı mantarın spor kesesi oluşturduğu evre üzerine odaklanmıştır. Bu evre sırasında, sapı oluşturan hücreler kuruduklarında ölürler; oysa uçta yer olan spor hücreleri yaşamını sürdürür ve üreme potansiyeline sahiptirler. Bilim insanlarının, tek bir gende saptamış oldukları bir mutasyon, bireysel *Dictyostelium* hücrelerini hiçbir zaman sapın bir parçası olmayan "aldatıcı" hücrelere dönüştürmektedir. Bu mutantlar, diğer hücreler üzerine çok güçlü üreme avantajı kazandıklarına göre, neden diğer tüm *Dictyostelium* hücreleri aldatıcı değildir?



▲ **Şekil 28.25 Bir hücresel cıvıksı mantar olan *Dictyostelium*'un yaşam döngüsü.**

Yakın zamanda yapılan keşifler, bu soruya bir yanıt önermektedir. Aldatıcı mutantlar, hücrelerinin yüzeyinde bir proteinden yoksundur ve aldatıcı olmayan normal hücreler, bu farklılığı tanıyabilir. Normal hücreler, diğer normal hücrelerle bir araya toplanmayı tercih ederler; böylece mutantları onları sömürme fırsatından yoksun bırakırlar. Böyle tanıma sistemi, hayvanlar ve bitkiler gibi çok hücreli ökaryotların evriminde önemli olmuş olabilir.

Gymnamoeba

Gymnamoeba üyeleri, Amoebozoa'nın çeşitlilik gösteren büyük bir grubunu oluşturur. Bu birhücreli protistler, tatlısularda ve denizel ortamlarda bulunduğu gibi toprakta da bulunur. Çoğu heterotroftur ve aktif olarak bakterileri ve diğer protistleri araştırır ve tüketir (bakınız Şekil 28.3). Gymnamoeba'nın bazı türleri cansız organik maddeler (detritus) üzerinde de beslenir.

Entamoeba

Amoebozoa üyelerinin çoğu serbest yaşamasına karşın, *Entamoeba* cinsine ait olanlar parazittir. Bazı omurgasızların yanı sıra tüm omurgalı hayvan sınıflarını enfekte ederler. İnsanlar, *Entamoeba*'nın en az altı türüne konaklık yapar; fakat bunlardan sadece *E. histolytica* türünün patojen olduğu bilinmektedir. *E. histolytica*, amipli dizanteriye neden olur ve kirletilmiş içme sularıyla, yiyeceklerle ya da yiyecek kaplarıyla yayılır. Bu hastalık, dünya çapında her yıl 100.000 civarında ölüm olayından sorumlulukla, sıtma (bakınız Şekil 28.10) ve şistosomiyazis (bakınız Şekil 33.11) hastalıklarından sonra ökaryotik parazitlerin neden olduğu ölümcül hastalıklar arasında üçüncü sırada gelmektedir.

Opisthokonta

Opisthokonta, hayvanları, mantarları ve protistlerin birkaç grubunu içine alan ökaryotların son derece fazla çeşitlilik gösteren bir grubudur. Mantarların ve hayvanların evrimsel geçmişini Bölüm 31-34'de tartışacağız. Opisthokont protistlerin bir grubu olan Nucleariida'yı Bölüm 31'de tartışacağız; çünkü onlar diğer protistlere göre mantarlara daha yakın akrabadır. Benzer şekilde yakalı-kamçılıları Bölüm 32'de tartışacağız; çünkü, onlar diğer protistlere göre hayvanlara daha yakın akrabadır. Nucleariida üyeleri ve yakalı-kamçılılar, bilim insanlarının daha önceki Protista alemini kullanmaktan niçin vazgeçtiğini göstermektedir: Bu birhücreli ökaryotları içeren monofiletik grup, aynı zamanda, çok hücreli hayvanları ve onlara yakından akraba olan mantarları içermesi gerekecektir.

KAVRAM KONTROLÜ 28.6

1. Amiplerin ve foraminiferlerin yalancıayaklarını karşılaştırınız.
2. "Mantar hayvan" hangi anlamda, cıvıksı mantara uyan bir tanımlamadır? Hangi anlamda uygunluk göstermez?.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer gelecekteki kanıtlar, ökaryotik ağacın kökünün Şekil 28.23'de gösterildiği gibi olduğuna işaret ederse, bu kanıt Excavata'nın monofiletik olduğunu ileri süren hipotezi, destekleyecek mi, yalanlayacak mı yoksa etkilemeyecek midir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 28.7

Birhücreliler, ekolojik olarak komünitelerde anahtar rol oynarlar

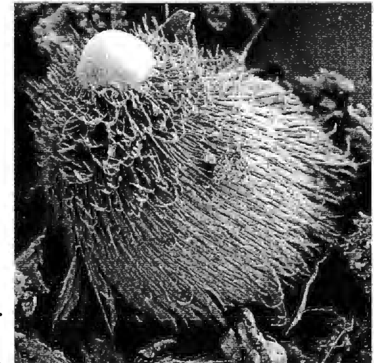
Çoğu birhücreli, suculdur; nemli topraklar ve yaprak döküntüleri gibi nemli karasal habitatların da dahil olduğu suyun bulunduğu hemen her yerde bulunurlar. Okyanuslarda, gölcüklerde ve göllerde bulunan birhücrelilerin birçoğu, taşlara ve diğer substratlara bağlanmak suretiyle zeminde yaşar ya da kumlar ve balçık üzerinde sürünürler. Diğer birhücreliler, planktonun önemli bileşenlerindendir. Biz burada birhücrelilerin yaşadıkları habitatlarda oynadıkları iki anahtar rol, yani simbiyont (ortakyaşar) olmaları ve üretici olmaları, üzerine odaklanacağız.

Simbiyotik Birhücreliler

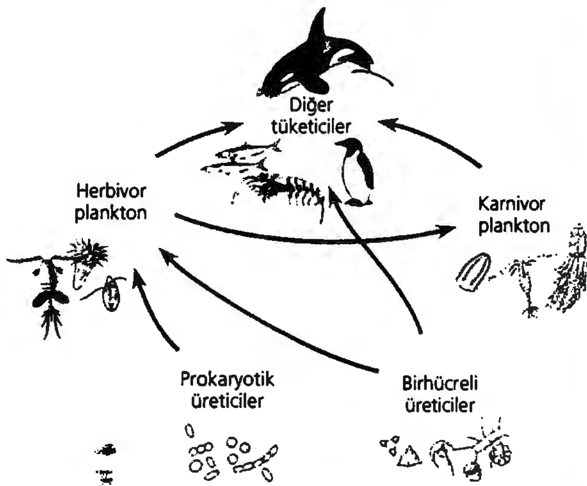
Birhücrelilerin birçoğu, diğer türler ile ortakyaşama birlikleri meydana getirir. Örneğin, fotosentetik dinoflagellatlar, mercan resifi inşa eden mercan poliplerinin besin-üretici simbiyotik ortağıdır. Mercan resifleri, çok fazla çeşitlilik gösteren ekolojik komünitelerdir. Bu çeşitlilik, nihayetinde, mercanlara ve onları besleyen mutualistik birhücreli olan simbiyonta bağlıdır. Mercanlar, resif çeşitliliğini desteklemekte ve böylece bazı türlere besin, bazılarına habitat sağlamaktadır.

Bir diğer örneği, bazı termit türlerinin sindirim kanalında yaşayan odun-sindiren birhücrelilerdir (**Şekil 28.26**). Termitler, yardım olmaksızın odunu sindiremez; onlar bu iş için birhücrelilere ya da bu işi yapan prokaryotik simbiyontlara güvenirler. Termitler, Birleşik Devletlerde ahşap binalarda yıllık yaklaşık 3.5 milyar $ zarara neden olmaktadır.

Simbiyotik birhücreliler, tüm ülkelerin ekonomilerini tehlikeye sokan parazitleri de içerir. Sıtmaya yol açan bir birhücreli olan *Plasmodium*'u düşünün: Sıtmanın büyük zarar verdiği ülkelerde gelir düzeyi, sıtmanın olmadığı benzer ülkelerinkinden %33 daha düşüktür. Birhücreliler, diğer türler üzerinde de tahrip edici etki yaratabilir. Kitlesel balık ölümleri, kurbanlarına tutunarak onların derilerini yiyen dinoflagellatlardan bir parazit olan *Pfiesteria shumwayae* (bakınız Şekil 28.9) türüne bağlanmıştır. Bitkilerde parazit olan türler arasında su küflerinden bir birhücreli olan *Phytophthora ramorum*, yeni ve büyük bir orman patojeni ortaya çıkmıştır. Bu tür, ani meşe ağacı ölümlerine yol açar; bu hastalık yüzünden, Kaliforniya ve Oregon'da milyonlarca meşe ağacı ve diğer ağaçlar ölmüştür (bakınız Bölüm 54).



▶ **Şekil 28.26 Bir simbiyotik birhücreli.** Çok sayıda kamçı taşıyan bu organizma parabasalid grubunun bir üyesi olup, termitlerin ve bazı hamamböceklerinin sindirim sisteminde yaşamakta ve konağına odunu sindirebilme yeteneği vermektedir.



▲ **Şekil 28.27 Protistler: Sucul komünitelerdeki anahtar üreticiler.** Bu basitleştirilmiş besin ağındaki oklar, besin kaynağından onları yiyen organizmalara gitmektedir.

Fotosentetik Birhücreliler

Birhücrelilerin birçoğu, önemli **üreticilerdir**; bu organizmalar, karbon dioksiti organik bileşiklere dönüştürmede ışıktan (ya da inorganik maddelerden) gelen enerjiyi kullanırlar. Üreticiler, ekolojik besin ağlarının temelini oluşturur. Sucul komünitelerde ana üreticiler, fotosentetik birhücreliler ve prokaryotlardır. Komünitedeki diğer tüm organizmalar besin için, doğrudan (onları yiyerek) ya da dolaylı (üreticileri yiyen bir organizmayı yiyerek; **Şekil 28.27**) olarak onlara bağımlıdır. Bilim insanları, dünyadaki fotosentezin kabaca %30'unun diyatomlar, dinoflagellatlar, çok hücreli algler ve diğer sucul birhücreliler tarafından gerçekleştirilir. Fotosentetik prokaryotlar, diğer %20'sini ve karasal bitkiler arta kalan %50'sini gerçekleştirir.

Üreticiler besin ağlarının temelini oluşturduklarından, üreticileri etkileyen faktörler, onların tüm komünitesini çarpıcı bir şekilde etkileyebilir. Sucul ortamlarda bulunan fotosentetik birhücreliler, genellikle, azotun, fosforun ve demirin düşük konsantrasyonlarıyla kontrol altında tutulur. Çeşitli insan faaliyetleri, bu elementlerin sudaki konsantrasyonlarını artırabilir. Örneğin, bir tarlaya gübre atıldığı zaman bu gübrenin bir kısmı yağmur sularıyla yıkanarak ırmaklarla göllere ya da okyanuslara karışabilir. İnsanlar, bu şekilde ya da diğer yollarla sucul komünitelere besin maddeleri ilave ettiklerinde, fotosentetik birhücrelilerin bolluğu olağan üstü artış gösterebilir. Böyle artışlar, Bölüm 55'de göreceğimiz gibi, komünitedeki diğer türlerin bolluğunu değiştirebilir.

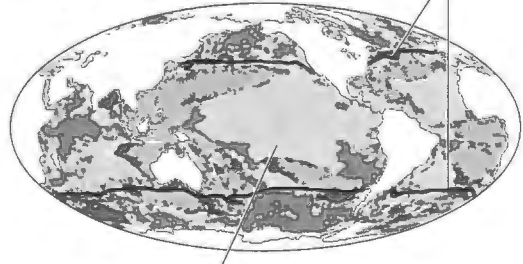
Kalıp soru, küresel ısınmanın birhücrelileri ve diğer üreticileri nasıl etkileyeceğidir. Uydudan alınan veriler, deniz yüzey suyu sıcaklığı arttığında, fotosentetik birhücrelilerin ve prokaryotların gelişiminin ve canlı kütlesinin birçok bölgede azaldığına işaret etmektedir (**Şekil 28.28**). Eğer bu böyle devam edecek olursa bu değişikliklerin, deniz ekosistemleri üzerinde, balıkçılık verimi üzerinde ve küresel karbon döngüsü üzerinde muhtemelen geniş kapsamlı etkileri olacaktır (bakınız Bölüm 55). Küresel ısınma, karasal ortamdaki üreticileri de etkileyebilir, fakat, burada besin ağının temeli, bir hücrelilerle değil karasal bitkilerle işgal edilmiştir. Karasal bitkileri, Bölüm 29 ve 30'da ele alacağız.

▼ **Şekil 28.28**

ETKİ

Isınan Dünyada Denizel Birhücreliler

Fotosentetik birhücreliler, denizel besin ağlarının önemli elemanlarıdır; her gün CO_2'deki milyonlarca ton karbonu, diğer canlıların bağımlı olduğu organik moleküllere dönüştürürler. Küresel ısınma, bu anahtar denizel üreticileri nasıl etkilemiştir? Uydu verileri, denizel üreticilerin gelişiminin ve biyokütlesinin, deniz yüzeyi sıcaklığı (DYS) ile olumsuz şekilde ilişkili olduğuna işaret etmektedir. Deniz yüzeyi sıcaklığının yükselmiş olduğu yerler olan tropiklerde ve orta enlemlerdeki okyanuslarda (aşağıdaki harita üzerindeki koyu siyah çizgiler arasında) onların düşüşü, hazır besinlerin sağlanması işleminin indirgemiş olmasından kaynaklanabilir; çünkü, yüzey sıcaklığının yükselmesiyle oluşan daha hafif ve sıcak su tabakası, daha derinlerdeki besince zengin soğuk suların yüzeye doğru yükselmesini önleyen bariyer gibi iş görür.



NEDEN ÖNEMLİ Eğer üreticilerin gelişiminde ve biyokütlesinde, küresel ısınmadaki sıcaklık artışına bağlı olarak bir azalma olacak olursa, deniz ekosisteminde büyük değişikliklerin olması beklenmektedir. Örneğin, diyatom biyokütlesindeki azalma hem okyanusun tabanına pompalanan karbon miktarını hem de fitoplankton üzerinde beslenen somon balığı ve hamsi gibi ekonomik bakımdan önemli olan balıkların miktarını ve avlanma olasılığını azaltacaktır.

EK OKUMA M. J. Behrenfeld et al., Climate-driven trends in contemporary ocean productivity, *Nature* 444: 752-755 (2006).

ÇİZİNİZ Okyanuslar ısındığında eğer diyatom populasyonları azalmaya devam ederse, gelecekte ortam bu durumdan nasıl etkilenebilecektir?

KAVRAM KONTROLÜ 28.7

1. Fotosentetik birhücrelilerin biyosferin en önemli organizmaları olduğuna ilişkin iddiayı savununuz.
2. Birhücrelilerin yer aldığı üç ortak yaşam çeşidini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Yüksek su sıcaklığı ve kirlilik, mercanların bünyesindeki simbiyotik dinoflagellatların mercanı terk etmesine neden olabilir. Böylece "mercanların ağarmasının" mercanları ve komünitedeki diğer türleri nasıl etkileyeceğini tahmin ediniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 28.1

Ökaryotların çoğu, birhücreli organizmalardır (ss.621-625)

- Birhücreliler diğer tüm ökaryotlardan daha fazla çeşitlilik gösterir ve artık tek bir alem içerisinde sınıflandırılmazlar. Çoğu, tek bir hücreden oluşmuştur. Birhücreliler, fotoototrofları, heterotrofları ve miksotrofları içerir. Birhücreliler, çok çeşitli yaşam döngüleriyle tanınırlar.
- Mitokondriler ve plastidler, diğer hücreler tarafından yutulmuş ve endosimbiyont olmuş bakterilerini soyları olduğu düşünülür. Plastid-taşıyan soy hattı, sonunda kırmızı ve yeşil alglere evrimleşmiştir. Başka birhücreli grupları, kırmızı ve yeşil alglerin kendilerinin yutularak hücre içerisine alındığı ikincil endosimbiyoz olayından ortaya çıkmıştır.
- Bir varsayıma göre, ökaryotlar, her biri monofiletik bir klad olan beş süper grup içerisinde gruplandırılır: Excavata, Chromalveolata, Rhizaria, Archaeplastida ve Unikonta.

? *Birhücreliler ve ökaryotlar arasındaki benzerlikleri ve farklılıkları açıklayınız.*

Anahtar Kavram/Ökaryot Süper Grup	Ana Gruplar	Anahtar Morfolojik Özellikler	Özgün Örnekler
KAVRAM 28.2 Excavata, değişik mitokondrili birhücrelileri ve özgün kamçılı birhücrelileri içerir (ss.626-627) ? *Excavata'nın ayrı bir klad ouşturduğuna hangi kanıt işaret etmektedir?.*	**Diplomonadlar ve parabasalidler** **Euglenozoa** Knetoplastidler Euglenidler	Değişim geçirmiş mitokondriler Kamçı içerisinde spiral ya da kristal çubuk	*Giardia, Trichomonas* *Trypasonoma, Euglena*
KAVRAM 28.3 Chromalveolata, ikincil endosimbiyozla ortaya çıkmış olabilir (ss.628-635) ? *Eğer Chromalveolata ikincil endosimbiyozla ortaya çıkmışsa, bu grubun üyelerinin plastidleri hakkında ne söylenebilir? Açıklayınız*	**Alveolata** Dinoflagellatlar Apicomplexa Silliler **Stramenopila** Diyatomlar Altın sarısı algler Kahverengi algler Oomycota	Plazma zarının altında zarla-çevrili keseler (alveoller) Tüylü ya da yüzeyi pürüzsüz kamçı	*Pfiesteria, Plasmodium, Paramecium* *Phytophthora, Laminaria*
KAVRAM 28.4 Rhizaria, DNA benzerlikleriyle tanımlanmış çeşitlilik gösteren birhücreli grubudur (ss.635-636) ? *Rhizaria'nın ana alt grupları nelerdirve klad olarak bu alt gruplarla hangileri birleşir?*	**Radiolaria** **Foraminiferler** **Cercozoa**	Vücudun merkezinden ışınsal olarak uzanan, ipliksi yalancıayak taşıyan Amoeba üyeleri İpliksi yalancıayak ve delikli kabuk taşıyan Amoeba üyeleri İpliksi yalancıayak taşıyan kamçılı protistler ve Amoeba üyeleri	*Hexacontium* *Globigerina* *Paulinella*
KAVRAM 28.5 Kırmızı algler ve yeşil algler, karasal bitkilerin en yakın akrabalarıdır (ss.636-638) ? *Bazı sistematikçiler karasal bitkileri, kırmızı ve yeşil alglerle birlikte aynı süper grup (Archaeplastida) içerisine yerleştirirken neyi esas almaktadır?*	**Kırmızı algler** **Yeşil algler** **Karasal bitkiler**	Fikoeritrin (yardımcı pigment) Bitki-tipi kloroplast (bakınız Bölüm 29 ve 30)	*Porphyra* *Chlamydomonas, Ulva* Karayosunları, eğreltiler, kozalaklılar, çiçekli bitkiler
KAVRAM 28.6 Unikonta, mantarlarla ve hayvanlarla yakından akraba olan birhücrelileri içerir (ss.639-642) ? *Unikonta'nın ana protist alt gruplarının her birinin anahtar özelliğini açıklayınız.*	**Amoebozoa** Cıvıksı mantarlar Gymnamoeba Entamoeba **Opisthokonta**	Lob-biçimli yalancıayakları olan Amoeba üyeleri (Çok değişken; bakınız Bölüm 31-34)	*Amoeba, Entamoeba, Dictyostelium* Nucleariidler, yakalı-kamçılılar, hayvanlar, mantarlar

KAVRAM 28.7

Birhücreliler, ekolojik olarak komünitelerde anahtar rol oynarlar (ss.642-643)

- Birhücreliler, simbiyotik partnerlerini ve komünitenin diğer birçok üyesini etkileyen geniş bir mutualistik ve parazitik ilişki oluşturur.
- Fotosentetik birhücreliler, sucul komünitelerde en önemli üreticiler arasında yer alırlar. Onlar, besin ağının temelinde yer aldıklarından fotosentetik birhücrelileri etkileyen faktörler, komünitedeki birçok diğer türü de etkiler.

? *Ekolojik olarak önemli olan birkaç birhücreli türünü anlatınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. İkiden daha fazla sayıda zarla sarılı olan plastidler, aşağıdakilerden hangisinin kanıtıdır?
   a. Mitokondriden evrimleşmenin.
   b. Plastidlerin kaynaşmış olmasının.
   c. Plastidlerin Archaea'dan köken aldığının.
   d. İkincil endosimbiyozun.
   e. Plastidlerin çekirdek zarından tomurcuklandığının.
2. Biyologlar, endosimbiyozla plastidlerden önce mitokondrilerin ortaya çıktığını sanmaktadırlar çünkü;
   a. Mitokondriyal enzimler olmadan, fotosentez ürünleri metabolize edilemezdi.
   b. Hemen hemen tüm ökaryotlar mitokondriye sahip olduğu halde sadece ototrof ökaryotların plastidleri vardır.
   c. Mitokondriyal DNA, plastidlerin DNA'sına göre, prokaryotların DNA'sına daha az benzerlik gösterir.
   d. Mitokondriyal CO_2 olmadan fotosentez olamazdı.
   e. Plastidler kendi ribozomlarını kullanırlar, oysa, mitokondriyal proteinler sitoplazmadaki ribozomlarda sentezlenir.
3. Aşağıdaki gruplardan hangisi, verilen tanımla *yanlış* eşleştirilmiştir?
   a. Rhizaria- DNA benzerlikleriyle tanımlanmış, morfolojik olarak çeşitlilik gösteren grup.
   b. Diyatomlar- sucul komünitelerde önemli üreticiler.
   c. Kırmızı algler- plastidlerini ikincil endosimbiyoz ile kazanmışlar.
   d. Apicomplexa- karmaşık yaşam döngüsüne sahip parazitler.
   e. Diplomonadlar-değişim geçirmiş mitokondrili birhücreliler.
4. Aşağıdaki birhücrelilerden hangisi, karasal bitkilerle aynı ökaryotik süper grup içerisinde yer alır?
   a. Yeşil algler
   b. Dinoflagellatlar
   c. Kırmızı algler
   d. Kahverengi algler
   e. a ve c
5. Döl almaşına sahip yaşam döngülerinde, çok hücreli haploid formlar, değişimli olarak aşağıdakilerden hangisini izler?
   a. Bir hücreli haploid formları.
   b. Bir hücreli diploid formları.
   c. Çok hücreli haploid formları.
   d. Çok hücreli diploid formları.
   e. Çok hücreli poliploid formları.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Şekil 28.3'de verilen filogenetik ağaca göre, aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   a. Excavata'nın en yakın ortak atası, Chromalveolata'nınkinden daha eskidir.
   b. Chromalveolata'nın en yakın ortak atası, Rhizaria'nınkinden daha eskidir.
   c. Kırmızı alglerin ve karasal bitkilerin en yakın ortak atası, nucleariidlerin ve mantarlarınkinden daha eskidir.
   d. En bazalde yer alan (farklılaşarak ilk olarak ayrılan) ökaryotik süper grup, saptanamaz.
   e. Excavata, en bazal ökaryotik süper gruptur.
7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Tıbbi araştırmacılar, hastalar üzerinde zararlı etkileri olan insan patojenlerini öldüren ya da gelişmesini sınırlayan ilaçların geliştirilmesi üzerine araştırmalar yaparlar. Bu ilaçlar genellikle, ya patojenin metabolizmasını bozarak ya da onun yapısal özelliklerini hedef alarak etki eder.

   Atasal prokaryotu ve takip eden organizma gruplarını içeren bir filogenetik ağaç çiziniz: Excavata, Chromalveolata, Rhizaria, Archaeplastida, Unikonta;ve Unikonta içerisinde Amoebozoa üyeleri, hayvanlar, yakalı-kamçılılar, mantarlar ve nucleariidler. Bu ağaca dayanarak, insan patojeni olan prokaryot, protist, hayvan ya da mantar gibi canlılardan hangisine karşı ilaç geliştirmek en zor olacaktır. (Patojenler tarafından ilaçlara karşı direnç geliştirilmesini düşünmeniz gerekmez).

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   "Eğer ise......o zaman" şeklindeki bilimsel sorgulama mantığını kullanarak (bakınız Bölüm 1), bitkilerin yeşil alglerden türemiş olduğuna ilişkin hipotezden gelen birkaç tahmin, neler olabilir? Bu hipotezi, nasıl test edebilirsiniz?
9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Ekolojik Etkileşimler Canlılar, diğer canlılarla ve fiziksel çevre ile etkileşim halindedir. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), ortamdaki kullanılabilen besin maddesi miktarının düşmesine karşı diyatom populasyonlarının yanıtı, diğer canlıları ve fiziksel çevrenin durumunu (karbon dioksit konsantrasyonu gibi) nasıl etkileyebileceğini açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Birhücrelilerin Yaşam Döngüsü
Aktiviteler Ökaryotların Değişebilir Filogenisi • Birhücrelilerde Döl Almaşı • Sıtma Parazitinin Yaşam Döngüsü
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme testleri • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

29

Bitki Çeşitliliği: Bitkiler Karalara Nasıl Yerleşmiştir



▲ **Şekil 29.1 Bitkiler dünyayı nasıl değiştirmişlerdir?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

29.1 Karasal bitkiler yeşil alglerden köken almıştır
29.2 Yapraksı karayosunları ve iletim demetsiz diğer bitkilerin yaşam döngüsünde gametofitler baskındır
29.3 Eğreltiler ve iletim demetli diğer tohumsuz bitkiler, boyları uzayan ilk bitkilerdir

GENEL BAKIŞ

Dünyanın Yeşile Bürünmesi

Şekil 29.1'deki bir ormanın görüntüsünün oluşturduğu yemyeşil bir manzaraya bakınca, karasal ortamları, herhangi bir bitki ya da diğer organizmalar olmaksızın, düşünmek zordur. Bununla birlikte, Dünya tarihinde 3 milyar yıldan uzun bir süre yeryüzünde büyük ölçüde yaşam bulunmuyorlaşmaktadır. Jeokimyasal kanıtlar, 1.2 milyar yıl önce karalarda ince bir siyanobakteri örtüsü bulunduğunu göstermektedir. Sadece 500 milyon yıl gibi bir süre içinde, funguslar ve hayvanların yan ısıra, küçük bitkiler kıyılara yakın yerlerde siyanobakterilere katılmıştır. Son olarak, yaklaşık 385 milyon yıl önce, çok daha uzun boylu bazı bitkiler ortaya çıkmış ve ilk ormanları (Şekil 29.1'deki türlerden çok daha farklı türlerden oluşsa da) oluşturmuştur.

Bitkiler, karalara yerleşmelerinden bu yana çeşitlenmişlerdir; günümüzde 290.000'den fazla bitki türü bilinmektedir. Bitkiler, bazı dağ zirveleri, birkaç çöllük alan ve kutup bölgeleri gibi çok acımasız ortamlar dışında, her yerde yaşamaktadırlar. Deniz çimenleri gibi birkaç bitki türü, evrimleşirken sucul ortamlara geri dönmüştü. Fakat günümüz bitkilerinin çoğu karasal ortamlarda yaşamaktadır. Bu bölümde, şu an sucul olanları bulunsa da, fotosentez yapabilen Protista üyeleri olan alglerden ayırt etmek için, bütün bitkileri *karasal* bitkiler olarak ifade edeceğiz.

Karasal bitkilerin varlığı, hayvanlar dahil, diğer yaşam formlarının karalarda yaşayabilmelerini sağlamıştır. Bitkiler oksijenin yanı sıra, sonuçta karasal hayvanlar tarafından tüketilen besinin büyük bir bölümünü sağlar. Ayrıca bitkiler, kumullarda ve diğer pek çok ortamda toprağı kararlı hale getirerek diğer organizmalar için habitatlar oluşturur.

Bu bölümde yapraksı karayosunları ve eğreltiler gibi tohumsuz bitkilerin ortaya çıkışı dahil, bitki evriminin ilk 100 milyonluk yılını inceleyeceğiz. Bölüm 30'da, tohumlu bitkilerin daha sonraki evrimi incelenmektedir

KAVRAM **29.1**

Karasal bitkiler yeşil alglerden köken almıştır

Bölüm 28'de okumuş olduğunuz gibi, araştırıcılar, karofitler (Charophyta) olarak isimlendirilen yeşil alglerin karasal bitkilerin en yakın akrabaları olduklarını saptamışlardır. Bu ilişki ile ilgili kanıt nedir ve bu kanıt, karasal bitkilerin akrabaları olan alglerle ilgili olarak neyi ifade etmektedir?

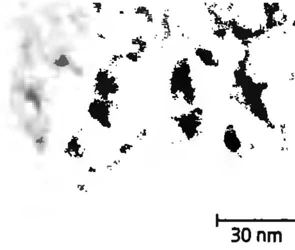
Morfolojik ve Moleküler Kanıtlar

Karasal bitkilerin pek çok anahtar özelliği, başta algler olmak üzere, bazı Protista üyelerinde görülmektedir. Örneğin bitkiler, kahverengi, kırmızı ve bazı yeşil algler gibi, çok hücreli, ökaryotik ve fotosentez yapan ototrof canlılardır. Bitkilerin selülozdan yapılmış hücre çeperleri bulunur. Benzer şekilde, yeşil algler, dinoflagellatlar ve kahverengi alglerde de hücre çeperi mevcuttur. Ve bitkilerin yanı sıra, yeşil algler, öglenalar ve birkaç dinoflagellatın kloroplastlarında klorofil *a* ve *b* bulunur.

Bununla birlikte, Charophyta üyeleri, aşağıda belirtilen dört ayırt edici özelliği karasal bitkilerle paylaşan tek alg grubudur. Bu durum, Charophyta üyelerinin bitkilerin en yakın akrabaları olduğunu düşündürmektedir:

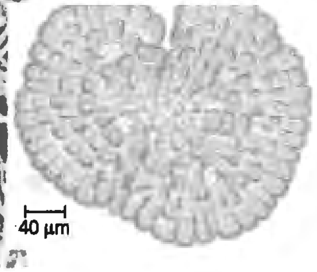
- **Selüloz sentezleyen protein halkaları.** Hem karasal bitkiler ve hem de Charophyta üyelerinin hücrelerinin plazma zarında halka şeklinde, belirgin proteinler bulunmaktadır **(Şekil 29.2)**. Bu protein halkaları hücre çeperindeki selüloz mikrofibrilleri sentezler. Bunun aksine, Charophyta üyeleri dışındaki alglerde, selüloz sentezleyen protein dizileri düz şekillidir.
- **Peroksizom enzimleri.** Hem karasal bitkilerin ve hem de Charophyta üyelerinin peroksizomları (bakınız Şekil 6.19) fotorespirasyon sonucu oluşan organik ürünlerin kaybını en aza indirmeye yardım eden enzimler içerir (bakınız Bölüm 10).

► Şekil 29.2 **Selüloz sentezleyen protein halkaları.** Plazma zarında gömülü halka şeklindeki bu proteinler, sadece karasal bitkilerde ve Charophyta grubu alglerde bulunmaktadır (SEM).





◄ Havuzda yaşayan bir organizma, *Chara* türü



▼ Aynı şekilde, havuzda yaşayan disk şeklindeki bir Charophyta üyesi, *Coleochaete orbicularis*

▲ Şekil 29.3 **Karasal bitkilerin en yakın akrabaları olan Charophyta üyelerine ait alg örnekleri.**

- **Kamçılı sperm yapısı.** Karasal bitkilerin kamçılı olan spermi, Charophyta üyelerinin spermi ile yakın benzerlik gösterir.
- **Fragmoplast oluşumu.** Hücre bölünmesinin özel ayrıntıları, sadece karasal bitkilerde ve *Chara* ile *Coleochaete* dahil, bazı Charophyta üyelerinde görülür. Örneğin, karasal bitkilerde ve belirli Charophyta üyelerinde, bölünen bir hücrenin kardeş çekirdekleri arasında **fragmoplast** olarak bilinen bir mikrotubül grubu oluşur. Daha sonra bölünmekte olan hücrelerin orta çizgisinin karşısında, fragmoplastın ortasında, bir hücre plağı oluşur (bakınız Şekil 12.10). Bu hücre plağı da, kardeş hücreleri birbirinden ayıran, yeni bir ortak hücre çeperini oluşturur.

Bu dört morfolojik ve biyokimyasal özelliğe bağlı sonucu, genetik kanıtlar da desteklemektedir. Çeşitli bitki ve alglerin çekirdek ve kloroplast genlerinin analizi, Charophyta üyelerinin -özellikle de *Chara* ve *Coleochaete*- yaşayan karasal bitkilerin en yakın akrabaları olduklarını göstermektedir (Şekil 29.3). Bu durum, bitkilerin bu yaşayan alglerden kökenlendikleri anlamına gelmediğini not ediniz; yine de, günümüzde yaşayan Charophyta üyeleri, bitkilerin atalarını oluşturan alglerle ilgili bazı bilgiler vermektedir.

Karalara Geçişi Sağlayan Adaptasyonlar

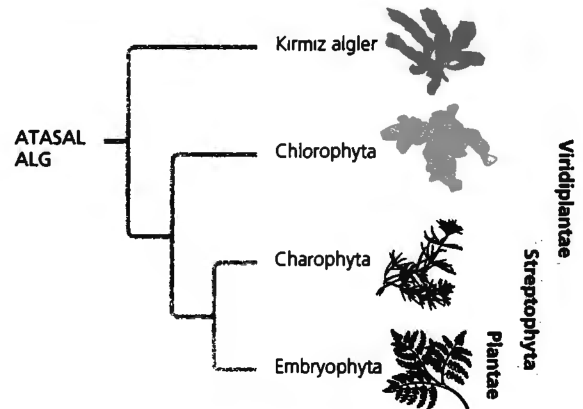
Charophyta üyesi olan pek çok alg türü, havuz ve göllerin kenarlarında yaşar. Bu ortamlarda bazen kuraklığa maruz kalırlar. Doğal seçilim, bu tür ortamlarda, suyun içinde bulunmadıkları sürelerde yaşamlarını sürdürebilen alglerin bireylerine avantaj sağlar. Charophyta üyelerinde, **sporopollenin** olarak isimlendirilen dayanıklı bir polimer tabakası, açıkta kalmış zigotları kurumaya karşı önler. Bitkilerin sporlarını kuşatan dayanıklı sporopollenin çeperlerde benzer bir kimyasal adaptasyon görülür.

Charophyta üyelerinin en azından bir atasal populasyonunda bu tür özelliklerin birikmesi, bu alglerin yavrularının - ilk karasal bitkiler- olasılıkla su üzerinde kalıcı olarak yaşayabilmelerini sağlamıştır. Bu evrimsel yenilikler yeni bir sınır açmıştır: müthiş fırsatlar sunan karasal bir ortam. Parlak güneş ışığı, su ve planktonlar tarafından süzülmemiştir; atmosfer, sudan daha bol karbon dioksit sağlamıştır; su kenarındaki toprak, bazı mineral besin maddelerince zengin idi; ve başlangıçta nispeten birkaç adet herbivor ve patojen bulunmaktaydı. Fakat bu yararlar bazı tehlikeleri de beraberinde getirmiştir: suyun nispeten kıtlı oluşu ve yerçekimine karşı yapısal desteklerin bulunmayışı. (Bu tür desteklerin neden önemli olduğunu kavramak için, bir denizanasının yumuşak vücudunun suyun dışında sarkmasını hayal ediniz). Bu tehlikelere rağmen, karasal bitkiler, bitkilerin yaşamasını sağlayan yeni adaptasyonlar ortaya çıktıkça çeşitlenmişlerdir.

Günümüzde, bitkilere özgü ne tür adaptasyonlar bulunmaktadır? Bu sorunun yanıtı, karasal bitkileri alglerden ayıran sınırı nerede çizdiğinize bağlıdır (Şekil 29.4). Biyologların çoğu, Plantae alemini embriyofitlerle (embriyolu bitkiler) denk tutmaktadırlar. Diğer bazı biyologlar ise, bitkiler aleminin sınırlarının, bazı yeşil algleri ya da bütün yeşil algleri (Streptophyta ve Viridiplantae alemleri) kapsayacak şekilde genişletilmesi gerektiğini savunmaktadırlar. Dolayısıyla, bu konuda anlaşmazlıklar sürmektedir. Bu nedenle, bu kitapta, bitkiler aleminin tanımlanmasında, embriyofit tanımını korunmuş ve normal takson isimleri için Plantae kullanmıştır. Bu bağlamda, şimdi, karasal bitkileri, en yakın akrabalarını oluşturan alglerden ayıran özellikleri açıklayalım.

Bitkilerin Türemiş Özellikleri

Akrabaları olan alglerden kökenlendikten sonra, karasal bitkilerde yeni ortaya çıkmış olan adaptasyonların çoğu, kurak alanlarda yaşayabilme ve üremeyi kolaylaştırmıştır. Bundan sonraki iki sayfada, Charophyta üyelerine ait alglerde görülmeyen, fakat karasal bitkilerde ortaya çıkan dört anahtar özellik Şekil 29.5'te gösterilmiştir.



▲ Şekil 29.4 **Olası, üç "bitki" alemi.**

▼ Şekil 29.5

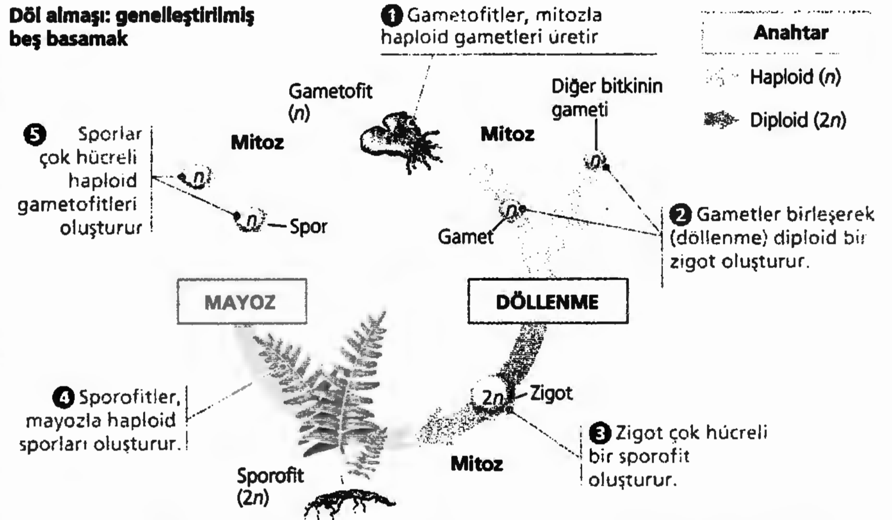
İnceleme Karasal bitkilerin Türemiş Özellikleri

Karasal bitkilerin bu şekilde tanımlanan dört anahtar özelliği, Charophyta üyelerine ait alglerde bulunmaz; bu özellikler, döl almaşı (çok hücreli, bağımlı embriyolar ile ilgili bir özellik), sporangiyumda üretilen çepere sahip sporlar, çok hücreli gametangiyum ve apikal meristemlerin varlığıdır. Bu durum, bu dört özelliğin, karasal bitkilerin ve alglerin ortak atasında bulunmayıp, karasal bitkilerde daha sonra ortaya çıktığını göstermektedir. Bu özelliklerin bazılarının bitkilere özgü olmadığını ve diğer soylarda bağımsız olarak ortaya çıktığını not ediniz. Ve karasal bitkilerin herbiri bu dört özelliğin hepsine sahip değildir; bazı bitki soyları bazı özellikleri zamanla kaybetmiştir.

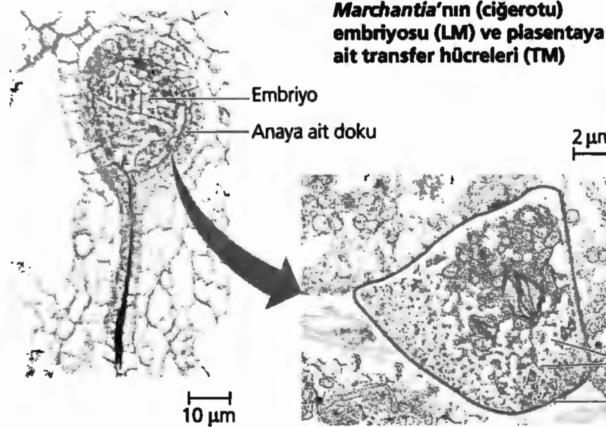
Döl Almaşı ve Çok Hücreli, Bağımlı Embriyolar

Bütün karasal bitkilerde yaşam döngüleri çok hücreli organizmaların iki nesli arasında birbirini izler: gametofitler ve sporofitler. Şekilde görüldüğü gibi (örnek olarak bir eğrelti kullanılmıştır), her bir nesil diğerini oluşturmaktadır. Bu süreç, **döl almaşı** olarak isimlendirilir. Bu tip bir üreme döngüsü çeşitli alg gruplarında görülmekle birlikte, karasal bitkilere en yakın algler olan Charophyta üyelerinde görülmez.

Bitkilerin döl almaşlarını, eşeyli üreyen diğer organizmaların yaşam döngülerindeki haploid ve diploid evrelerle karıştırmayınız (bakınız Şekil 13.6). Örneğin, insanlarda mayoz sonucu haploid gametler oluşur. Bunlar birleşerek diploid zigotu oluşturur. Daha sonra zigot bölünerek çok hücreli hale gelir. Haploid evreyi sadece tek hücreli gametler temsil eder. Bunun aksine, döl almaşları, yaşam döngüsünün, hem çok hücreli haploid organizmaları ve hem de çok hücreli diploid organizmaları içermesine göre ayırt edilir. Çok hücreli haploid **gametofit** ("gamet oluşturan bitki"), mitozla haploid gametleri- yumurta ve sperm- ürettiği için bu isimle anılır. Haploid gametler döllenme sırasında birleşerek diploid zigotu oluşturur. Zigotun mitozla bölünmesi sonucu çok hücreli diploid **sporofit** ("spor oluşturan bitki") oluşur. Olgun bir sporofitte mayoz bölünme sonucu haploid **sporlar** üretilir. Haploid sporlar üreme hücreleridir. Bu sporlar, başka bir hücre ile birleşmeksizin, yeni bir haploid organizma olarak gelişebilirler. Spor hücrelerinin mitozla bölünmesi sonucu yeni, çok hücreli gametofit oluşur ve döngü yeniden başlar. Şekilde görülen eğrelti gibi, tohumsuz bitkilerin çoğun da, aynı türün formları olsalar bile, gametofit ve sporofit farklı tipte bitkiler olarak gözükür. Tohumlu bitkilerde, gametofitler mikroskobiktir; bizim alışık olduğumuz bitkiler ise sporofittir.



Döl almaşı sahip olan bir yaşam döngüsünün bir bölümünü oluşturan çok hücreli bitki embriyosu, dişi ebeveynin (bir gametofit) dokuları içinde yer alan zigottan gelişir. Ebeveyne ait dokular gelişmekte olan embriyoya şeker ve amino asitler gibi besin maddeler sağlar. Embriyoda, özelleşmiş **plasentaya ait transfer** hücreleri bulunur. Bu hücreler bazen bitişikteki ebeveyne ait dokuda da mevcuttur. Bu hücrelerin çok sayıda yüzeyinin (plazma zarı ve hücre çeperi) içe doğru yaptıkları girintiler, ebeveynden embriyoya besin maddelerinin taşınımını artırır. Bu ara yüz, plasentalı memelilerin besin maddesi taşıyan embriyo-anne ara yüzeyi ile benzerlik gösterir. Karasal bitkilerdeki bu çok hücreli ve ebeveyne bağımlı embriyo, evrimsel olarak çok önemli, yeni ortaya çıkmış bir özelliktir. Bu nedenle karasal bitkiler aynı zamanda Embryophyta olarak da bilinirler.



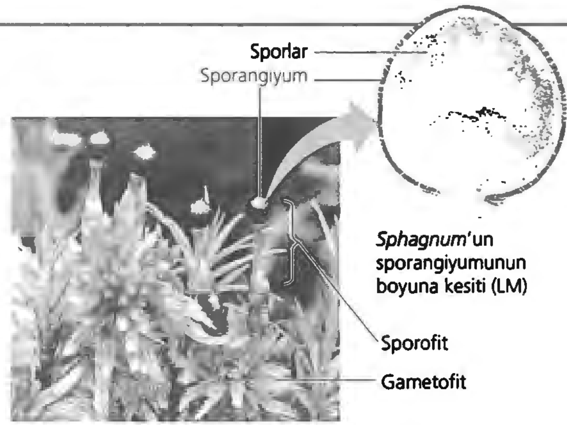
***Marchantia*'nın (ciğerotu) embriyosu (LM) ve plasentaya ait transfer hücreleri (TM)**

BAĞLANTI KUR *s. 252'de Şekil 13.6'da eşeyli yaşam döngüsünü inceleyiniz. Hangi yaşam döngüsünde döl almaşı bulunduğunu ve bu yaşam döngüsünün diğer yaşam döngülerinden nasıl bir farklılık gösterdiğini özetleyiniz.*

Sporangiyumlarda Üretilen Çeperli Sporlar

Bitki sporları haploid üreme hücreleridir. Bunlar, mitozla bölünerek çok hücreli haploid gametofitleri oluşturabilirler. Sporopollenin isimli polimer, sporların çeperlerini zorlu ortamsal koşullara karşı sağlamlaştırır ve direncini arttırır. Bu kimyasal adaptasyon sonucu sporlar zarar görmeksizin kuru havada taşınırlar.

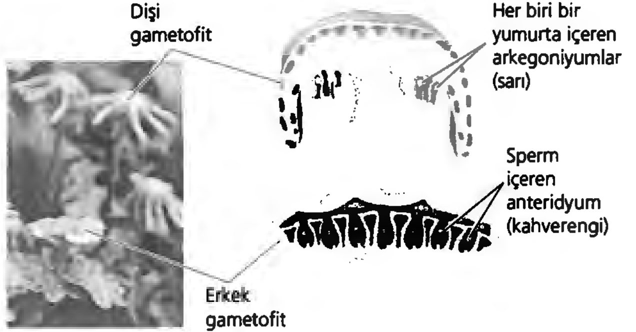
Sporofit, sporları oluşturan çok hücreli organlara sahiptir. Bunlar **sporangia** (tekili, *sporangium*) olarak isimlendirilirler. Bir sporangiyumun içinde, **sporositler** olarak isimlendirilen diploid hücreler ya da spor ana hücreleri mayoz geçirerek haploid sporları üretir. Sporangiyumun dış dokuları, gelişen sporlar havaya verilinceye kadar korur. Sporopollenin bakımından zengin çeperlere sahip sporları üreten çok hücreli sporangiyumlar karasal bitkilerin anahtar adaptasyonlarındandır. Her ne kadar Charophyta üyeleri spor üretirse de, bu algler de çok hücreli sporangiyumlar bulunmaz. Ayrıca, kamçılı olan ve suda yüzen sporlarında sporopollenin yoktur.



***Sphagnum* (bir yapraksı karayosunu)'un sporofitleri ve sporangiyumları**

Çok hücreli Gametangiyumlar

İlk karasal bitkileri, atalarını alglerden ayıran bir diğer özellik, çok hücreli organlarda gametlerin üretimi olmuştur. Bu çok hücreli organlar, **gametangium** olarak isimlendirilirler. Dişi gametangiyumlar, **arkegonia** (tekili *arkegoniyum*) olarak isimlendirilirler. Her bir arkegoniyum, armut şeklindeki bir organdır. Bu organ tek bir hareketsiz yumurta üretir. Bu yumurta organın şişkinleşmiş kısmının (burada gösterilen türün tepe kısmı) içinde korunur. **Antheridia** (tekili *antheridium*) olarak isimlendirilen erkek gametangiyum ise sperm üreterek çevreye yayar. Günümüzde yaşayan pek çok bitki grubunda sperm kamçılıdır. Bu spermler, su damlaları ya da bir su filmi üzerinde yumurtalara doğru yüzerler. Her bir yumurta bir arkegoniyum içinde döllenir. Bu arkegoniyumun içinde zigot embriyoya dönüşür. Bölüm 30'da göreceğiniz gibi, tohumlu bitkilerde gametofitlerin boyutu çok fazla indirgenmiştir. Bunun sonucunda pek çok soyda arkegonyum ve anteridyum ortadan kalkmıştır.

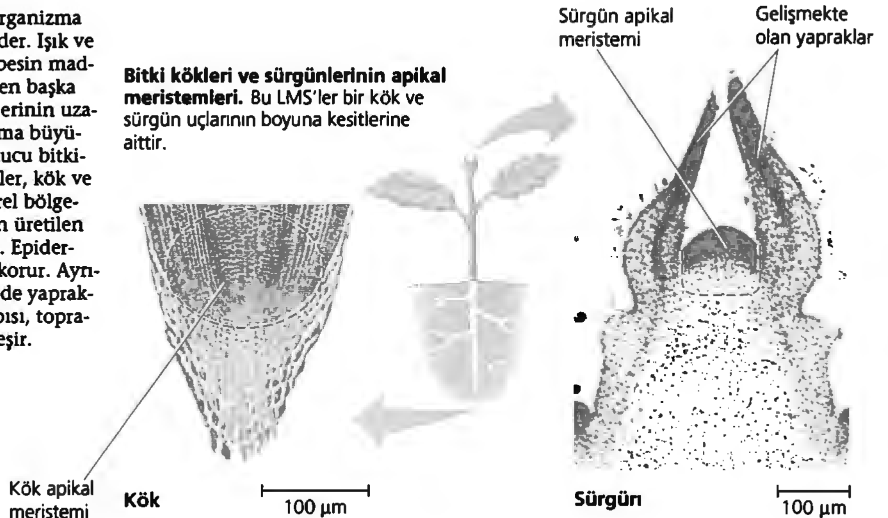


***Marchantia* (bir ciğerotu)'nın arkegoniyumları ve anteridyumları**

Apikal Meristemler

Karasal habitatlarda, fotosentez yapan bir organizma gerekli kaynakları çok farklı iki yerde elde eder. Işık ve CO_2, başlıca toprak üstünde; su ve mineral besin maddeleri ise toprakta bulunur. Bitkiler bir yerden başka bir yere hareket edemese de, kök ve sürgünlerinin uzatarak çevredeki kaynaklara ulaşırlar. Bu uzama büyümesi, **apikal meristemlerin** faaliyeti sonucu bitkinin yaşamı boyunca sürer. Apikal meristemler, kök ve sürgün uçlarında, hücrelerin bölündüğü yerel bölgelerden oluşur. Apikal meristemler tarafından üretilen hücreler dış epidermis şeklinde farklılaşırlar. Epidermis, vücudu ve çeşitli tipteki içsel dokuları korur. Ayrıca sürgün apikal meristemleri, pek çok bitkide yaprakları oluşturur. Böylece, bitkinin gelişmiş yapısı, toprakaltı ve toprak üstü organları şeklinde özelleşir.

Bitki kökleri ve sürgünlerinin apikal meristemleri. Bu LMS'ler bir kök ve sürgün uçlarının boyuna kesitlerine aittir.



Şekil 29.5'de verilen dört özellik dışında, pek çok bitki türünde karasal yaşamla ilişkili atalardan kökenlenmiş diğer özellikler bulunur. Örneğin, pek çok türde epidermisin üzerinde **kutikula** mevcuttur. Kutikula, mum ve diğer polimerlerden oluşan bir örtüdür. Karasal bitkilerin su kaybetme (kuruma) riski, sürekli havayla temas ettiklerinden, atalarını oluşturan alglere göre, daha fazladır. Kutikula suya geçirimsiz olduğundan, toprak üstü organlardan aşırı su kaybının önlenmesine yardım eder. Ayrıca, mikrobiyal saldırılara karşı da bir ölçüde koruma sağlar.

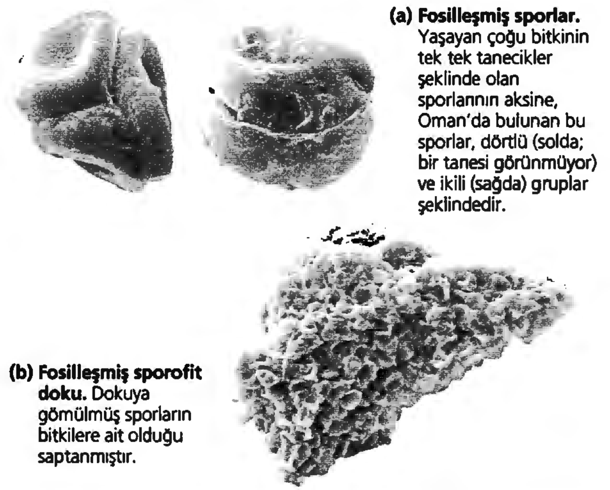
İlk karasal bitkilerde gerçek kökler ve yapraklara bulunmuyordu. Bu bitkiler, kökleri olmaksızın besin maddelerini nasıl alabilmişlerdir? 420 milyon yıl öncesine ait fosiller, ilk bitkilerin besin maddeleri almalarına yardım eden bir adaptasyonu göstermektedir: Bu bitkiler, funguslarla simbiyotik birlikler oluşturmuşlardır. Bu birlikler, bitkiler ve funguslar arasında günümüzde gözlenen yararlı birliklerle yapısal benzerlik göstermektedir. *Mikoriza* olarak isimlendirilen bu birlikleri ve bitkiler ile funguslara sağladığı yararları Bölüm 31'de daha ayrıntılı inceleyeceğiz. Şimdilik söyleyeceğimiz, mikorizal fungusların toprakta çok yaygın ağlar oluşturarak bir bitkinin kendi başına alabileceğinden çok daha fazla besin maddesi absorblayabilmelerini sağladıklarıdır. Fungus, besin maddelerini simbiyotik partneri olan bitkiye aktarır. Bu yararlı ilişki, bitkilerde kökler oluşmadan önce, onların karalara yerleşmelerine yardımcı olmuştur.

Son olarak, pek çok karasal bitki *sekonder bileşik* olarak isimlendirilen moleküller üretir. Bu moleküllere sekonder bileşik denmesinin nedeni, sekonder metabolik yolların-tüm organizmalarda ortak olan lipitler, karbonhidratlar, amino asitler ve diğer bileşikleri üreten primer metabolik yolların yan dalları- ürünleri olmalarıdır. Sekonder bileşikler, alkaloitler, terpenler, tanenler ve flavonlar olarak isimlendirilen bileşikleri içerir. Çeşitli alkaloitler, terpenler ve tanenler acı, keskin kokulu ya da toksiktirler. Bu moleküller bitkileri herbivorlara ve parazitlere karşı korurlar. Flavonoidler zararlı UV ışınlarını absorblarken, flavonoidlerle ilişkili bazı bileşikler patojen saldırılarını savuşturur. İnsanlar da bu sekonder bileşiklerden yararlanır. Bu maddelerin çoğu baharatlarda, ilaçlarda ve diğer ürünlerde kullanılmaktadır.

Bitkilerin Kökeni ve Çeşitlenmesi

Bitkilerin evrimsel kökenini araştıran paleobotanikçiler arasında, karasal bitkilere ait en eski fosil kanıtın kimliği konusunda uzun zamandan beri süregelen bir anlaşmazlık bulunmaktadır. Araştırıcılar, 1970'lerde, Ordovisyen dönemine ait 475 milyon yıllık fosil sporlar bulmuşlardır. Her ne kadar bu fosil sporlar günümüzde yaşayan bitkilerinkine benzemekteyse de, belirgin farklılıklar da göstermektedir. Örneğin, günümüz bitkilerinin sporları tipik olarak tek tek taneler şeklinde dağılır. Buna karşın, fosil sporlar ikili ya da dörtlü gruplar halinde birleşmiştir. Bu farklılık, fosil sporların bitkiler tarafından değil, ortadan kalkmış, akraba bazı algler tarafından üretildikleri olasılığını doğurmaktadır. Ayrıca, bitkinin vücuduna ait dokuların en eski bilinen parçaları, bir bilmece oluşturan sporlardan 50 milyon yıl daha gençtir.

İngiltere ve bir Orta Doğu ülkesi olan Umman'dan bilim adamları, 2003'te, bu gizemin aydınlatılmasına az da olsa katkı yapmışlardır. Bu araştırıcılar, Umman'da 475 milyon yıllık kayaçlarda sporlar bulmuşlardır (**Şekil 29.6a**). Bu



(a) Fosilleşmiş sporlar. Yaşayan çoğu bitkinin tek tek tanecikler şeklinde olan sporlarının aksine, Oman'da bulunan bu sporlar, dörtlü (solda; bir tanesi görünmüyor) ve ikili (sağda) gruplar şeklindedir.

(b) Fosilleşmiş sporofit doku. Dokuya gömülmüş sporların bitkilere ait olduğu saptanmıştır.

▲ **Şekil 29.6 Ancient plant spores and tissue** (colorized SEMs).

çağa ait daha önce keşfedilen sporların aksine, bu sporların, günümüz bitkilerinde spor taşıyan dokununkine benzer şekilde, bitki kutikulasında gömüldüğü saptanmıştır (**Şekil 29.6b**). Bitkilere ait oldukları açıkça anlaşılan diğer bitki kısımlarının bulunmasından sonra, bilim insanları, Umman'dan elde edilen sporların alglerden çok, fosil bitkileri temsil ettikleri sonucuna varmışlardır.

İlk karasal bitkilerin kesin yaşı ne olursa olsun, o atasal türler günümüzde yaşayan çok çeşitli bitkileri oluşturmuştur. **Tablo 29.1**'de, bu kitapta kullanılan taksonomik şemada günümüzde yaşayan on şube özetlenmiştir. (Günümüzde yaşayan soylar, sadece ortadan kalkmış olanlar değil, üyeleri günümüzde de yaşayanlar). Bu kısmın geri kalanını okurken, **Şekil 29.7** ile birlikte, Tablo 29.1'i de inceleyiniz. Şekil 29.7, bitki morfolojisi, biyokimyası ve genetiğine dayalı olarak, bitki filogenisine bir bakışı yansıtmaktadır.

Bitki gruplarını birbirinden ayırmanın bir yolu, bu grupların geniş bir **iletim dokusu** sistemine sahip olup olmadıklarıdır. İletim dokusu, tüpler şeklinde birleşmiş hücrelerden oluşur. Bu doku bitkinin her yerine su ve besin maddelerini taşır. Günümüz bitkilerinin çoğu, gelişmiş bir iletim dokusu sistemine sahip olmaları nedeniyle **iletim demetli** bitkiler olarak isimlendirilirler. Yapraksı karayosunlarının bazıları basit bir iletim dokusuna sahip olsa da, gelişmiş bir taşıma sistemine sahip olmayan bitkiler-ciğerotları, yapraksı karayosunları ve boynuz otu- "iletim demetsiz" bitkiler olarak ifade edilirler. İletim demetsiz bitkiler çoğunlukla, gayri resmi olarak, bryofitler (karayosunları) (Yunanca *bryon*, yapraksı karayosunu; *phyton* ise bitki olarak isimlendirilir) olarak isimlendirilirler.

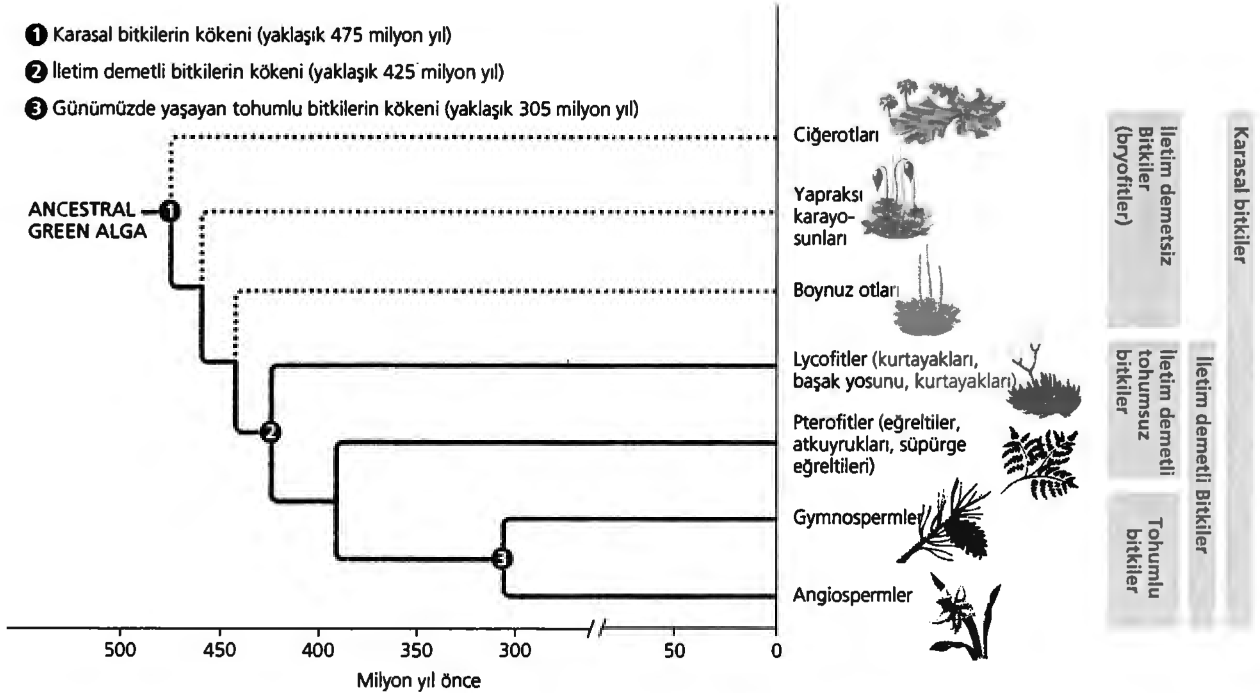
Her ne kadar, *bryophyte* terimi genellikle iletim demetsiz bitkilerin tamamını ifade ederse de, sperm yapısına ilişkin moleküler çalışmalar ve morfolojik analizler, bunların bir monofiletik grup (bir klad) oluşturmadıklarını göstermiştir. Bununla birlikte, ciğerotları, yapraksı karayosunları ve boynuz otlarının birbirleriyle ve iletim demetli bitkilerle olan akrabalıkları üzerindeki anlaşmazlık sürmektedir. Bu anlaşmazlığın sonucunun ne olursa olsun, bryofitler, iletim demetli bitkilerle ortak atadan kökenlenmiş bazı özel-

Tablo 29.1 Günümüzde Yaşayan On Bitki Şubesi

	Yaygın ismi	Bilinen tür sayısı
İletim Demetsiz Bitkiler (Bryofitler)		
Şube Hepatophyta	Ciğerotları	9,000
Şube Bryophyta	Yapraksı karayosunları	15,000
Şube Anthocerophyta	Boynuz otları	100
İletim Demetli Bitkiler		
Tohumsuz İletim demetli Bitkiler		
Şube Lycophyta	Lycofitler	1,200
Şube Pterophyta	Pterofitler	12,000
Tohumlu Bitkiler		
Gymnospermler		
Şube Ginkgophyta	Ginkgo	1
Şube Cycadophyta	Sikaslar	130
Şube Gnetophyta	Gnetofitler	75
Şube Coniferophyta	Kozalaklılar (koniferler)	600
Angiospermler		
Şube Anthophyta	Çiçekli Bitkiler	250,000

likleri paylaşırlar. Örneğin, bu bitkilerde, kökler ve gerçek yapraklar gibi, iletim demetli bitkilere özgü pek çok yenilik bulunmaz. Buna karşın, çok hücreli embriyo ve apikal meristemler gibi yeni ortaya çıkmış özelliklere sahiptirler. Günümüzde yaşayan bütün bitki türlerinin yaklaşık %93'ünü içine alarak bir klad oluşturan iletim demetli bitkiler, daha küçük kladlar halinde sınıflandırılabilir. **Lycofitler** (kadeh şeklindeki yapraksı karayosunları ve akrabaları), ve **pterofitler** (eğreltiler ve akrabaları) bu kladlardan ikisidir. Her iki kladda da yer alan bitkiler tohumsuz olduklarından, bu iki klad gayri resmi olarak **iletim demetli tohumsuz bitkiler** olarak isimlendirilir. Bununla birlikte, Şekil 29.7'de, iletim demetli tohumsuz bitkilerin monofiletik değil, parafiletik olduklarına dikkat ediniz. Tohumsuz bitki, benzeri gruplar, bazen bir **grad (sınıf)** olarak isimlendirilirler. Grad, anahtar bir biyolojik özelliği paylaşan bir organizma topluluğudur. Gradlar, tohum bulunmayışı gibi özelliklere göre organizmaların gruplandırılmasında bilgilendirici olabilir. Bir kladın üyelerinin aksine, bir gradın üyelerinin aynı atayı paylaşması gerekmez. Örneğin, pterofitler ve lycofitlerin hepsi tohumsuz bitki olsalar da, pterofitlerin tohumlu bitkilerle paylaştıkları ortak ata daha yenidir. Bu nedenle, pterofitler ve tohumlu bitkilerin, lycofitlerde bulunmayan anahtar özellikleri paylaşmaları beklenmelidir- görüleceği gibi, bu iki grup anahtar özellikleri paylşırlar.

Tohumlu bitkiler, iletim demetli bitkilerin üçüncü bir kladıdır. Tohumlu bitkiler yaşayan bitki türlerinin büyük bir bölümünü temsil ederler. Bir **tohum**, koruyucu bir kabuğun içinde, besin maddeleriyle birlikte paketlenmiş bir embriyodan oluşur. Tohumlu bitkiler, gymnospermler ve



▲ **Şekil 29.7 Bitki Evriminin önemli noktaları.** Burada gösterilen filogeni bitki grupları arasındaki akrabalıklarla ilgili başlıca hipotezi tanımlamaktadır. Kesikli çizgiler evrimsel akrabalıkları tartışmalı olan grupları göstermektedir.

angiospermler olmak üzere iki gruba ayrılırlar. Bu ayrım, içinde tohumların olgunlaştığı, kuşatılmış odacıkların bulunup bulunmayışına göre yapılır. **Gymnospermler** (Yunanca *gymnos* çıplak; *sperm* ise tohum anlamındadır) "çıplak tohumlu" bitkiler olarak gruplandırılır. Çünkü bu bitkilerin tohumları odacıkların içinde bulunmaz. En bilinenleri kozalaklılarla temsil edilen günümüz gymnosperm türleri, olasılıkla bir klad oluşturmaktadırlar. Angiospermler (Yunanca *angion*, konteynır anlamındadır), bütün çiçekli bitkilerden oluşan dev bir kladdır. Angiosperm tohumları, ovaryumlar olarak isimlendirilen odacıkların içinde gelişir. Ovaryumlar, çiçeklerin içinde kökenlenir ve meyveler şeklinde olgunlaşırlar. Günümüzde yaşayan bitki türlerinin yaklaşık %90'ını angiospermler oluşturur.

Şekil 29.7'de verilen filogenide, sadece yaşayan bitki soyları arasındaki ilişkilere odaklanıldığını not ediniz. Paleobotanikçiler, aynı zamanda, ortadan kalkmış bitki soylarına ait olan fosiller de bulmuşlardır. Bu bölümde daha sonra okuyacağınız gibi, bu fosillerin pek çoğu, günümüzde yeryüzünde bulunan farklı bitki gruplarının ortaya çıkmasında ara basamakları aydınlatırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 29.1

1. Araştırıcılar, Charophyta üyelerini, niçin karasal bitkilerin en yakın akrabaları olarak tanımlamaktadırlar?
2. Bitkileri Charophyta üyelerinden ayıran ve karalarda yaşamalarını sağlayan, yeni ortaya çıkmış üç özelliği açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer döl almaşına sahip olsaydık, insanların yaşam döngüsü neye benzerdi? Çok hücreli diploid evrenin şekilsel olarak erişkin bir insana benzediğini varsayın.
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 29.7'te, hangi soyların karasal bitkiler, iletim demetsiz bitkiler, iletim demetli bitkiler, iletim demetli tohumsuz bitkiler ve tohumlu bitkiler oldukları gösterilmiştir. Bu sınıflardan hangisi monofiletik, hangileri parafiletiktir? Açıklayınız. Bakınız sayfa 542, Şekil 26.10.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 29.2

Yapraksı karayosunları ve iletim demetsiz diğer bitkilerin yaşam döngüsünde gametofitler baskındır



İletim demetsiz bitkiler (bryofitler), günümüzde küçük ve otsu (odunsu olmayan) üç şube ile temsil edilirler: **ciğerotları** (şube Hepatophyta), **yapraksı karayosunları** (şube Bryophyta) ve **boynuz otları** (şube Anthocerophyta). Ciğerotları ve boynuz otları şekillerine ve *wort* ekine (Anglo-Saxon'da "ot" için kullanılır) göre isimlendirilirler. Her ne kadar genel olarak yapraksı karayosunu olarak isimlendirilirler bazı bitkiler gerçek yapraksı karayosunu değil ise de, yapraksı karayosunları pek çok insan tarafından bilinir. Bunlar İrlanda yapraksı karayosunu (denizde yaşayan kırmızı bir bitki), rengeyiği yapraksı karayosunu (bir liken), klüp yapraksı karayosunları (iletim demetli tohumsuz bitkiler) ve İspanyol yapraksı karayosununu (bazı bölgelerde likenler, diğerlerinde çiçekli bitkiler) içerirler.

Bryophyta ve *bryophyte* terimleri eş anlamlı değildir. Bryophyta sadece yapraksı karayosunlarından oluşan şubenin resmi taksonomik ismidir. Daha önce değinildiği gibi, bryophyte terimi, gayri resmi olarak, iletim demetsiz bütün bitkilerin-ciğerotları, yapraksı karayosunları ve boynuz otları- ifade edilmesinde kullanılır.

Ciğerotları, yapraksı karayosunları ve boynuz otları, geçirdikleri çok uzun süren evrimleri boyunca eşsiz adaptasyonlar kazanmışlardır. Bununla birlikte, günümüzde yaşayan bryofitler, olasılıkla daha önceki bitkilerin bazı özelliklerini yansıtırlar. Örneğin, bitki kısımlarına ait en eski fosiller ciğerotlarınınkilere çok benzeyen dokuları içermektedir. Araştırıcılar, bu benzerliklerin daha geniş bir biçimde yansıtılıp yansıtılmadığını görmek için bu eski bitkilere ait daha fazla kısımlar bulmayı ummaktadırlar.

Bryofit Gametofitleri

İletim demetli bitkilerin aksine, Bryophyta şubesinin üçünde de haploid gametofitler yaşam döngüsünde baskın evreyi oluşturur: Yani, , yapraksı karayosununun yaşam döngüsünde gösterildiği **Şekil 29.8**'deki gibi, gametofitler çoğunlukla sporofitlerden daha büyüktürler ve daha uzun yaşarlar. Sporofitler tipik olarak belirli dönemlerde bulunurlar.

Bryophyta sporları, nemli toprak ya da ağaç kabuğu gibi uygun bir ortama ulaşınca çimlenerek gametofite dönüşür. Örneğin, çimlenen yapraksı karayosunu sporları, yeşil ve dallanmış, tek hücre kalınlığında filament (iplikçik) kütlesi üretir. Bu yapı protonema (çoğulu, *protonemata*; yunanca *proto*, ilk gerçek ve *nema* ise iplikler anlamındadır) olarak isimlendirilir. Bir protonemanın yüzey alanı su ve minerallerin absorbsiyonunu arttıracak şekilde genişlemiştir. Protonema, uygun koşullarda bir ya da birden fazla "tomurcuk" üretir. (İletim demetsiz bitkilerden söz ettiğimizde, iletim demetli bitkilerin tomurcukları, gövdeleri ve yapraklarına benzeyen yapılar için tipik olarak tırnak işareti kullanırız. Çünkü bu terimler iletim demetli bitki organlarını ifade ederler). Tomurcuk şeklindeki bu filizlerin her biri bir apikal meristeme sahiptir. Apikal meristem gamet oluşturan bir yapı oluşturur. Bu yapı, **gametofor** ("gamet taşıyan") olarak isimlendirilir. Bir protonema ile bir ya da daha fazla gametofor bir araya gelerek bir yapraksı karayosununun vücudunu oluşturur.

Genel olarak bryofit gametofitleri toprağı örten halılar oluşturur. Bunun nedeni, kısmen, vücut kısımlarının uzun bir bitkiyi taşımak için çok ince olmasıdır. Pek çok bryofitin boy uzunluğu üzerindeki ikinci bir kısıtlama, su ve besin maddelerinin uzun mesafelere taşınmasını sağlayan iletim dokusunun bulunmayışıdır (Bryofit organlarının küçük ve ince yapılı olması, özelleşmiş iletim dokusu olmaksızın, maddelerin kısa mesafeli dağıtımını sağlar). Bununla birlikte, bazı yapraksı karayosunlarının "gövdelerinin" merkezinde iletim dokuları bulunur. Bu nedenle, bu yapraksı karayosunlarından bazıları 2 m'ye kadar boylanabilir. Filogenetik analizler, bunlarda ve diğer bazı bryofitlerde, iletim demetli bitkilerinkine benzeyen iletim dokularının, konvergent evrimin sonucunda bağımsız olarak geliştiğini göstermektedir.

▼ **Şekil 29.8 Yapraksı bir karayosunun yaşam döngüsü.**

? *Bu şekilde, yumurtayı dölleyen sperm hücresi kalıtsal olarak yumurtadan farklımıdır? Açıklayınız.*

❶ Sporlar ipliksi protonemalara dönüşür.

❷ Haploid protonema mitozla bölünen "tomurcukları" üretir ve gametoforlara dönüşür.

"Tomurcuk"

Erkek gametofit (*n*)

Anteridiyumlar

Sperm

❸ Yumurtaya ulaşmak için, spermin nemli bir film üzerinde yüzmesi gerekir.

Anahtar

Haploid (*n*)

Diploid (2*n*)

Protonemata (*n*)

"Tomurcuk"

Yumurta

Sporlar

Gametofor

Dişi gametofit (*n*)

Arkegoniyumlar

Spor saçılımı

❼ Mayoz oluşur ve haploid sporlar kapsülde gelişirler. Kapsül olgunlaşınca, kapak kısmı patlar ve sporlar serbest kalır.

Rizoid

Peristom

Sporangiyum

MAYOZ

❺ Sporofit, arkegoniyumdan çıkan, uzun bir sap (seta) şeklinde büyür.

DÖLLENME

(arkegoniyumun içinde)

Seta

Kapsül (sporangiyum)

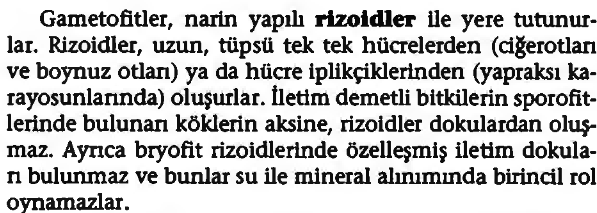
Olgun sporofit

Ayak

Zigot (2*n*)

Embriyo

Arkegoniyum



Peristomlu bir kapsül (LM)

Genç sporofit (2*n*)

Dişi gametofitler

❹ Zigot, sporofit bir embriyoyu oluşturur.

❻ Ayak kısmı ile yere tutunan sporofit, gereksinim duyduğu besin maddeleri açısından gametofite bağımlıdır.

Gametofitler, narin yapılı **rizoidler** ile yere tutunurlar. Rizoidler, uzun, tüpsü tek tek hücrelerden (ciğerotları ve boynuz otları) ya da hücre iplikçiklerinden (yapraksı karayosunlarında) oluşurlar. İletim demetli bitkilerin sporofitlerinde bulunan köklerin aksine, rizoidler dokulardan oluşmaz. Ayrıca bryofit rizoidlerinde özelleşmiş iletim dokuları bulunmaz ve bunlar su ile mineral alımımında birincil rol oynamazlar.

Gametofitler birden fazla gametangiyum oluşturabilir. Bunların her biri gamet oluşturur ve koruyucu bir doku ile örtülmüştür. Arkegoniyumların her biri bir yumurta üretirken, her bir anteridiyum pek çok sperm üretir. Bryofitlerin bazı gametofitleri çift eşeylidir. Fakat yapraksı karayosunlarında arkegoniyum ve anteridiyum tipik olarak birbirinden ayrı dişi ve erkek gametofitler tarafından taşınır. Kamçılı sperm bir su filminin üstünde yüzerek yumurtaya ulaşır. Ulaştıktan sonra, kimyasal cezp edicilere yanıt olarak arkegoniyuma girer. Yumurtalar serbest bırakılmayıp arkegoniyumun kaidesinde kalırlar. Döllenme sonrası embriyolar arkegoniyumların içinde tutulurlar. Plasentaya ait transfer hücreleri, embriyolar sporofitlere dönüşmesi sırasında, onlara besin maddelerinin ulaştırılmasına yardım eder.

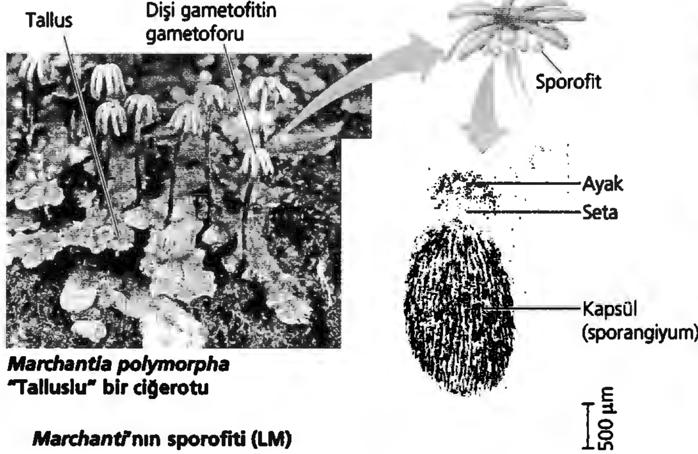
Bryophyte spermi yumurtaya ulaşmak için tipik olarak bir su filmine gereksinim duyar. Bu gereksinim göz önüne alındığında, pek çok bryophyte türünün nemli habitatlarda yaşaması şaşırtıcı olmaz. Ayrıca, spermin yumurtaya ulaşmak için suda yüzüyor olması, erkek ve dişi gametofitleri birbirinden ayrı olan türlerde (yapraksı karayosunlarını büyük bir kısmı), bireylerin birbirine yakın olması halinde, eşeyli üremenin daha başarılı olmasını sağlar.

▼ **Şekil 29.9**

İnceleme Bryofit Çeşitliliği

Ciğerotları (Şube Hepatophyta)

Bu şube, yaygın ve bilimsel simini (Latince *hepaticus* karaciğer anlamına gelir), aşağıda gösterilen, *Marchantia* gibi üyelerinin, karaciğere benzeyen gametofitlerinden alır. Ortaçağ'da bu bitkilerin şekilleri, bitkilerin karaciğer hastalıklarının tedavisinde yardımcı olabileceklerinin bir işareti olarak görülmüştür. *Marchantia* gibi bazı ciğerotları, gametofitlerinin yassılaşmış şekilleri nedeniyle, "thalloid" olarak tanımlanır.(28. Bölümden, çok hücreli bir algin yapısının tallus olarak isimlendirildiğini hatırlayınız.). *Marchantia*'nın gametangiyumları, minyatür ağaçlar gibi, gametoforlar üzerinde yükselirler. Oval ya da yuvarlak bir kapsüle sahip, kısa bir setalı (sap) olan sporofitler, ancak bir büyüteç yardımıyla görülebilirler. Aşağıdaki, *Plagiochilla* gibi diğer ciğerotları ise, yapraksı olarak isimlendirilir. Çünkü bu bitkinin gövde benzeri gametofitlerinde pek çok yapraksı çıkıntı bulunur. Yapraksı ciğerotu türünün sayısı thalloid ciğerotlarından fazladır.



Marchantia polymorpha
"Talluslu" bir ciğerotu

***Marchanti*'nın sporofiti (LM)**

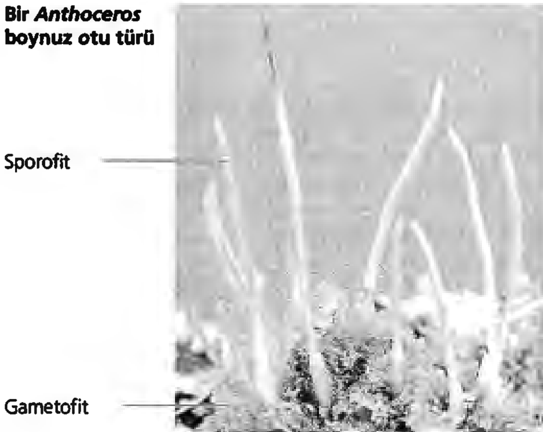


"Yapraksı" bir ciğerotu, *Plagiochilla deltoidea*

Boynuz otları (Şube Anthocerophyta)

Bu şube, genel ve bilimsel ismini (Yunanca'da *keras*, boynuz anlamındadır), uzun ve iki ucu kapalı sporofitten alır. Tipik bir sporofit yaklaşık 5 cm kadar uzayabilir. Bir ciğerotu ya da yapraksı karayosunun sporofitinin aksine, bir boynuz otunun sporofiti sapsız olup, sadece bir sporangiyumdan oluşmuştur. Sporangiyum, boynuzun ucundan başlayarak parçalanıp açılır ve olgun sporlar serbest kalırlar. Çoğunlukla 1-2 cm büyüklüğünde olan gametofitler çoğunlukla yatay büyürler. Gametofitlere tutunmuş çok sayıda sporofit bulunur. Boynuz otları, genellikle, toprakları nemli, açık alanlara yerleşen ilk türler arasındadır; azot fikse eden siyanobakteri ile simbiyotik bir ilişki kurabilmeleri, bunu gerçekleştirmelerine yardımcı olur (bu tür alanlarda genellikle azot yetersizdir).

Bir *Anthoceros* boynuz otu türü

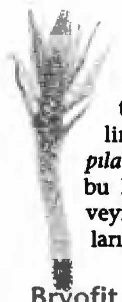


Yapraksı karayosunları (Şube Bryophyta)

Boyları 1 mm den daha kısa olabilen ya da 2m uzayabilen yapraksı karayosunu gametofitleri, türlerin çoğunda 15 cm'den daha kısadır. Aşina olduğunuz yapraksı karayosunlarının oluşturduğu halı şeklindeki örtü, başlıca gametofitlerden oluşur. Bu bitkilerin "yaprak" ayaları genellikle tek hücre kalınlığındadır. Fakat, yapraksı karayosunu (alttaki, *Polytrichum*) ve yakın akrabaları, üstü kutiküla ile örtülmüş ve bombeli olan, daha gelişmiş yapraklar taşıyabilir. Yapraksı karayosunu sporofitleri tipik olarak uzamıştırlar. Uzunlukları 20 cm olabilen bu sporofitler çıplak gözle görülebilirler. Genç iken yeşil ve fotosentetik olsalar da, sporlarını yaymaya hazır hale geldiklerinde bronzlaşır ve kahverengileşirler.



Tüylü şapkalı, yapraksı karayosunu, *Polytrichum commune*



Pek çok bryofit türü çeşitli eşeysiz üreme yöntemleriyle yerel bir bölgede birey sayısını artırabilir. Örneğin, bazı yapraksı karayosunları *kuluçka yapıları* oluşturarak eşeysiz ürerler. Ana bitkiden ayrılan bu küçük bitkicik formundaki kuluçka yapıları ebeveynlerinin yeni ve kalıtsal olarak aynısı olan kopyaları şeklinde büyürler.

Bryofit Sporofitleri

Bryofitlerin sporofitleri gençlik evresinde çoğunlukla yeşil ve fotosentetik olsalar da, bağımsız yaşayamazlar. Gametofitler gametofitin üzerinde yaşarlar. Çünkü, şekerleri, amino asitleri, mineralleri ve suyu, ebeveynleri olan gametofitten absorbe ederler. Bryofitler, günümüzde yaşayan bütün bitki grupları içinde en küçük sporofitlere sahiptirler. Bu özellik, daha büyük sporofitlerin, iletim demetli bitkilerde sonradan oluştuğu hipotezini desteklemektedir. Tipik bir bryofit sporofiti bir ayak, bir seta (sap) ve bir sporangiyumdan oluşur. Arkegoniyuma gömülmüş olan **ayak**, gametofitten besin maddelerini absorblar. **Seta** (çoğulu, *setae*) ya da sap, bu maddeleri sporangiyuma iletir. Aynı zamanda **kapsül** olarak isimlendirilen sporangiyum, bu besin maddelerini mayoz ile sporların üretiminde kullanır. Bir kapsül 50 milyon spor üretebilir.

Yapraksı karayosunlarının çoğunda seta uzayarak kapsülün yükselmesini sağlar. Böylece sporların dağılımı artar. Tipik olarak, kapsülün üst kısmı halka şeklindedir. Bu halka şeklindeki yapı, **peristom** olarak bilinen, iç içe geçmiş diş benzeri yapılardan oluşur (bakınız Şekil 29.8). Bu "dişler" kurak koşullar altında açılır ve nemli koşullarda ise yeniden kapanırlar. Bu özellik, sporların, onları uzun mesafelere taşıyabilen periyodik rüzgarlarla göreceli olarak serbest kalmalarını sağlar.

Yapraksı karayosunları ve boynuz otu sporofitleri genellikle ciğerotlarınınkinden daha büyüktür ve daha fazla gelişmiştir. Hem yapraksı karayosunları ve hem de boynuz otu sporofitleri, iletim demetli bütün bitkilerde bulunan ve **stomalar** (tekili *stoma*) olarak isimlendirilen özelleşmiş porlara sahiptir. Bu porlar, dış hava ile sporofitin iç kısmı arasında CO_2 ve O_2 alışverişine izin vererek fotosentezi destekler (bakınız Şekil 10.3). Stomalar, aynı zamanda, sporofitten suyun buharlaştığı başlıca yapılardır. Stomalar, sıcak ve kurak koşullarda su kaybını en aza indirmek için kapanırlar.

Yapraksı karayosunları ve boynuz otlarında bulunmasına karşın, ciğer otlarında bulunmayışları, stomaların evrimi ile ilgili üç hipotezi akla getirmektedir. Şekil 29.7'de görüldüğü gibi, eğer ciğerotları karasal bitkilerin en derin dallanmış soyu ise, stomalar, yapraksı karayosunları, boynuz otları ve iletim demetli bitkilerin atalarından kökenlenmiş olabilir. Eğer, boynuz otları en derin dallanmış soy ise, stomalar herhangi bir zamanda ortaya çıkmış ve daha sonra ciğer otu soyunda kaybolmuştur. Son olarak, eğer boynuz otları en dallanmış soy ve yapraksı karayosunları iletim demetli bitkilerin en yakın akrabaları ise, boynuz otları, stomalarını, yapraksı karayosunları ve iletim demetli bitkilerden bağımsız olarak kazanmış olabilir. Bu soru, bitki evriminin anlaşılması açısından önemlidir. Çünkü 36. Bölümde öğreneceğimiz gibi, stomalar iletim demetli bitkilerin başarısında yaşamsal rol oynamışlardır.

Bir önceki sayfada, **Şekil 29.9**'da, bryofit şubelerinde bazı gametofit ve sporofit örnekleri verilmiştir.

Yapraksı karayosunlarının Ekolojik ve Ekonomik Önemleri

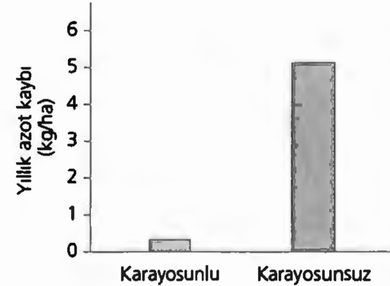
Çok hafif sporlarının rüzgarla dağılması, yapraksı karayosunlarının dünyanın her yanına yayılmasını sağlamıştır. Bu bitkiler nemli ormanlarda ve bataklıklarda özellikle yaygındır. Bazı yapraksı karayosunları çıplak ve kumlu topraklarda yayılış gösterir. Araştırıcılar, yapraksı karayosunlarının bu tür ortamlarda topraktaki azotun korunmasına yardım ettiklerini bulmuştur (**Şekil 29.10**). Kuzeyin kozalaklı ormanlarında, derimsi yapraklı karayosunu *Pleurozium* ekosistemde azot kullanılabilirliğini arttıran, azot fikse edici siyanobakterilere ev sahipliği yapmaktadır. Diğer yapraksı karayosunları dağ zirveleri, tundra ve çöller gibi aşırı ortamlarda yaşarlar. Pek çok yapraksı karayosunu çok soğuk veya kurak habitatlarda yaşayabilmektedir. Çünkü vücutlarındaki suyun büyük bir kısmını kaybetseler bile yaşamlarını sürdürebilmekte ve ortam tekrar nemlenince yeniden su kazanabilmektedirler. Bazı iletim demetli bitkiler belirli bir su kaybı altında yaşayabilmektedir.

▼ **Şekil 29.10** SORGULAMA

Bryofitler, üzerinde yaşadıkları topraktan anahtar özellikteki besin maddelerinin kaybını azaltabilir mi?

DENEY Genellikle, karasal ekosistemlerde topraklar, bitkinin normal büyüyebilmesi için gerekli azotça fakirdir. Allegheny College'den Richard Bowden, yapraksı karayosunu *Polytrichum*'un baskın olduğu ve toprağı kumlu olan bir ekosistemde azot girişleri (kazançlar) ve çıktılarını (kayıplar) ölçmüştür. Araştırıcı, yağış (nitrat, NO_3^- gibi çözünmüş iyonlar), biyolojik N_2 fiksasyonu ve rüzgarın etkisiyle biriken azot girişlerini ölçmüştür. Süzülen su (NO_3^- gibi çözünmüş iyonlar) ve gaz halindeki emisyonlar (bakterilerden açığa çıkan NO_2 gibi) ise, azot kayıpları olarak kaydedilmiştir. Bowden, *Polytrichum*'un yaşadığı ve uzaklaştırıldığı topraklardaki kayıpları çalışmaya başlamadan iki ay önce ölçmüştür.

BULGULAR Her yıl ekosisteme hektar başına toplam 10.5 kg girmiştir. Gaz halindeki emisyonlarla az miktarda (0.10 kg/ha.yıl) azot kaybolmuştur. Süzülmeye bağlı azot kayıplarını karşılaştırmalı olarak gösteren bulgular aşağıda verilmiştir.



SONUÇ *Polytrichum* isimli yapraksı karayosunu bu ekosistemde süzülmeyle oluşan azot kaybını önemli ölçüde azaltmıştır. Yapraksı karayosunun ekosistemi, her yıl toplam 10.5 kg/ha'lık azot girişinin %95'inden fazlasını korumuştur (sırasıyla sadece 0.1 kg/ha ve 0.3 kg/ha azot, gaz halindeki emisyonlar halinde ve süzülmeyle kaybolmuştur).

KAYNAK R. D. Bowden, Inputs, outputs and accumulation of nitrogen in an early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem. Ecological Monographs 61:207-223 (1991).

EĞER ÖYLE İSE? Polytrichum'un varlığı, bu yapraksı karayosunundan sonra kumlu topraklara yerleşen bitki türlerini nasıl etkileyebilir?

Bataklıklarda yaşayan bir yapraksı karayosunu cinsi olan *Sphagnum* ya da "turba karayosunu", kısmen parçalanmış organik maddenin genellikle başlıca bileşenidir. Bu organik madde **turba** olarak bilinir (**Şekil 29.11a**). Kalın bir turba tabakasına sahip bataklık bölgeler turbalık alan olarak isimlendirilirler. *Sphagnum*, kısmen, hücre çeperlerinde gömülü fenolik bileşikler nedeniyle kolayca parçalanmaz. Turbalık alanlardaki düşük sıcaklık, pH ve oksijen düzeyi de bu bataklıklardaki yapraksı karayosunlarının ve diğer organizmaların parçalanmasını geciktirir. Bunun sonucunda, bazı turbalıklarda binlerce yıldır korunmuş cesetler bulunur (**Şekil 29.11b**).

Uzun yıllardan beri Avrupa ve Asya'da bir yakıt kaynağı olan turbalar, özellikle İrlanda ve Kanada olmak üzere, günümüzde yakıt için hasat edilmektedir. Ayrıca, turba yosunu, bir toprak iyileştiricisi ve kargo sırasında, bitki köklerinin paketlenmesinde kullanışlıdır. Çünkü bu yosun büyük ve ölü hücrelere sahiptir.

Bu hücreler, suyun içinde, yapraksı karayosununun ağırlığının yaklaşık 20 katı kadar su absorblayabilir. Dünya'daki karaların %3'ünü örten turbalıklar, kabaca dünya topraklarındaki karbonun %30'unu içerirler: Küresel olarak, 450 milyar tonluk bir organik karbonun turba halinde biriktirildiği hesaplanmıştır. Bu karbon rezervleri, atmosferdeki CO_2 derişimlerinin kararlı hale gelmesine yardımcı olmaktadır (bakınız Bölüm 55). *Sphagnum*'un aşırı ölçüde hasat edilmesi, turbanın yararlı ekolojik etkilerini azaltabilir. Ayrıca, turbalarda birikmiş olan CO_2'nin serbest kalmasıyla küresel ısınmaya katkı yapabilir. Bundan başka, küresel sıcaklıkların yükselmeye devam etmesi halinde, bazı turbalıklarda su seviyesinin düşmesi beklenmektedir. Bu tür bir değişiklik, turbaların havayla temasını sağlayacak ve parçalanmasına neden olacaktır. Böylece, depolanmış daha fazla CO_2 serbest kalarak küresel ısınmaya daha fazla katkı yapacaktır. Küresel iklim üzerinde *Sphagnum*'un tarihsel ve beklenen etkileri, turbalıkları korumanın ve yönetmenin önemini göstermektedir.



(a) Bir turbalıktan hasat edilen turbalar



(b) *"Tollund adam"*, Milattan önce 100-405' yıllık eski bir mumya. *Sphagnum*'un neden olduğu asidik ve oksijence fakir koşullar, binlerce yıl insan vücudunu ve diğer hayvan vücutlarını korumuştur.

▲ **Şekil 29.11 *Sphagnum* ya da "turba yosunu", ekonomik, ekolojik ve arkeolojik önem gösteren bir karayosunudur.**

KAVRAM KONTROLÜ 29.2

1. Bryofitler diğer bitkilerden nasıl farklılık gösterirler?
2. Bryofitlerde yapının işlev ile uygunluğuna ilişkin üç örnek veriniz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Stomaların evrimi ile ilgili üç hipotez için Şekil 29.7'deki ağacın uygun bir şekilde değiştirilmiş bir versiyonu üzerinde stomaların sağladığı kazanç ve kayıpları etiketleyiniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 29.3

Eğreltiler ve iletim demetli diğer tohumsuz bitkiler, boyları uzayan ilk bitkilerdir

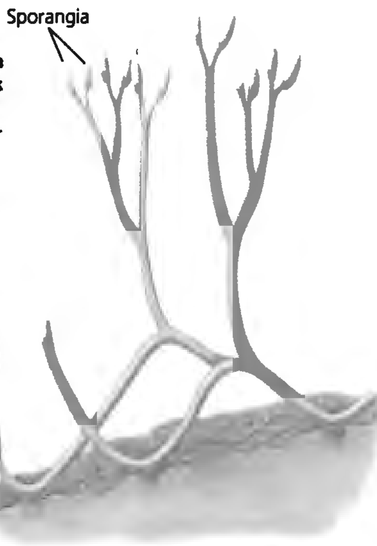


Bitki evriminin ilk 100 milyonluk döneminde, bryofitler ve bryofit benzeri bitkiler, ilk baskın bitki örtüsünü oluşturmuştur. Fakat günümüzde karaların çoğunda iletim demetli bitkiler baskın hale gelmişlerdir. Fosil ve yaşayan iletim demetli tohumsuz bitkiler, Devoniyen ve Karbonifer dönemlerinde bitki evrimine ilişkin bir bakış açısı kazandırabilirler. İletim demetli bitkiler, bu iki dönemde çeşitlenmeye başlamışlardır. Fakat o dönemde tohumlu bitkilerin pek çok grubu henüz ortaya çıkmamıştır. Kibrit otları, eğreltiler ve iletim demetli diğer tohumsuz bitkilerin fosilleri, bu bitkilerin Devoniyene kadar iyi gelişmiş bir iletim sistemine sahip olduklarını göstermektedir. Göreceğimiz gibi, bu evrimsel yenilik, iletim demetli bitkilerin, bryofitlere ait emsallerine göre, boylarının daha fazla uzamasını sağlamıştır. Bununla birlikte, iletim demetsiz bitkilerde olduğu gibi, eğreltilerin ve iletim demetli diğer tohumsuz bitkilerin spermleri kamçılı olup, yumurtaya ulaşmak için bir su filminin üzerinde yüzmeleri gerekir. Günümüzde, kısmen, bu yüzen spermler nedeniyle, iletim demetli tohumsuz bitkiler nemli ortamlarda en yaygındırlar.

İletim demetli bitkilerin Kökenleri ve Özellikleri

Günümüz iletim demetli bitkilerin öncüllerinin fosilleri yaklaşık 425 milyon yıllıktır. İletim demetsiz bitkilerin aksine, bu türler beslenmek için dallanmış sporofitlere sahiptirler. Bu sporofitler gametofitlerden bağımsız idi (**Şekil 29.12**). İletim

► **Şekil 29.12 *Aglaophyton major*, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerin çok eski bir akrabası.** 405 milyon yıllık fosillere dayanan bu çizim, dikotomik dallanma gösterir (Y şeklinde). Bu dalların ucunda sporangiyumlar bulunur. Sporofitin dallanması, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkileri karakterize etmektedir. Fakat, günümüzdeki iletim demetsiz bitkilerde (bryofitlerde) bu tür bir dallanma görülmez.



demetli bitkilerin bu ataları sadece 15 cm uzunlukta olsalar da, dallanmış olmaları, çok sayıda sporangiyuma sahip, daha karmaşık yapıların oluşmasını sağlamıştır. Bitkilerin yapıları giderek geliştikçe, olasılıkla, yer ve güneş ışığı için rekabet artmıştır. Göreceğimiz gibi, bu tür bir rekabet, iletim demetli bitkilerde evrimleşmeyi fazlaca teşvik etmiş olabilir.

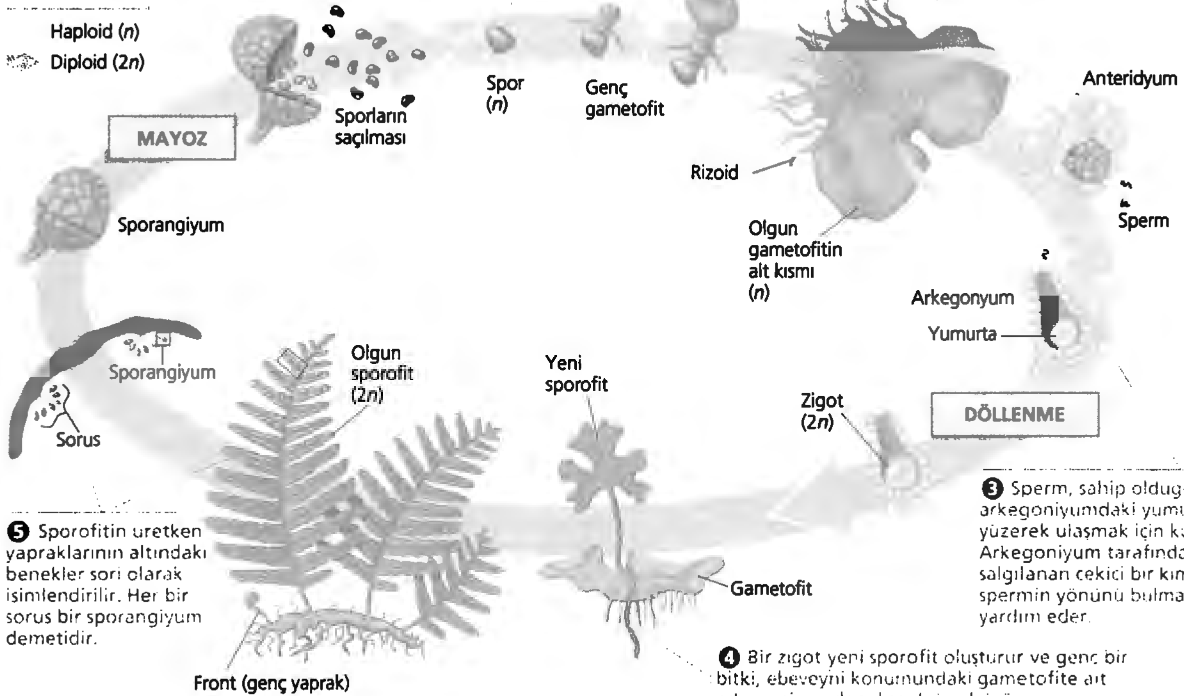
İletim demetli bitkilerin ataları, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerde, ortaya çıkmış bazı karakterlere önceden sahiptiler. Fakat bu bitkilerde, kökler ve diğer bazı adaptasyonlar bulunmamaktaydı. Bu kısımda, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerin temel özellikleri açıklanacaktır: sporofitin baskın olduğu yaşam döngüleri, ksilem ve floem olarak isimlendirilen iletim dokularında taşınım ve sporofiller olarak isimlendirilen spor taşıyan yapraklar dahil, iyi gelişmiş kökler ve yapraklar.

Sporofitin Baskın Olduğu Yaşam Döngüleri

Fosiller, iletim demetli bitkilerin atalarındaki gametofit ve sporofitlerin yaklaşık eşit büyüklükte olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerin döl almaşlarında sporofit (diploid) döl daha büyük ve daha gelişmiştir (**Şekil 29.13**). Örneğin eğreltilerde, hepimizin bildiği yapraksı bitki, bir sporofittir. Genellikle

▼ **Şekil 29.13 Bir eğreltinin yaşam döngüsü**

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer bir eğreltide, spermleri rüzgarla yayma yeteneği gelişmiş olsaydı, eğreltinin yaşam döngüsü nasıl etkilenirdi?*



toprağın üstünde ya da hemen altında büyüyen, küçük yapılı eğrelti gametofitlerini bulmak için yere çömelerek dikkatlice toprağı incelemelisiniz. Bu şansı buluncaya değin, Şekil 29.13'teki, iletim demetli tohumsuz bitkilerde sporofitin baskın olduğu yaşam döngüsünü inceleyebilirsiniz. Şekilde örnek olarak bir eğrelti kullanılmıştır. Daha sonra, genelleme yapmak için, bu yaşam döngüsünü Şekil 29.8 ile karşılaştırabilirsiniz. Şekil 29.8'de tipik bir yapraksı karayosunu ve iletim demetsiz diğer bitkilerde gametofitin baskın olduğu yaşam döngüsü verilmiştir. Bölüm 30'da, tohumlu bitkilerin evrimi sırasında gametofitin daha da indirgendiğini göreceksiniz.

Ksilem ve Flöemde Taşınım

İletim demetli bitkilerde iki tip iletim dokusu bulunur: ksilem ve flöem. Su ve minerallerin büyük bir bölümünü **ksilem** iletir. İletim demetli bitkilerin büyük bir bölümünün ksileminde trakeidler bulunur. Trakeidler. köklerden üst kısımlara su ve mineralleri taşıyan tüp şeklindeki hücrelerden oluşur (Şekil 35.10). (Trakeidler küçük sucul bir angiosperm olan *Wolffia* gibi bazı oldukça özelleşmiş türlerde ortadan kalkmıştır). İletim demetsiz bitkilerde trakeidler bulunmadığından, iletim demetli bitkilerde bazen trakeofitler olarak isimlendirilirler. İletim demetli bitkilerde su ileten hücreler *ligninleşmiştir;* yani, hücre çeperleri **lignin** isimli polimer tarafından zenginleştirilmiştir. **Flöem** olarak isimlendirilen doku, tüpler şeklinde düzenlenmiş hücrelerden oluşmuştur. Flöem, şekerleri, amino asitleri ve diğer organik ürünleri dağıtır (bakınız Şekil 35.10).

Ligninleşmiş iletim dokusu, iletim demetli bitkilerin boylarının uzamasını sağlamıştır. Bu bitkilerin gövdeleri, yerçekimine karşı gerekli desteği sağlayabilecek sağlamlığı kazanarak, su ve mineralleri toprak üstü kısımlara taşıyabilmiştir. Uzun boylu bitkiler, aynı zamanda, fotosentez için gerekli güneş ışığını almak için kısa boylu bitkileri rekabet sonucu elemişlerdir. Ayrıca, uzun boylu bitkiler sporlarını, kısa boylu bitkilere göre, daha uzaklara yayılabilmiştir. Bu da, uzun boylu bitkilerin hızlı bir şekilde yeni ortamlara yerleşmelerini sağlamıştır. Sonuç olarak, boyun uzaması, nadiren 20 cm'den fazla büyüyen iletim demetsiz bitkilere göre, iletim demetli bitkilere rekabette avantaj sağlamıştır. Aynı zamanda, iletim demetli bitkiler arasında da rekabet artmıştır. Bunun sonucunda, doğal seçilim, daha uzun boylu büyüme formlarına avantaj sağlamıştır- yaklaşık 385 milyon yıl önce ilk ormanlarda oluşan ağaçlar gibi.

Köklerin Evrimi

Ligninleşmiş iletim dokusu, toprak altına da avantaj sağlar. Bryofitlerde görülen rizoidlerin yerine, hemen hemen iletim demetli bütün bitkilerin sporofitlerinde kökler oluşmuştur. **Kökler** topraktan su ve mineralleri absorblayan organlardır. Ayrıca, iletim demetli bitkinin toprağa tutunmasını ve sürgün sisteminin boylanmasını sağlarlar.

Günümüzde yaşayan bitkilerin kök dokuları, ilk iletim demetli bitkilerin fosillerindeki gövde dokuları ile yakın benzerlik göstermektedir. Bu nedenle, kökler, çok eski iletim demetli bitkilerde, gövdelerin toprak altı kısımlarının en altından gelişmiş olabilirler. Köklerin, iletim demetli bütün bitkilerin çok eski yaşlı ortak bir atasından, sadece bir seferde mi, yoksa farklı soylarda, birbirinden bağımsız olarak mı ortaya çıktığı belirsizdir. Her ne kadar, iletim demetli bitkilerin bu soylarının günümüzde yaşayan üyelerinin köklerinde pek çok benzerlik bulunsa da, fosil kanıtlar konvergent bir evrimi göstermektedir. Örneğin, en eski kibrit otu fosillerinde, 400 milyon yıl öncesine ait kökler ortaya çıkmıştır. O dönemde, eğreltilerin ve tohumlu bitkilerin atalarında kökler bulunmamaktaydı. İletim demetli bitkilerin farklı türlerinde kök gelişimini kontrol eden genlerin çalışılması bu sorunun çözümüne yardımcı olabilir.

Yaprakların Evrimi

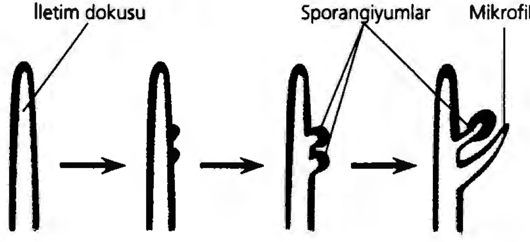
Yapraklar bitkinin yüzey alanını artırır ve iletim demetli bitkilerin fotosentez yapan başlıca organı olarak iş görür. Büyüklük ve gelişmişlik açısından, yapraklar ya mikrofiller ya da megafiller olarak isimlendirilirler. Kibrit otlarının (günümüz iletim demetli bitkilerinin en eski soyu) tamamında -ve sadece kibrit otlarında - **mikrofiller** bulunur. Mikrofiller, küçük ve çoğunlukla tek bir iletim dokusunun desteklediği iğne şeklindeki yapraklardır. Yaklaşık diğer bütün iletim demetli bitkiler megafillere sahiptirler. **Megafiller,** çok dallanmış iletim demetli yapraklardır; birkaç tür megafillerden türemiş olduğu görülen indirgenmiş yapraklara sahiptir. Mikrofillerden tipik olarak daha büyük oldukları için böyle isimlendirilen megafiller, fotosentezdeki üretimi, mikrofillerden daha fazla destekler. Çünkü bunlar, ağ oluşturan damarların servis verdiği daha geniş bir yüzey alanına sahiptirler. Mikrofiller ilk olarak 410 milyon yıllık fosil kayıtlarında, buna karşılık megafiller ise Devoniyenin sonuna doğru, yaklaşık 370 milyon yıl önce ortaya çıkmışlardır.

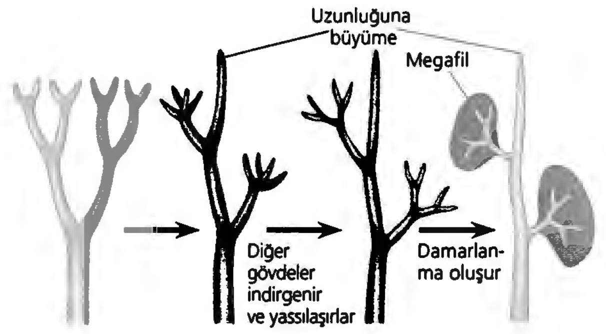
Yaprağın evrimi ile ilgili bir modele göre, sporangiyumlardan türemiş mikrofiller gövde tarafında yer almışlardır **(Şekil 29.14a).** Buna karşın, megafiller bir gövdeye çok yakın uzanan dal serilerinden kökenlenmiş olabilirler. Bu dallardan biri yukarı doğru büyüdükçe ya da yükseğe çıktıkça, diğerleri, yani alttaki dallar yassılaşmış ve birbiri ile birleşerek bir ağ oluşturmuşlardır. Böylece, bu birleşmiş dallar bir yaprağa dönüşmüşlerdir. Bu yaprak, o dalların üstündeki bir dala tutunmuştur **(Şekil 29.14b).** Bilim insanları yaprakların kökenini daha iyi anlamak için, yaprak gelişiminin genetik kontrolünü araştırmaktadırlar.

Sporofiller ve Spor Varyasyonları

Sporofillerin ortaya çıkışı bitki evriminde bir kilometre taşıdır. Sporofiller, sporangiyumları taşıyan, değişime uğramış yapraklardır. Sprorofillerin yapısı büyük değişiklik gösterir. Örneğin, eğrelti sporofilleri genellikle sprofillerin alt tarafında, **sori** (tekili, *sorus*) olarak bilinen sporangiyum demetlerini oluşturur **(Şekil 29.13).** Pek çok kibrit otunda ve gymnospermde, sporofil grupları kozalak benzeri yapılar oluşturur. Bu yapılar **strobili** olarak isimlendirilirler (tekili, *strobilus;* Yunanca *strobilos,* kozalak anlamındadır). Bölüm 30'da, sporofillerin gymnospermlerde strobiliyi nasıl oluşturduklarını ve angiosperm çiçeklerinin kısımlarını görebilirsiniz.

İletim demetli tohumsuz bitkilerin çoğu **homosporiktir**: bu bitkiler, tek tip spor üreten tek tip sporofite sahiptirler. Tipik olarak, spor, pek çok eğreltide olduğu gibi, çift eşeyli gametofite dönüşür. Buna karşılık, **heterosporik** bir türde iki tip sporangiyum bulunur. Bu tür, iki fark-





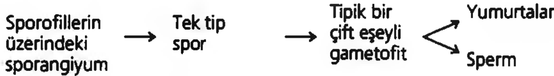
(a) Lycofitlerinki gibi **mikrofiller** sporangiyumlardan türemiş olabilirler. Bu sporangiyumlar tek, dallanmamış iletim dokusu ile desteklenmiştir (enine kesitte gösterilmiştir)

(b) Dallanmış iletim sistemine sahip olan **megafiller**, dallanmış gövdelerin birleşmesiyle ortaya çıkmış olabilir.

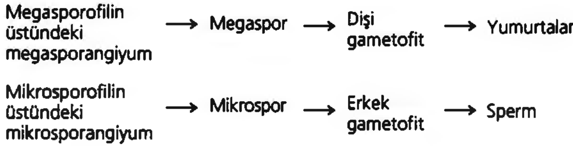
▲ **Şekil 29.14 Yaprakların evrimi ile ilgili hipotezler.**

lı tip spor üretir: Megasporofillerin üzerindeki megasporangiyum, **megasporları** üretir. Megasporlar dişi gametofite dönüşür. Mikrosporofiller üzerindeki mikrosporangiyum, nispeten daha küçük olan **mikrosporları** üretir. Mikrosporlar erkek gametofitleri oluşturur. Bütün tohumlu bitkiler ve iletim demetli birkaç bitki heterosporiktir. Aşağıdaki diyagramda iki durum karşılaştırılmıştır:

Homosporik spor üretimi



Heterosporik spor üretimi



İletim Demetli Tohumsuz Bitkilerin Sınıflandırılması

Daha önce belirttiğimiz gibi, biyologlar günümüzde yaşayan iletim demetli tohumsuz bitkilerin iki kladını kabul etmektedirler: kibrit otları, (şube Lycophyta) ve pterofitler (şube Pterophyta). Kibrit otları kurtayaklarını, başaklı karayosunlarını ve *İsoetes* cinsine ait türleri içerirler. Pterofitler ise, eğreltileri, atkuyruklarını ve kibrit otlarını ve akrabalarını içermektedirler. Görünüşleri farklı olduğundan, eğreltiler, atkuyrukları ve kibrit otları uzun süredir ayrı bir şube olarak kabul edilmişlerdir: şube Pterophyta (eğreltiler), şube Sphenophyta (atkuyrukları) ve şube Psilophyta (kibrit otları ve akraba cinsler). Bununla birlikte, son yapılan moleküler karşılaştırmalarda, bu üç grubun, birlikte bir klad oluşturdukları konusunda ilişkin inandırıcı kanıtlar elde edilmiştir. Buna uygun olarak, bizim bu kitapta yaptığımız gibi, şu an pek çok sistematikçi bu bitkileri şube Pterophyta olarak sınıflandırmaktadır. Diğer sistematikçiler ise, bu grupları, bir klad içersindeki üç ayrı şube olarak ayırmaktadırlar.

Bir sonraki sayfadaki **Şekil 29.15**'te iletim demetli tohumsuz bitkilerin iki ana grubu tanımlamıştır.

Şube Lycophyta: Kulüp Karayosunları, Başaklı Karayosunları ve İsoetes Türleri

İletim demetli bitkilerin en eski grubunu oluşturan lycofitlerin günümüzde yaşayan türleri en etkileyici geçmişi olan reliktlerdir. Karbonifer dönemine kadar (299-359 milyon yıl önce), lycofitlerin evrimsel soyunda küçük otsu bitkiler ve dev ağaçlar bulunuyordu. Bu ağaçların boyları 2 m ila 40 m arasında değişmekteydi. Dev lycofit ağaçları nemli bataklıklarda milyonlarca yıl yaşamıştır. Fakat Karbonifer döneminin sonunda, dünya iklimi kuraklaşınca, bu ağaçlar ortadan kalkmıştır. Günümüzde yaşayan küçük lycofitler yaklaşık 1.200 tür ile temsil edilmektedir. Bazıları, yaygın olarak, kurtayakları ve atkuyrukları olarak isimlendirilse de, gerçek yapraksı karayosunu değillerdir (daha önce tartıştığımız gibi, iletim demetsiz bitkiler).

Şube Pterophyta: Eğreltiler, Atkuyrukları, Kibrit otları ve Akrabaları

Eğreltiler, Devoniyendeki atalarından yaygın olarak açılmışlar ve Karbonifer'de dev bataklık ormanlarında kibrit otları ve atkuyrukları ile birlikte yaşamışlardır. Günümüzde, iletim demetli tohumsuz bitkilerin en yaygın olanlarıdırlar. 1200'den fazla tür içerirler. Tropiklerde en çeşitli olsalar da, eğreltilerin çoğu ılıman ormanlarda yaşarlar. Hatta kurak ortamlara uyum sağlamış türler de vardır.

Daha önce belirtmiş olduğumuz gibi, eğreltiler ve diğer pterofitler, kibrit otlarına göre, tohumlu bitkilerle daha yakın akrabadırlar. Bu nedenle, pterofitler ve tohumlu bitkiler, lycofitlerde bulunmayan özellikleri paylaşırlar. Örneğin uzunluğuna büyüme (bakınız Şekil 29.14b), megafil yapraklar ve bir kökün uzun ekseni boyunca çeşitli noktalarda dallanabilen kök-

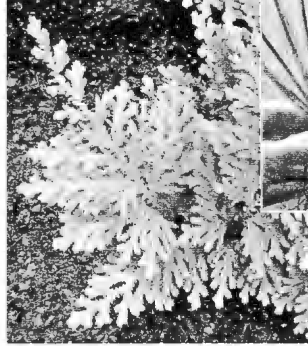
▼ **Şekil 29.15**

İnceleme İletim Demetli Tohumuz Bitkilerin Çeşitliliği

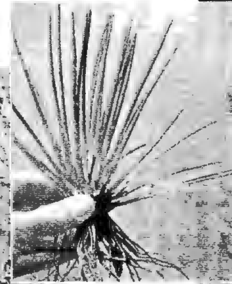
Lycofitler (Şube Lycophyta) (Kibrit otları)

Lycofitlerin çoğu tropik ağaçlarda epifit olarak büyür. Epifitler, parazit olmaksızın diğer bitkileri substrat olarak kullanan bitkilerdir. Diğer türler ılıman ormanların tabanında büyür. Bazı türlerde, çok küçük gametofitler toprak üstünde büyür ve fotosentez yapar. Diğerleri ise toprak altında yaşar ve simbiyotik funguslar tarafından beslenir.

Sporofitler, dikotomik dallı kökler üreten sarılıcı gövdelerin yanı sıra, çok sayıda küçük yaprağı olan dik gövdelere sahiptir. *Selaginella* türleri genellikle çoğunlukla nispeten küçük olup, çoğunlukla yatay büyür. Kurtayakları ve *Selaginella* türlerinde sporofiller, golf sopasına benzeyen kozalaklar (strobili) halinde demet oluşturur. İsimlerini yapraklarından alan kibrit otları tek bir cinsi oluşturur. Bunların üyeleri bataklık alanlarda ya da suya batık sucul bitkileri olarak yaşar. Kibrit otlarının hepsi homosporiktir. Buna karşılık *Selaginella*'lar ve kurtayakları heterosporiktir. Bulutlar halinde yayılan kurtayaklarının sporları yağca zengindir. Sihirbazlar ve fotoğrafçılar, bu bitkileri bir zamanlar duman ya da ışık flaşı oluşturmada kullanmışlardır.



***Selaginella moellendorffii*, bir başak karayosunu**



***Isoetes gunnii*, bir kurtayağı**

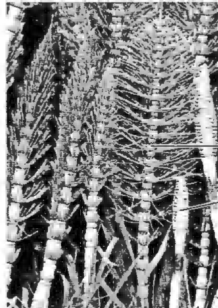


***Diphasiastrum tristachyum*, bir kibrit otu**

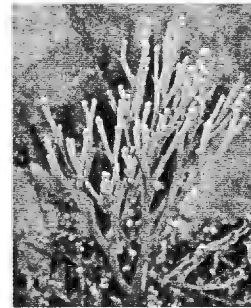
Pterofitler (Şube Pterophyta)



***Athyrium filix-femina*, hanım eğreltisi**



***Equisetum arvense*, tarla atkuyruğu**



***Psilotum nudum*, bir süpürge eğreltisi**

Eğreltiler

Lycofitlerin (kibrit otlarının) aksine, eğreltiler megafillere sahiptirler (bakınız Şekil 29.14b). Sporofitlerin gövdeleri tipik olarak yatay uzanır. Bu gövdeler frontlar olarak isimlendirilen büyük yapraklar oluştururlar. Frontlar, yaprakçıklara ayrılırlar. Bir frontun ucu bukleli olup, sarılmış uç kısım açıldığında büyür.

Hemen hemen bütün türler homosporiktirler. Bazı türlerde gametofit, genç sporofit kendisi ile bağlantıyı kesince, kurur ve ölür. Türlerin çoğunda, sporofitler yay şeklindeki aygıtları olan saplı sporangiyuma sahiptir. Bu sporangiyumlar sporları birkaç metreye fırlatabilir. Havada dolaşan sporlar uzaklara taşınabilir. Bazı türler bitkinin yaşamı boyunca bir trilyondan daha fazla spor üretebilir.

Atkuyrukları

Grup, ismini gövdelerin fırça şeklinde olmasından alır. Gövdelerin dokusu pütürlü olduğundan, geçmişte çanak ve çömleklerin "ovulmasında" kullanılmışlardır. Bazı türler, ayrı, verimli (kozalak taşıyan) ve vejetatif gövdelere sahiptir. Atkuyrukları homosporiktir. Kozalakları, iki eşeyli gametleri oluşturan sporları serbest bırakır.

Atkuyrukları, aynı zamanda, arthrofitler ("eklemli bitkiler") olarak ta isimlendirilir. Çünkü gövdeleri eklemlidir. Her bir bağlantı noktasından (eklem) küçük yaprakların oluşturduğu halkalar ve dallar çıkar. Fakat, gövde fotosentez yapan başlıca organdır. Büyük hava kanalları köklere oksijen taşır. Kökler genellikle içi suyla dolmuş topraklarda yaşar.

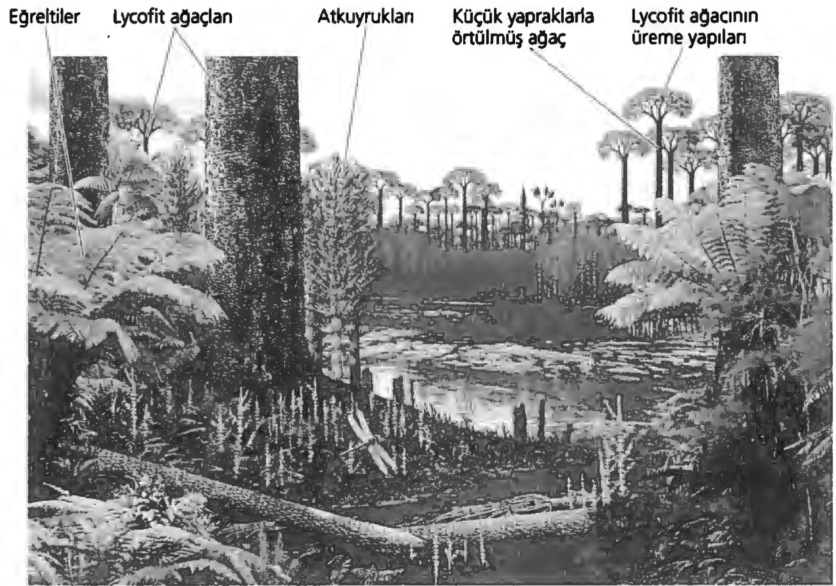
Süpürge eğreltisi ve Akrabaları

İletim demetli ilksel bitkilerin fosilleri gibi, süpürge eğreltisinin sporofitleri (*Psilotum* cinsi) dikotomik dallanmış gövdelere sahiptir. Fakat kökler bulunmaz. Gövdelerde pulsu çıkıntılar bulunur. Bu çıkıntılarda iletim dokusu yoktur ve yaprakların evrimsel olarak indirgenmesi sonucu oluşmuş olabilirler. Bir gövdenin üstündeki her bir sarı topuz, birleşmiş üç sporangiyumdan oluşmuştur. Süpürge eğreltilerinin akrabası olan ve sadece Güney Pasifik'te yaşayan *Tmesipteris* cinsinde de kökler bulunmaz. Fakat, gövdelerinde yaprak benzeri çıkıntılar mevcuttur. Bunlar, bitkiye bir asma görüntüsü kazandırır. Her iki cins de homosporiktir. Sporları iki eşeyli gametler oluşturur. Yerin altında büyüyen bu gametler yaklaşık sadece 1 cm uzunluğundadır.

ler, bu özellikler arasındadır. Bunun aksine, lycofitlerde (kibrit otları) kökler, kökün büyüyen uç kısımlarında dallanarak, Y-şeklinde bir yapı oluşturur.

Atkuyrukları olarak isimlendirilen pterofitler, Karbonifer döneminde çok çeşitlenmişlerdir. O dönemde bazıları 15 m boylanmıştır. Günümüzde, tek bir geniş yayılışlı, *Equisetum* cinsine ait 15 türü yaşamaktadır. *Equisetum*, bataklıklarda ve akarsuların kenarında yetişir.

Psilotum (kibrit otları) ve akraba cinsi *Tmesipteris*, başlıca tropik kökenli epifitlerden oluşan bir klad oluşturur. Gerçek köklere sahip olmayan, tek iletim demetli bitkiler olan bu iki cinse ait bitkiler "yaşayan fosiller" olarak isimlendirilirler. Çünkü bu bitkiler, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerin eski akrabalarının fosillerine benzemektedirler (bakınız Şekil 29.12 ve 29.15). Bununla birlikte, DNA dizisi ve sperm yapısı dahil, kanıtların çoğu, *Psilotum* ve *Tmesipteris* cinslerinin eğreltilerin yakın akrabaları olduklarını göstermektedir. Bu hipotez, bu bitkilerin atalarının, gerçek kökleri evrim sırasında kaybettiklerini göstermektedir. Günümüzde, bu iki cinse ait bitkiler su ve mineralleri çok sayıdaki rizoidleri ile absorblarlar.



▲ **Şekil 29.16 Fosil kanıtlarına dayanılarak çizilen bir Karbonifer ormanının hayali görüntüsü.** Bitkilerin yanı sıra, yerde görülen bir dev kız böceği dahil, hayvanlar da karboniferin "kömür ormanlarında" yaşamıştır.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer birkaç lycofit ağacı yeniden çoğalabilseydi (sıklıkla olduğu gibi), bu ormanın görüntüsü nasıl olurdu?*

İletim Demetli Tohumsuz Bitkilerin Önemi

Ortadan kalkmış iletim demetli tohumsuz akrabaları ile birlikte, günümüzde yaşayan lycofitler, Devoniyen ve Karbonifer başlarında çok boylanarak ilk ormanları oluşturmuşlardır (**Şekil 29.16**). Bu dramatik büyüme, Dünyayı ve diğer yaşamları nasıl etkilemiştir? İletim dokuları, kökler ve yaprakların evrimi ile birlikte, bu bitkiler fotosentez hızlarını arttırarak atmosferdeki CO_2'iyi önemli ölçüde uzaklaştırmışlardır. Bilim insanları, CO_2 düzeylerinin Karbonifer sırasında en az beş faktörlük bir azalma gösterdiğini hesaplamışlardır. Bu durum, küresel soğumaya ve bunun sonucunda da büyük buz dağlarının oluşmasına neden olmuştur. Eski dönemlere ait CO_2 düzeyleri iki şekilde hesaplanabilir. Bu hesaplama, fosil yapraklardaki stomaların sayısının belirlenmesine (yaşayan türlere ait veriler, CO_2 düzeyleri düştükçe, bu sayının azaldığını göstermektedir) ve fosil planktonlardaki karbon izotopunun düzeylerinin ölçülmesine dayanır. Farklı yöntemler benzer sonuçlar vermektedir. Bu da, geçmişteki iklim değişikliği ile ilgili kurguların doğru olduğunu göstermektedir.

İlk ormanlarda oluşmuş olan iletim demetli tohumsuz bitkiler sonuçta kömüre dönüşmüştür. Karbonifer bataklıklarının durgun sularında, ölü bitkiler tamamen parçalanmamışlardır. Bu organik madde kalın bir turba oluşturmuş ve daha sonra denizle örtülmüştür. Bunların üstü deniz sedimanları tarafından örtülmüş ve milyonlarca yılın sonunda, ısı ve basınç turbayı kömüre dönüştürmüştür. Aslında, karbonifer kömür rezervleri, oluşan en büyük rezervlerdir. Kömür, sanayi devrimi için yaşamsal bir rol oynamıştır. İnsanlar şu anda yılda hala 6 milyar ton kömür yakmaktadırlar. Bitkilerden oluşan ve küresel soğumaya katkı yapmış olan kömürün, karbonun atmosfere geri verilmesini sağlayarak küresel ısınmaya katkı yapıyor olması bir çelişkidir (Bakınız Şekil 55).

Karbonifer bataklıklarında, tohumsuz bitkiler ile birlikte ilksel tohumlu bitkiler de yaşamıştır. Her ne kadar tohumlu bitkiler o süreçte baskın olmasalar da, Karbonifer döneminin sonunda bataklıklar kurumaya başlayınca, önem kazanmışlardır. Bu bir sonraki bölümde, karalarda yaşama uyumun hikayesine devam ederek bitkilerin kökeni ve çeşitlenmesini inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 29.3

1. Pterofitler ve tohumlu bitkilerde, bu bitkilerde anahtar özellik taşıyan, türemiş özelliklerini listesini yapınız. Lycofitlerdeki özelliklerin listelendirmeyiniz.
2. İletim demetli tohumlu bitkiler ve iletim demetsiz bitkiler arasındaki başlıca benzerlikler ve farklılıklar bu bitkileri nasıl etkilemiştir.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer (kanıtların aksine) lycofitler ve pterofitler bir klad oluştursaydı, bu kladın üyelerinin pterofitler ve tohumlu bitkilerin paylaştıkları özellikleri nasıl kazandıkları (ya da kaybettikleri) konusunu nasıl yorumlardınız?
4. **BAĞLANTI KUR** Şekil 29.13'te, bir gametofite ait gametler arasında döllenme oluşsaydı, eşeyli üreme sonucunda kalıtsal değişikliği nasıl etkileyebilirdi? (Bakınız sayfa 258, Kavram 13.4).

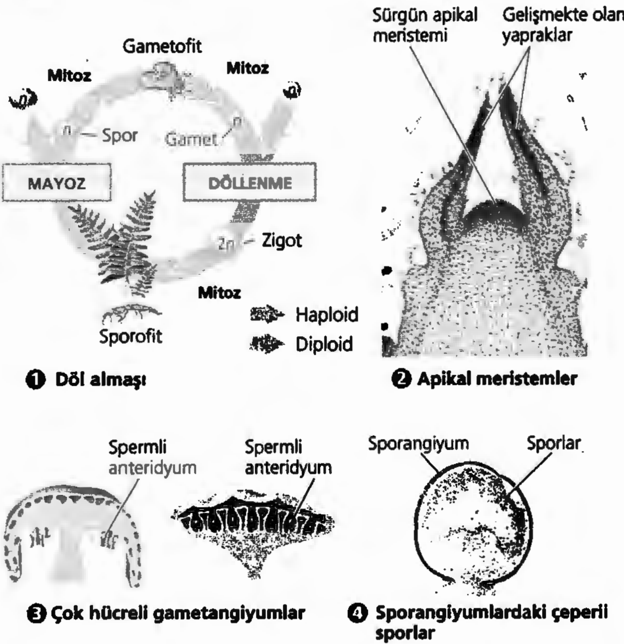
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 29.1

Karasal bitkiler yeşil alglerden köken almıştır (ss. 600-606)

- Çekirdek ve kloroplast genlerinin yanı sıra, morfolojik ve biyokimyasal özellikler charofitlerin, karasal bitkilerin günümüzde yaşayan en yakın akrabaları olduklarını göstermektedir.
- Sporopollenin isimli koruyucu tabaka ve diğer özellikler, charofitlerin havuz ve göl kenarlarında nadiren oluşan kurumaya karşı koymalarını sağlar. Bu tür özellikler, bitkilerin ataları olan alglerin, karasal koşullarda yaşamalarını sağlamıştır. Bu durum, bitkilerin kurak karasal ortamlara yerleşmesinin önünü açmıştır.
- Karasal bitkileri, charofitlerden ve onların yakın akrabalarından ayıran, türemiş dört karakter burada gösterilmiştir.



❶ Döl almaşı ❷ Apikal meristemler ❸ Çok hücreli gametangiyumlar ❹ Sporangiyumlardaki çeperli sporlar

- Fosil kanıtlar, bitkilerin karalara 475 milyon yıl önce yerleştiklerini göstermektedir. Bunu takiben, bitkiler başlıca birkaç grup şeklinde açılmışlardır. Bu gruplar, iletim demetsiz bitkiler (bryofitler), lycofitler ve eğreltiler gibi iletim demetli tohumsuz bitkiler ve tohumlu bitkilerin iki grubu: gymnospermler ve angiospermlerdir.

? *Karasal bitkilerin filogenisi hakkında mevcut bilgilerimizi gösteren bir filogenetik ağaç çiziniz; karasal bitkilerin ortak atalarını, çok hücreli gametangiyumların, iletim dokusunun ve tohumların kökenlerini işaretleyiniz.*

KAVRAM 29.2

Yapraksı karayosunlarının ve iletim demetsiz diğer bitkilerin yaşam döngüsünde gametofitler baskındır (ss. 606-610)

- Mevcut kanıtlar, **bryofitlerin** üç şubesinin- ciğerotları, yapraksı karayosunları ve boynuz otları- bir klad oluşturmadığını göstermektedir.
- Bryofitlerde, baskın ve tipik olarak en göze çarpan döl, halı oluşturan bir yapraksı karayosunu gibi, haploid **gametofitlerden** oluşmuştur. **Rhizoidler,** gametlerin, üzerinde büyüdükleri substrata tutunmalarını sağlar. **Antheridiyumlar** tarafından üretilen kamçılı spermler **arkegoniyumdaki** yumurtaya ulaşmak için bir su filmine gereksinim duyarlar.
- Bryophyte yaşam döngüsünün diploid evresi-sporofitler- arkegoniyumdan dışa doğru büyür ve gametofitlere tutunmuştur. Beslenme için de gametofitlere bağımlıdır. İletim demetli bitkilerin sporofitlerinden daha basit ve küçük olan bu sporofitler, tipik olarak bir ayak, seta (sap) ve sporangiyumdan oluşur.
- *Sphagnum* ya da turba yosunu, turbalık olarak bilinen geniş bölgelerde yaygın olup, yakıt dahil, pratikte pek çok kullanımı vardır.

? *Yapraksı karayosunlarının ekolojik önemini özetleyiniz.*

KAVRAM 29.3

Eğreltiler ve iletim demetli diğer tohumsuz bitkiler, boyları uzayan ilk bitkilerdir (ss. 610-615)

- Günümüz iletim demetli bitkilerinin öncüllerinin fosilleri, bu bitkilerin yaklaşık 425 milyon önce ortaya çıktıklarını ve bu küçük bitkilerin bağımsız, dallanan sporofitlere sahip olduklarını göstermektedir. Bununla birlikte, bu atasal bitkiler, günümüzde yaşayan iletim demetli bitkilerin yeni ortaya çıkmış bazı özelliklerini taşımamaktaydı. Bu özellikler, sporofitlerin baskın olduğu bir yaşam döngüsü, ligninleşmiş iletim dokusu; iyi gelişmiş kökler, yapraklar ve sporofillerden oluşur.
- İletim demetli tohumsuz bitkiler, **lycofitleri** (şube Lycophyta: çimen yapraksı karayosunlarını, başak yapraksı karayosunlarını ve *İsoetes*) ve **pterofitleri** (şube Ptereophyta: eğreltileri, atkuyruklarını, kurtayaklarını ve akrabaları) içerir. Eski dönemlerde yaşamış olan lycofitler, hem küçük otsu bitkileri ve hem de büyük ağaçları içermekteydi. Günümüzde yaşayan lycofitler küçük otsu bitki formundadırlar.
- İletim demetli tohumsuz bitkiler ilk ormanlarda baskınlık oluşturmuştur. Bu bitkilerin büyüdüklerinde, Karbonifer döneminin sonunda, küresel soğumaya katkı yapmış olabilirler. İlk ormanların parçalanan kalıntıları, sonunda kömürü oluşturmuştur.

? *İletim bitkilerin hangi özelliği(özellikleri) boylarının uzamasını sağlamış ve uzun boylu oluş, niçin avantaj sağlamıştır?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdakilerden hangisi, charofitlerin, bitkilerin en yakın alg akrabaları olduklarının kanıtı değildir?
   a. Sperm yapısının benzer oluşu
   b. Kloroplastların varlığı
   c. Hücre bölünmesi sırasında hücre çeperi oluşumunun benzer oluşu
   d. Kloroplastlarda kalıtsal bilginin benzer oluşu
   e. Selüloz sentezleyen proteinlerin benzerliği
2. Bitkilerin aşağıdaki özelliklerinden hangisi, en yakın akrabaları olan, charofit alglerinde bulunmaz?
   a. klorofil b
   b. hücre çeperlerindeki selüloz
   c. sitokinez sırasında bir hücre plağının oluşması
   d. eşeyli üreme
   e. çok hücreli döl almaşları

3. Bitkilerde, aşağıdakilerden hangisi mayozla üretilir?
   a. haploid sporofit
   b. haploid gametler
   c. diploid gametler
   d. haploid sporlar
   e. diploid sporlar
4. Mikrofiller aşağıdaki hangi bitki grubunda bulunur?
   a. karayosunları
   b. ciğerotları
   c. lycophyteler
   d. eğreltiler
   e. boynuz otları
5. Aşağıdakilerden hangisi sporofitin baskın olduğu yaşam döngüsüne ve kamçılı sperme sahip, kara bitkisidir?
   a. eğreltiotu
   b. karayosunu
   c. ciğerotu
   d. Charophyta
   e. boynuzotu
6. Aşağıdaki yapılardan hangilerinin haploid hangilerinin diploid olduğunu belirtiniz.
   a. Sporofit
   b. Spor
   c. Gametofit
   d. Zigot
   e. Sperm

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

7. Yapraksı bir karayosununda, suyu ve diğer maddeleri uzun boylu bir ağaç gibi taşıyabilen etkili bir iletim sisteminin oluştuğunu varsayın. Aşağıdaki ifadelerden hangisi, böyle bir türün "ağaçlan" için söylenemez?
   a. Döllenme, olasılıkla zorlaşacaktır.
   b. Sporlar daha uzaklara saçılabileceklerdir.
   c. Dişiler sadece tek bir arkegoniyum üreteceklerdir.
   d. Vücut kısımlarının sağlamlaşmadıkça, böyle bir "ağaç" yere yatacaktır.
   e. Bireylerin, ışık için rekabetleri artacaktır.
8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   ÇİZİNİZ Bir yapraksı karayosunu, bir gymnosperm, bit lycofit ve bir eğrelti arasındaki evrimsel ilişkiler konusundaki mevcut bilgilerimizi temsil eden bir filogenetik ağaç çiziniz. Bir dış grup olarak Charophyta algini kullanınız (filogenetik ağaçları incelemek için bakınız Bölüm 26) Klada özgü yeni ortaya çıkmış, en az bir özelliği olan filogenide her bir dallanma noktasını işaretleyiniz. Bu klad, ortak atadan kökenlenmiş ve dallanma noktası tarafından temsil edilmiş olmalıdır.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   ÇİZİNİZ Bir tüylü yapraksı karayosunu, *Pleurozium schreberii*, azot fikse eden bakterilere ev sahipliği yapar. Kuzey ormanlarında bu yosun üzerinde çalışmalar yapan bilim insanları, yosunun örttüğü yüzey alanının 35- 41 yıl önce yanmış bir ormanlarda yaklaşık %5 arttığını, 170 milyon yıl ya da daha önce yanmış ormanlarda ise yaklaşık %70 arttığını bulmuşlardır. Bu ormanlarda büyüyen yapraksı karayosunlarında, azot fiksasyonu ile ilgili aşağıdaki bulguları elde etmişlerdir.

Yaş (yangından sonraki yıllar)	N fiksasyon hızı (kg N hektar/yıl)
35	0.001
41	0.005
78	0.08
101	0.3
124	0.9
170	2.0
220	1.3
244	2.1
270	1.6
300	3.0
355	2.3

Kaynak: Verlier; O. Zackrisson et al., Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests, *Ecology* 85: 3327-3334 (2006)

   a. X ekseninde yaşı, y ekseninde ise azot fiksasyon hızını göstererek bir grafik çiziniz.
   b. Azot fiksasyonu ile, hektar başına katılan 1 kg azotun yanı sıra, kuzey ormanlarında yaklaşık hektar başına 1 kg azot, yağmur ve küçük partiküller halinde birikir. *Pleurozium*'un farklı yaştaki kuzey ormanlarında azot kullanılabilirliğini hangi ölçüde etkilediğini değerlendiriniz.

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Çevresel İlişkiler Dev lycofit ağaçları mikrofillere, buna karşılık eğreltiler ve tohumlu bitkiler megafillere sahiptir. Bir ormandaki lycofit ağaçlarının oluşturduğu bir ormanın, büyük eğrelti ya da tohumlu bitkilerin oluşturduğu ormana göre, nasıl farklılık göstermiş olabileceğini açıklayan kısa bir makale (100-150 kelimelik) yazınız. Verdiğiniz yanıtta, bu ağaçların yaşadığı ormanın tipinin, uzun boylu olan ağaçların altında yetişen küçük bitkiler arasındaki ilişkileri etkilemiş olabileceğini dikkate alınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Ev ödevleri İletim demetsiz bitkiler
Aktiviteler Bitkilerde Karasal Adaptasyonlar • Bitki Filogenisinin Önemini Vurgulayınız • Yapraksı Karayosunlarında Yaşam Döngüsü • Eğreltilerde Yaşam Döngüsü
Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

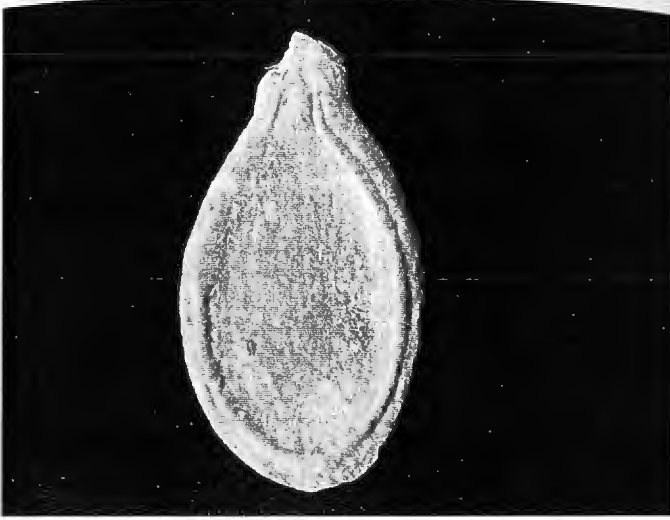
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplu Testler • *BioFlix* 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

30

Bitki Çeşitliliği II: Tohumlu Bitkilerin Evrimi



▲ **Şekil 30.1 İnsanın hangi üreme organı, işlevsel olarak bu tohuma benzerlik gösterir?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

30.1 Tohumlar ve polen daneleri karalarda yaşamın anahtar adaptasyonlarıdır
30.2 Gimnospermler tipik olarak kozalakların üzerinde "çıplak" tohumlar taşır
30.3 Angiospermlerin üreme adaptasyonları, çiçeği ve meyveyi içerir
30.4 İnsanın refahı büyük ölçüde tohumlu bitkilere bağlıdır

GENEL BAKIŞ

Dünyanın Dönüştürülmesi

Bitkilerin dünyayı nasıl değiştirdikleri destanına devam ederek bu bölümde tohumlu bitkilerin ortaya çıkışı ve çeşitlenmesini izleyeceğiz. Fosiller ve yaşayan bitkilerin karşılaştırıldığı araştırmalar, tohumlu bitkilerin yaklaşık 360 milyon önce ortaya çıktıklarına ilişkin ipuçlarını vermiştir. Bu yeni bitki grubu giderek yerleştikçe bitkilerin evrim sürecini büyük ölçüde değiştirmiştir. Keşfimize, bunun nasıl oluştuğunu araştırarak başlayacağız. Bu keşfi, tohumlu bitkilere isimlerini veren bir yenilik olan tohumları inceleyerek yapacağız (**Şekil 30.1**).

Bir **tohum**, bir embriyo ve bir besin kaynağından oluşur. Bu besin kaynağı koruyucu bir kabukla kuşatılmıştır. Tohumlar olgunlaşınca, rüzgar ya da diğer yollarla ebeveynlerinden ayrılır. Tohum, ana bitkiden uzaklaşsa bile, embriyoyu besleyip koruduğu için, bir hamile kadının uterusunun, uzaklaşabilen ve hareketli bir modelidir. İleride göreceğimiz gibi, tohumlar anahtar bir adaptasyondur. Tohum, tohumlu bitkilerin karalarda baskın üreticiler haline gelmelerine ve günümüzdeki büyük bitkisel çeşitliliğinin önemli bir kısmını oluşturmalarına yardımcı olmuştur.

Tohumlu bitkiler, aynı zamanda, insan toplumu üzerinde çok büyük bir etki yapmıştır. İnsanlar yaklaşık 12.000 yıl öncesinden başlayarak, buğday, incir, mısır (Amerika Birleşik Devletleri'nde genel olarak darı olarak isimlendirilir), çeltik ve diğer yabani tohumlu bitkilerin kültürünü yapmaya başlamıştır. Bu uygulama, Yakın Doğu, Doğu Asya, Afrika ve Amerika dahil, dünyanın değişik kısımlarında birbirinden bağımsız ortaya çıkmıştır. Şekil 30.1'deki iyi korunmuş balkabağı tohumu bunun kanıtlardan biridir. Meksika'da bir mağarada bulunmuş olan bu tohum, 8.000 ile 10.000 yıllıktır. Yabani balkabağı tohumlarından farklı olması, balkabağının daha o tarihte evcilleştirildiğini göstermektedir. Tohumlu bitkilerin, özellikle de angiospermlerin evcilleştirilmesi insanlık tarihinde en önemli kültürel değişikliğin ortaya çıkmasını sağlamıştır. Bu kültürel değişimin sonucunda, insan topluluklarının pek çoğunu avcılık-toplayıcılık evresinden tarım ile yerleşik düzene geçerek değişmiştir.

Bu bölümde, ilk olarak tohumlu bitkilerin genel özelliklerini inceleyeceğiz. Daha sonra gimnosperm ve angiospermlerin ayırt edici özelliklerine ve evrimini ele alacağız.

KAVRAM **30.1**

Tohumlar ve polen daneleri karalarda yaşamın anahtar adaptasyonlarıdır

Konuya, daha önce iletim demetsiz bitkilerde (karayosunları) ve tohumsuz iletim demetli bitkilerde bulunan özelliklere tohumlu bitkilerin kattığı karasal adaptasyonları inceleyerek başlayacağız (bakınız Bölüm 29). Tohumlara ek olarak, aşağıdaki yapılar tüm tohumlu bitkilerde ortaktır: indirgenmiş gametofitler, heterospori, tohum taslakları ve polen. Daha sonra göreceğiniz gibi, bu adaptasyonlar tohumlu bitkilerin, kuraklık ve güneş ışığında bulunan ultraviyole (UV) ışınlarına maruz kalma gibi karasal koşullar ile başa çıkmalarını sağlamıştır. Bu tür yeni adaptasyonlar aynı zamanda, tohumlu bitkilerin döllenme için suya bağımlı olmaktan çıkarmış ve tohumsuz bitkilere göre, daha geniş koşullar altında üreyebilmelerini sağlamıştır.

İndirgenmiş Gametofitlerin Avantajları

Yapraksı karayosunları ve diğer biryofitlerin yaşam döngüsünde gametofit baskındır. Buna karşılık eğreltiler ve diğer tohumsuz iletim demetli bitkiler yaşam döngüsünde sporofit baskındır. Gametofitin indirgenmesine yönelik evrimsel eğilim, iletim demetli bitki soylarında da sürmüş ve so-

	BİTKİ GRUBU		
	Yapraksı karayosunları ve iletim demetsiz diğer bitkiler	**Eğreltiler ve tohumsuz diğer bitkiler**	**Tohumlu bitkiler (gimnospermler ve angiospermler)**
Gametofit	Baskın	İndirgenmiş, bağımsız (fotosentez yapar ve serbest yaşar)	İndirgenmiş, (çoğunlukla mikroskobik), beslenme için, onu kuşatan sporofit dokusuna bağımlı
Sporofit	İndirgenmiş, beslenme için gametofite bağımlı	Baskın	Baskın
Örnek	Sporofit (2*n*) Gametofit (*n*)	Sporofit (2*n*) Gametofit (*n*)	**Gimnosperm** Dişi (ovulat) kozalağın içinde mikroskobik dişi gametofitler (*n*) Polen kozalığının içindeki mikroskobik erkek gametofitler (*n*) Sporofit(2*n*) **Angiosperm** Çiçeğin bu kısımlarının içinde mikroskobik dişi gametofitler (*n*) Çiçeğin bu kısımlarının içinde mikroskobik erkek gametofitler (*n*) Sporofit (2*n*)

▲ Şekil 30.2 **Farklı bitki gruplarında gametofit-sporofit ilişkileri.**

BAĞLANTI KUR *Tohumlu bitkilerde, gametofitin sporofitin içinde tutulması embriyonun uyumunu nasıl etkilemiş olabilir? (mutajenler, mutasyonlar ve uyum ilgili genel değerlendirme için Bölüm 17 ve 23'e bakınız ss.346, 472 ve 480.*

nunda tohumlu bitkilerin oluşmasına yol açmıştır. Tohumsuz iletim demetli bitkilerin gametofitleri çıplak gözle görülebilirken, tohumlu bitkilerin gametofitleri genellikle mikroskobiktir.

Gametlerdeki bu küçülme tohumlu bitkilerde önemli bir evrimsel yeniliğin oluşmasını sağlamıştır: Bu bitkilerin küçük gametofitleri, sporofit ebeveynin (atanın) sporangiyumunun içindeki sporlardan gelişebilir. Bu tür bir düzenleme gametofitleri çevresel streslerden korur. Sporofitin nemli üreme dokuları, UV ışınlarını karşı gametofitlerin üstünde bir kalkan oluşturur ve onları kurumaya karşı korur. Ayrıca, bu tür bir ilişki, bağımlı gametofitlerin sporofitten besinleri elde etmesini sağlar. Bunun aksine, tohumsuz bitkilerin serbest yaşayan gametofitlerinin kendilerini korumaları gerekir. **Şekil 30.2**'de, iletim demetsiz bitkilerde, tohumsuz iletim demetli bitkilerde ve tohumlu bitkilerde gametofit-sporofit ilişkisi karşılaştırılmıştır.

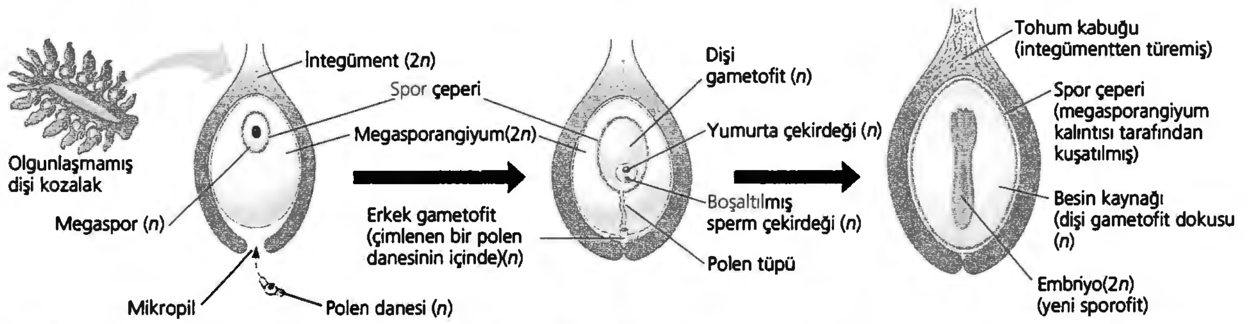
Heterospori: Tohumlu Bitkiler Arasındaki Kural

Bölüm 29'da tohumsuz bitkilerin çoğunun olduğunu öğrenmiştiniz -bu bitkiler çoğunlukla çift eşeyli gametofitleri veren bir çeşit spor üretirler. Eğreltiler ve tohumlu bitkilerin diğer yakın akrabaları homosporiktir. Bu, tohumlu bitkilerin atalarının homosporik olduğunu göstermektedir. Tohumlu bitkiler ve ataları, bir noktada iki tip gamet üreterek heterosporik olmuşlardır: megasporangiyum, dişi gametofitleri oluşturan megasporları, mikrospornagiyum ise erkek gametofitleri oluşturan mikrosporları üretir. Her bir megasporangiyum işlevsel tek bir megaspor üretir. Buna karşılık her bir mikrosporangiyum devasa sayıda mikrospor içerir.

Daha önce belirttiğimiz gibi, tohumlu bitki gametofitlerinin küçülmesi, olasılıkla bu kladın başarısına büyük bir katkı yapmıştır. Bundan sonra, bir tohum taslağının içinde dişi gametofitin, bir polen danesi içinde ise erkek gametofitin gelişimini inceleyeceğiz. Daha sonra döllenmiş bir tohum taslağının bir tohuma dönüşmesini izleyeceğiz.

Tohum Taslakları ve Yumurtaların Üretimi

Her ne kadar tohumsuz bitkilerin birkaç türü heterosporluysa da, tohumlu bitkiler, megasporangiyumu ebeveyn sporofitinin içinde bulundurmaları nedeniyle eşsizdirler. **İntegüment** olarak isimlendirilen bir sporofit tabakası megasporangiyumu sarar ve korur. Gimnospermlerde megaspo-



(a) Döllenmemiş tohum taslağı. Bir çamın (gimnosperm) tohum taslağının boyuna kesitinde, etsi megasporangiyum, integüment olarak isimlendirilen, koruyucu bir tabaka tarafından kuşatılmıştır. İntegümentteki tek açıklık olan mikropil bir polen danesinin girişine izin verir.

(b) Döllenmiş tohum taslağı. Bir megaspor dişi bir gametofite dönüşür. Dişi gametofit bir yumurta üretir. Mikropilden giren polen danesi erkek bir gametofit içerir. Erkek gametofit bir polen oluşturur. Polen tüpü spermi boşaltarak yumurtayı döller.

(c) Gimnosperm tohumu. Döllenme, tohum taslağının bir tohuma dönüşümünü başlatır. Tohum, sporofit bir embriyo, bir besin kaynağı ve integümentten köken alan koruyucu bir tohum kabuğundan oluşur. Megasporangiyum kurur ve çöker.

▲ **Şekil 30.3 Bir gimnospermde tohum taslağından tohuma.**

? *Bir gimnosprem tohumu, kaç farklı bitki kuşağından hücre içerir? Bu hücreleri belirleyiniz ve herbirinin haploid ya da diploid olduğunu belirtiniz.*

rangiyum bir integüment tarafından kuşatılır. Buna karşın angiospermlerde çoğunlukla iki integüment bulunur. Bütün yapı -megasporangiyum, megaspor ve integüment(ler)- bir **tohum taslağı** olarak isimlendirilir **(Şekil 30.3a).** Her bir tohum taslağının (Latince , küçük yumurta anlamındadır) içinde, bir megaspordan bir dişi gametofit gelişir. Bu dişi gametofit bir ya da birden fazla yumurta üretir.

Polen ve Sperm Üretimi

Bir mikrospor, bir **polen danesi** şeklinde gelişir. Bir polen danesi, polen çeperinin içinde kuşatılmış bir erkek gametofitten oluşmuştur (Polen çeperinin dış tabakası sporofit hücreleri tarafından salgılanan moleküllerden oluşmuştur; bu nedenle erkek gametofiti, polen danesine *eşit* değil, polen danesinin *içinde* olarak ifade edeceğiz). Bir polimer olan sporopollenin içeren sert polen çeperi, örneğin rüzgarla ya da bir hayvanın vücudunda otostop yaparak ana bitkiden taşındıkça, poleni korur. Polenin, tohumlu bitkinin tohum taslaklarını içeren bir kısmına taşınması **tozlaşma** olarak isimlendirilir. Eğer bir polen danesi çimlenirse (büyümeye başlarsa) bir polen tüpü oluşturur. Polen tüpü, **Şekil 30.3b**'de görüldüğü gibi, spermi dişi gametofite boşaltır.

İletim demesiz bitkilerde ve eğreltiler gibi tohumsuz iletim demetli bitkilerde, serbest yaşayan gametofitler kamçılı spermleri serbest bırakır. Bu spermler, yumurtaya ulaşmak için bir su filminin üzerinde yüzer. Sperm taşınımı nadiren birkaç santimetreyi aşar. Bunun aksine bir tohumlu bitkide, bir polenin içindeki spermi oluşturan erkek gametofit rüzgar veya hayvanlarla uzun mesafelere taşınabilir. Dolayısıyla, sperm taşınımı için suya bağımlık ortadan kalkmıştır. Ayrıca, tohumlu bitkilerde spermin hareketli olmasına gerek yoktur. Çünkü sperm, polen tüpü tarafından doğrudan yumurtaya taşınır. Günümüzde yaşayan gimnospermler evrimsel açıdan hareketsiz sperme geçişle ilgili kanıt sağlamaktadır. Bazı gimnosperm türlerinin (Şekil 30.5'te gösterilen ginkgo ve sikaslar) spermi eskiden kalma, kamçıya sahip olma özelliğini korumaktadır. Fakat pek çok gimnosperde ve angiospermlerin tamamında kamçılı sperm ortadan kalkmıştır.

Tohumların Evrimsel Avantajı

Eğer bir sperm, tohumlu bir bitkinin bir yumurtasını döllerse, zigot bir sporofit embriyosu şeklinde gelişir. **Şekil 30.3c**'de görüldüğü gibi, tohum taslağının tamamı bir tohuma dönüşür: integüment ya da integümentlerden türemiş koruyucu bir kabuk içinde paketlenmiş, bir besin kaynağı ile birlikte bir embriyo.

Tohumların ortaya çıkmasına kadar, herhangi bir bitkinin yaşamında tek koruyucu evreyi spor oluşturmuştur. Örneğin, yapraksı karayosunu sporları, yerel ortam, karayosunlarının yaşamlarını sürdürebilmesi için çok soğuk, çok sıcak ya da çok kurak olduğunda, yaşayabilir. Sporların yapılarının küçük olması, onların, dormant (uyku halinde) bir evrede yeni bir bölgeye yayılabilmelerini sağlar. Bu yeni bölgedeki koşulların dormansinin kırılmasına yetecek uygunlukta olması halinde, sporlar çimlenerek yeni, yapraksı karayosunu gametofitlerini oluşturabilir. Sporlar, yapraksı karayosunları, eğreltiler ve diğer tohumsuz bitkilerin, karalarda bitki yaşamının ilk 100 milyon yılında, Dünya üzerinde yayılmalarının başlıca yolu olmuştur.

Her ne kadar yapraksı karayosunları ve diğer tohumsuz bitkiler günümüzde çok başarılı olmayı sürdürseler de, tohum, başlıca evrimsel yenilik olmuştur. Bu yenilik, tohumlu bitkiler için yeni yolların açılmasına yardım etmiştir. Tohumlar sporlara göre ne tür avantajlar sağlamaktadır? Sporlar çoğunlukla tek hücrelidir. Buna karşılık tohumlar, bir doku tabakası olan bir tohum kabuğu tarafından korunan bir embriyodan oluşan çok hücreli bir yapıdır. Bir tohum, ebeveyn bitkiden ayrıldıktan sonra günler, aylar ya da yıllarca dormant kalabilir. Buna karşılık, sporların ömürleri kısadır. Ayrıca, sporların aksine, tohumlar depolanmış bir besin kaynağı-

na sahiptir. Tohum uygun koşullar altında dormansiden çıkarak çimlenir. Bu sırada, sporofit embriyo bir fide halinde gelişirken, depolanmış besin kritik bir destek sağlar. Pek çok tohum, ebeveynlerini oluşturan sporofit bitkinin yakınında kalır. Fakat bazıları rüzgar ve hayvanlarla uzun mesafelere (yüzlerce kilometre) taşınır.

KAVRAM KONTROLÜ 30.1

1. Tohumsuz bitkilerde sperm dağıtımı ile tohumlu bitkilerde sperm dağıtımını karşılaştırınız.
2. Tohumsuz bitkilerde bulunmayan hangi özellikler, tohumlu bitkilerin karalarda başarısına katkı yapmıştır?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir tohum dormansiye girmezse, bu durum embriyonun taşınımını ve yaşamını nasıl etkileyebilir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.



◄ **Şekil 30.4 Bir progimnosperm.** 380 milyon yıl önce yaşamış olan *Archaeopteris*, odun oluşturmuştur. Ayrıca bu bitki heterosporik olmasına karşın, tohum üretmemiştir. 20 m kadar boylanabilen bitkinin yaprakları eğreltilerinkine benzemekteydi.

KAVRAM 30.2

Gimnospermler tipik olarak kozalakların üzerinde "çıplak" tohumlar taşır



Bu filogenide görüldüğü gibi, günümüzde yaşayan tohumlu bitkiler iki kardeş klad oluşturur: gimnospermler ve angiospermler. Bölüm 29'dan gimnospermlerin, ovaryumlar içerisinde hapsedilmemiş olan "çıplak" tohumlar içerdiklerini hatırlayınız. Bu bitkilerin tohumları, çoğunlukla kozalakları (strobili) oluşturan, değişime uğramış yaprakların (sporofiller) üstünde bulunur. Şimdi gimnospermler ve diğer ilk oluşan bitkilerin kökenine dönelim.

Gimnospermlerin evrimi

Devoniyen döneminin sonuna ait fosiller (yaklaşık 380 milyon yıl önce), bazı bitkilerin, tohumlu bitkilere özgü karakteristik adaptasyonlar kazandığını göstermiştir. Örneğin, *Archaeopteris* odunsu gövdeli bir heterosporik ağaç idi (**Şekil 30.4**). Fakat bu ağaç tohum taşımıyordu. Tohumsuz iletim demetli bitkilerin geçiş türleri, bazen **progimnospermler** olarak isimlendirilir.

Fosil kayıtlarında ortaya çıkan ilk tohumlu bitkiler yaklaşık 360 milyon yıl öncesine gider. Bu tarih, ilk gimnosperm fosillerinden 55 milyon yıl, ilk angiosperm fosillerinden ise 200 milyon yıl öncesine karşılık gelir. Bu ilk tohumlu bitkiler, onlardan sonra ortaya çıkan birkaç soy gibi ortadan kalkmıştır. Bu yok olmuş tohumlu bitki soylarından hangisinin sonuçta gimnospermleri oluşturduğu belirsizdir.

Gimnospermlerin en eski fosilleri yaklaşık 305 milyon yıllıktır. Karbonifer ekosistemlerinde yaşamış bu ilk gimnospermler, kibrit otları, atkuyrukları ve diğer tohumsuz iletim demetli bitkilerin baskınlığı altında yaşamıştır. Karbonifer dönemi Permiyene yol verince, belirgin bir şekilde kuraklaşan iklimsel koşullar gimnospermlerin yayılmasını sağlamıştır. Ortadan kalkan pek çok organizma grubunun yerine diğerleri baskın hale geldikçe, flora ve fauna büyük bir değişim geçirmiştir (bakınız Bölüm 25). Her ne kadar denizlerde çok belirgin olsa da, bu değişim karaları da etkilemiştir. Örneğin, hayvanlar aleminde, amfibilerin çeşitliliği azalırken bunların yerini, kurak koşullara iyi uyum sağlamış sürüngenler almıştır. Benzer şekilde, Karbonifer bataklıklarında baskın olan kibrit otları, atkuyrukları ve eğreltilerin yerini büyük ölçüde kurak ortamlara daha uyum sağlamış gimnospermler almıştır. Gimnospermler tohum ve polen gibi, bütün tohumlu bitkilerde bulunan, anahtar özellikteki karasal adaptasyonlara sahiptir. Ayrıca, bazı gimnospermler kurak koşullara özellikle uyum sağlamıştır. Çünkü iğne şeklindeki yaprakları kalın bir kütikülaya ve nispeten küçük yaprak yüzey alanına sahipti.

Jeologlar, yaklaşık 251 milyon yıl öncesine giden permiyen döneminin sonunu, Paleozoik ("eski yaşam") ve Mezozoik ("orta yaşam") çağları arasında bir sınır olarak kabul eder. Gimnospermler Mezozoik çağın büyük bir bölümünde karasal ekosistemlerde baskın hale geldikçe yaşam belirgin bir biçimde değişmiştir. Bu dönemde gimnospermler, bitkilerle beslenen dinozorlara besin kaynağı sağlamıştır. Mezozoik'in sonuna doğru bazı ekosistemlerde angiospermler gimnopsermlerin yerini almaya başlamıştır. Mezozoik dinozorların ve diğer pek çok hayvan grubunun kitlesel yok oluşu ve angiospermlerin biyolojik çeşitliliği ve öneminin daha da artmasıyla, 65 milyon yıl önce sona ermiştir. Her ne kadar şu an angiospermler pek çok karasal ekosistemde baskın ise de, gimnospermlerin çoğu Dünya florasının önemli bir bölümünü oluşturmayı sürdürmektedir. Örneğin Kuzey enlemlerde, geniş bölgeler **koniferler** olarak isimlendirilen kozalaklı ormanlar tarafından örtülmüştür. Kozalaklılar, ladin, çam, köknar ve servileri içerir (bakınız Şekil 52.12, s.1155).

Bu kitapta kabul edilen taksonomik şemada on şubeden dördü gimnospermlerden oluşmaktadır (bakınız Tablo 29.1): Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta ve Coniferophyta. Bu dört şubenin birbirleriyle ilişkisi belirsizdir. Bundan sonraki iki sayfada, **Şekil 30.5**'te günümüzde yaşayan gimnospermlerin çeşitliliği verilmektedir.

▼ Şekil 30.5

İnceleme Gimnosperm Çeşitliliği

Şube Cycadophyta

Sikaslar, kozalıklardan sonra, en büyük gimnosperm grubunu oluşturur. Büyük kozalaklara sahip bu bitkilerin yaprakları palmiyeye (gerçek palmiye türleri angiospermdir) benzer. Günümüzde sadece 130 tür yaşamaktadır. Fakat sikaslar Mezozoik çağ sırasında yaşamlarını sürdürmüştür. Mezozoik, dinozorların yanı sıra, sikasların çağı olarak da bilinir.



Cycas revoluta

Şube Ginkgophyta



Ginkgo biloba, bu şubenin yaşayan tek üyesidir. Aynı zamanda kızsaçı olarak da bilinen bu bitki, sonbaharda altın sarıya dönüşen, yelpaze benzeri, dökülen yapraklara sahiptir. Ayrıca, hava kirlenmesine de dayanıklı olduğundan, şehirlerde popüler bir süs bitkisidir. Bahçe tanzimiyle uğraşanlar sadece polen üreten ağaçlar dikerler. Çünkü etsi tohumlar çürüdükçe kötü kokar.

Şube Gnetophyta

Gnetofitler olarak isimlendirilen Gnetophyta şubesine ait bitkiler üç cinsten oluşur: *Gnelum, Ephedra* ve *Welwitschia*. Bazı türler tropikaldir. Diğerleri ise çöllerde yaşar. Görünüşleri çok farklı olsa da, moleküler verilere dayanılarak üç cins birlikte gruplandırılır.

► ***Welwitschia*** Bu cins *Welwitschia mirabilis* isimli bir türen oluşur. Bu bitki sadece Afrika'nın güneybatısında, çöllerde yaşar. Kama benzeri yaprakları, bilinen yapraklar arasında en büyüğüdür.

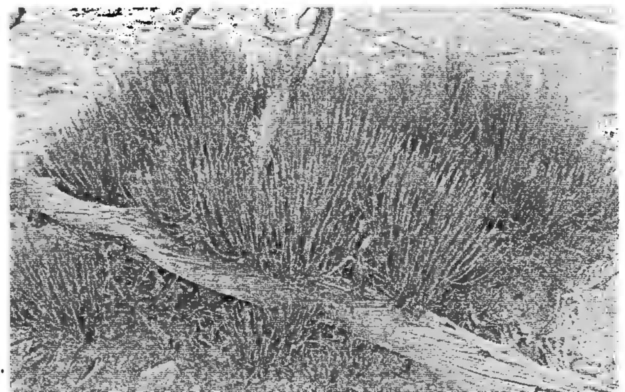






◄ ***Gnetum.*** Bu cins yaklaşık 35 tropik kökenli ağaç, çalı ve asmayı içerir. Bunlar genellikle Afrika ve Asya'da doğal olarak yaşar. Yaprakları çiçekli bitkilerin yapraklarına, tohumları ise bir bakıma meyvelere benzer.

► ***Ephedra.*** Bu cins, dünya genelinde kurak alanlarda yaşayan yaklaşık 40 türü içerir. Genel olarak "Mormon çayı" olarak isimlendirilen bu çöl çalıları, efedrin isimli bir bileşik üretir. Efedrin, tıpta kan toplanmasını giderici ilaç olarak kullanılır.



Phylum Coniferophyta

Şube Coniferophyta kozalaklı (Latince, *conus* kozalak; ve *ferre* taşımak anlamındadır) yaklaşık 600 türünden oluşan, en büyük gimnosperm şubesidir. Serviler ve sekoyalar gibi pek çoğu büyük ağaçlar bu şubede yer alır. Enlem ve boylam nedeniyle büyüme mevsiminin nispeten kısa olduğu Kuzey yarımkürenin geniş ormanlık bölgelerinde sadece birkaç kozalaklı türü baskındır.

Kozalaklıların çoğu her dem yeşildir; yıl boyunca yapraklarını korurlar. Hatta kışın bile, güneşli günlerde az da olsa fotosentez yaparlar. İlkbahar gelince, önceden tamamen gelişmiş yapraklara sahip olanları, sıcak ve güneşli günlerde avantaj sağlarlar. Alaca sekoya, Amerikan çamı, ve melez ağacı gibi bazı kozalaklı ağaçlar her sonbaharda yapraklarını kaybeden, yaprak döken ağaçlardır.

▸ **Douglas Göknarı** Bu her dem yeşil bitki (*Pseudotsuga menziesii*) diğer herhangi bir Kuzey Amerikan türünden daha fazla kereste sağlar. Ev, kağıt hamuru, demiryolu lataları, kutu ve kasa yapımında kullanılır.

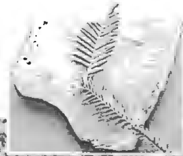


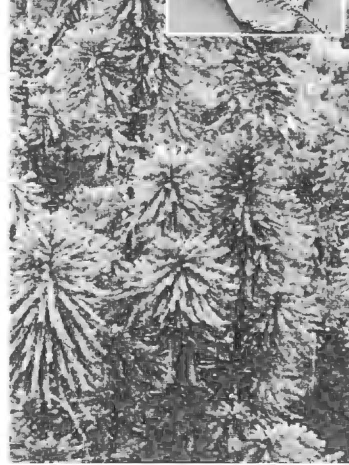


▸ **Ardıç.** Yaygın ardıcın (*Juniperus communis*) "meyveleri" aslında tohum taslağı üreten kozalaklardır. Bu yapılar etsi sporofillerden oluşur.



◂ **Avrupa dişbudağı** Bu yaprak döken kozalaklı (*Larix decidua*)'nın iğne şeklindeki yaprakları Sonbahar'da dökülmeden önce sarıya döner. Burada gösterilen, İsviçre'nin Matterhorn bölgesi dahil, Orta Avrupa dağlarında doğal yetişen bu tür, soğuğa karşı aşırı dirençli olup, kışın -50°C'ye düşen sıcaklıklarda yaşayabilir.





◂ **Wollemi çamı.** Bir zamanlar sadece fosillerden bilinen bir kozalaklı grubu olan Wollemi çamları (*Wollemia nobilis*) Avustralya'nın Sidney şehrinin sadece 150 km uzağındaki bir milli parkta 1994'te keşfedilmiştir. Bu tür, iki küçük gruptan bilinen 40 bireyden oluşmaktadır. Küçük resim "yaşayan fosil" ile gerçek fosilleri karşılaştırmaktadır.

▸ **Sekoya.** Kaliforniya'da Sekoya Ulusal Parkı'ndaki bu dev sekoya (*Sequoiadendron giganteum*) yaklaşık 2500 metrik tondur. Bu ağırlık, 24 mavi balina (en büyük hayvanlar) ya da 40.000 insanınkine eşittir. . Yaşayan en büyük organizmalardan biri olan bu dev sekoya, aynı zamanda en eski organizmalar arasındadır. Bazı bireylerinin 1800 ila 2700 yıllık olduğu hesaplanmıştır. Bu bitkilerin kuzenleri olan, kıyılarda yaşayan sekoyalar (redwood) (*Sequoia sempervirens*) 110 m'den daha fazla boylanabilir (Özgürlük anıtından daha uzun) ve sadece Kaliforniya'nın kuzeyindeki ve Oregon'un güneyindeki kıyılık bölgelerde bulunur.

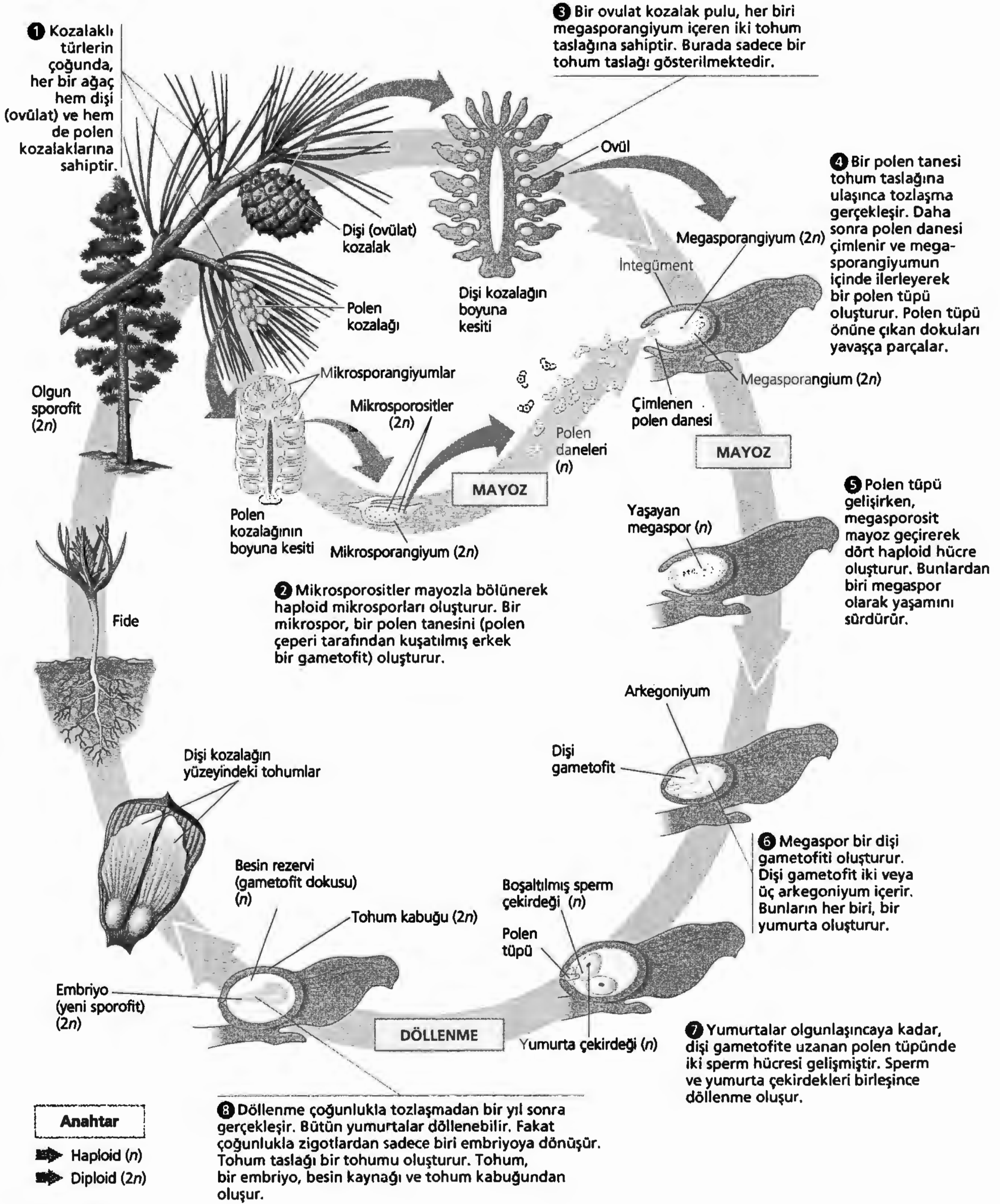


▸ **Bristlecone çamı.** Kaliforniya'nın Beyaz Dağlarında bulunan bu tür (*Pinus longaeva*), yaşı 4600 yıldan uzun olan, yaşayan en eski bazı organizmaları içerir. Bu ağaçlardan bir ağaç (burada gösterilmeyen) Methuselah olarak isimlendirilmiştir. Çünkü belki de dünyanın yaşayan en yaşlı ağacıdır. Bilim insanları bu ağacı korumak için yerini gizli tutmaktadır.



▲ **Şekil 30.6 Bir çamın yaşam döngüsü.**

BAĞLANTI KUR *Bir megaspor, dişi bir gametofite dönüşürken hangi tip hücre bölünmesi görülür? (bakınız Şekil 13.9, s. 256)*



Bir Çamın Yaşam Döngüsü: *Yakından Bir Bakış*

Daha önce okuduğunuz gibi, tohumlu bitki evrimi, anahtar özellikte üç adaptasyonu içerir: sporofitin baskınlığının artması; yaşam döngüsünde dayanıklı ve çevreye yayılabilen bir evre olarak tohumun gelişmesi; gametleri bir araya getiren, hava ile taşınan bir ajan olarak polenin ortaya çıkışı. Bir sonraki sayfada **Şekil 30.6**'da bildiğimiz kozalaklı bir ağaç olan çamın yaşam döngüsünde bu adaptasyonların nasıl oluştuğu gösterilmiştir.

Çam ağacı sporofittir; sporangiyumu, kozalaklarda sıkıca paketlenmiş pul benzeri yapılar üzerinde bulunur. Diğer bütün tohumlu bitkiler gibi kozalaklılar da heterosporludur. Kozalaklı bitkilerde, birbirinden ayrı kozalaklarda iki tip spor üretilir: küçük polen kozalakları ve büyük dişi (ovülat) kozalaklar. Çam ağaçlarının çoğunda, her bir ağaç her iki tip kozalağa sahiptir. Polen kozalaklarında, mikrosporositler (mikrospor ana hücreleri) mayoz geçirerek haploid mikrosporları üretir. Her bir mikrospor, bir erkek gametofit içeren bir polen danesini oluşturur. Çamlarda ve diğer kozalaklılarda, büyük miktarlarda sarı renkli polen serbest bırakılır. Polenler yollarının üstündeki her şeyi toz içinde bırakarak rüzgarla taşınır. Bu sırada, dişi kozalaklardaki megasporositler (megaspor ana hücreleri) mayoz geçirir. Bunun sonucunda tohum taslağının içinde haploid megasporlar üretilir. Varlıklarını sürdürebilen megasporlar çok hücreli dişi gametofitlere dönüşür. Gametofitler sporangiyumun içinde tutulurlar.

Genç polenin ve dişi kozalakların ağacın üstünde oluşmasından sonra, erkek ve dişi gametofitlerin üretilmesi, bir araya getirilmesi ve döllenmiş tohum taslaklarından olgun tohumların oluşması yaklaşık üç yıl sürer. Her bir dişi kozalağın pulları, daha sonra açılır ve tohumlar rüzgarla yayılır. Uygun bir ortama yerleşen bir tohum, daha sonra çimlenir ve embriyo bir çam fidesi olarak gelişmeye başlar.

KAVRAM KONTROLÜ 30.2

1. Çeşitli gimnospermlerin birbirleriyle farklılıklarını tanımlamak için Şekil 30.5'teki örnekleri kullanınız.
2. Şekil 30.6'daki çamın yaşam döngüsünün bütün tohumlu bitkilerde yaygın olan beş adaptasyonu nasıl yansıttığını açıklayınız (bakınız s.618).
3. **BAĞLANTI KUR** Gimnospermler ve angiospermlerin kardeş kladlar olduğu yönündeki hipotez, bu iki bitki grubunun aynı zamanda ortaya çıktığını gösterir mi? (Derleme s. 538.)

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 30.3

Angiospermlerin üreme adaptasyonları, çiçeği ve meyveyi içerir

İletim demetsiz bitkiler (biryofitler)
Tohumsuz iletim demetli bitkiler
Gimnospermler
Angiospermler

Yaygın olarak çiçekli bitkiler olarak bilinen angiospermler, çiçekler ve meyveler olarak isimlendirilen üreme yapılarını üreten tohumlu bitkilerdir. *Angiosperm ismi*, ismi (Yunanca, *angion*, konteynır anlamındadır) olgun ovaryumlar, yani meyvelerin içinde bulunan tohumu ifade eder. Günümüzde, angiospermler bütün bitkiler arasında en çeşitli ve en yaygın olanlarıdır. Dünya genelinde 250.000'den fazla türle temsil edilirler (bütün bitki türlerinin yaklaşık %90'ı).

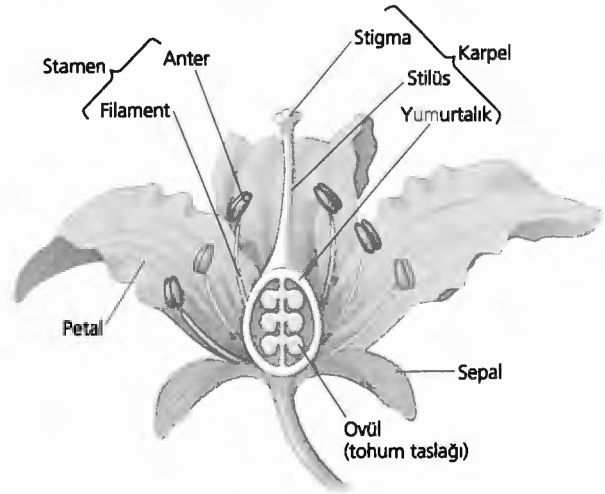
Angiospermlerin Özellikleri

Bütün angiospermler Anthophyta (Yunancada, *anthos* çiçek anlamındadır) olarak isimlendirilen tek bir şubede sınıflandırılmıştır. Angiospermlerin evrimini incelemeden önce, bu bitkilerdeki anahtar adaptasyonları -çiçekler ve meyveler- ve bu yapıların angiosperm yaşam döngüsündeki rolünü inceleyeceğiz.

Çiçekler

Çiçek, eşeyli üreme için özelleşmiş bir angiosperm yapısıdır. Pek çok angiosperm türünde, böcekler ya da diğer hayvanlar, poleni bir çiçekten diğer çiçeğin eşey organına taşır. Bu tür bir yol, pek çok angiospermin rüzgara bağımlı tozlaşmasına göre, tozlaşmayı daha yönlendirilmiş yapar. Bununla birlikte, özellikle çimenler ve ılıman ormanlardaki ağaçlar gibi yoğun populasyonlar halinde bulunan bazı angiospermler rüzgarla tozlaşır.

Bir çiçek özelleşmiş bir sürgündür. Bu özelleşmiş sürgün, çiçek organları olarak isimlendirilen, değişime uğramış yaprakların oluşturduğu dört halkaya sahiptir: sepaller, petaller, stamenler ve karpeller (**Şekil 30.7**). Çiçeklerin kaidesinde, çoğunlukla yeşil ve çiçek açılmadan önce çiçeği kuşatan (bir gülün tomurcuğunu düşünün) **sepaller** bulunur. Sepallerin içi kısmında, pek çok çiçekte parlak renkli olan ve tozlaştırıcıları cezp etmeye yardım eden **petaller** yer alır. Bununla birlikte, rüzgarla tozlaşan çiçeklerde genel olarak renkli çiçek kısımları bulunmaz. Bütün angiospermlerde, sepaller ve petaller verimsiz organlar olup sperm veya yumur-



▲ Şekil 30.7 **İdeal bir çiçeğin yapısı.**

ta üretmezler. Petallerden daha içte, sporları üreten iki verimli organ bulunur. Bunlar stamen ve karpeldir. **Stamenler** mikrosporları üretir. Mikrosporlar, erkek gametofitleri içeren polen tanelerine dönüşür. Bir stamen, **filament** olarak isimlendirilen bir sap ve polenin üretildiği, uçta yer alan bir keseden, yani **anterden** oluşur. Karpeller, megasporları ve onların ürünlerini oluşturan dişi gametofitleri üretir. Bazı çiçekler tek karpelli, buna karşılık diğerleri çok karpellidir. Bu karpeller ya ayrı ayrı ya da birleşmiş halde bulunur. Karpelin uç kısmında poleni kabul eden, yapışkan bir stigma bulunur. Karpelin kaidesinde, stigmadan ovaryuma uzanan bir stilüs vardır; ovaryum bir ya da birden fazla tohum taslağı içerir. Bir tohum taslağı döllenince tohuma dönüşür.

Meyveler

Bir **meyve** tipik olarak olgun bir ovaryumdan oluşur. Fakat aynı zamanda diğer çiçek kısımlarını da içerebilir. Döllenmeden sonra tohum taslağından tohumlar gelişirken, ovaryumun çeperi kalınlaşır. Bir bezelyenin baklası bir meyveye örnektir. Bu meyvede, tohumlar (olgunlaşmış tohum taslakları, bezelyeler) olgunlaşmış ovaryum (bakla) tarafından kuşatılmıştır (Şekil 38.10'da meyvelerin gelişiminin kökenini inceleyeceğiz.).

Meyveler dormant (uyku halindeki) tohumları korur ve yayılmalarına yardım eder. Olgun meyveler etsi ya da kuru olabilir (**Şekil 30.8**). Domatesler, erikler ve üzümler etsi meyvelere örnek oluşturur. Bu tip meyvelerde ovaryumun çeperi (perikarp) olgunlaşma sırasında yumuşar. Kuru meyveler, fasulyeyi, fındığı ve tahılları içerir. Bazı kuru meyveler tohumları yaymak için olgunlaşınca açılır. Buna karşılık diğerleri kapalı kalır. Bitkinin üstündeyken hasat edilen, kuru ve rüzgarla yayılan çimengillerin meyveleri, insanların başlıca besinini oluşturur. Kolaylıkla yanlışa düşülerek tohum sanılan mısır, çeltik, buğday ve diğer tahılların danelerinin her biri, aslında bir meyvedır. Bu meyveler, tohumu tohumun kabuğuna yapıştıran, kuru bir dış örtüye (ovaryumun daha önceki çeperi) sahiptir.

Şekil 30.9'da görüldüğü gibi, meyve ve tohumlardaki çeşitli adaptasyonlar tohumların yayılmasına yardım eder. Karahindiba ve akçaağaç gibi bazı tohumlu bitkilerin tohumları, paraşüt veya pervaneler gibi iş gören meyvelerin içinde bulunur. Bu özellik, rüzgarla yayılmayı sağlayan bir adaptasyondur. Hindistan cevizi gibi bazı meyveler ise su ile yayılmaya uyum sağlamıştır (bakınız Şekil 38.11). Ve pek çok angiosperm, tohumlarının taşınması için hayvanlara bağımlıdır. Bu bitkilerin bazıları kabuğu dikenli, değişime uğramış meyvelere sahiptir. Dolayısıyla hayvanların kürküne (ya da insanların elbiselerine) yapışabilirler. Diğer angiospermler genellikle besleyici, tatlı ve canlı renklere sahip, olgunlaştığını bildiren tüketilebilir meyveler üretir. Bir hayvan meyveyi yiyince, meyvenin etsi kısmını sindirir. Fakat sert tohumlar çoğunlukla hayvanın sindirim sisteminden zarar görmeden geçer. Hayvanlar, doğal gübre sağlayıcısı olmalarının yanı sıra, tohumu, meyveyi yedikleri yerden kilometrelerce uzakta bırakabilirler.

▼ **Şekil 30.8 Meyvenin yapısındaki bazı varyasyonlar.**

▼ Domates, perikarpın (meyve çeperi) dış ve iç tabakaları yumuşak olan etsi bir meyve

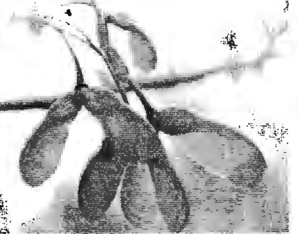
▼ Greyfurt, perikarpının dış tabakaları sert, iç tabakaları ise yumuşak olan etsi bir meyve

► Nektarin, perikarpının dış tabakaları yumuşak, iç tabakaları (öz) ise sert olan bir etsi meyve

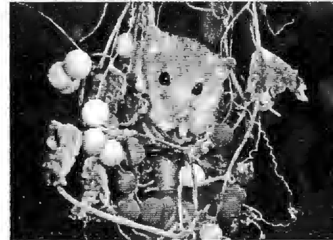
▼ Fındık, olgunlaşınca kapalı kalan kuru bir meyve

◄ İpekotu, olgunlaşınca açılan kuru bir meyve

▼ **Şekil 30.9 Meyvelerde tohumların yayılmasını artıran adaptasyonlar.**



► Kanatlar, akçaağaç meyvelerinin rüzgarla taşınmasını sağlar.



◄ Kirazların ve tüketilebilir diğer meyvelerin içindeki tohumlar çoğunlukla hayvan dışkısıyla yayılırlar.





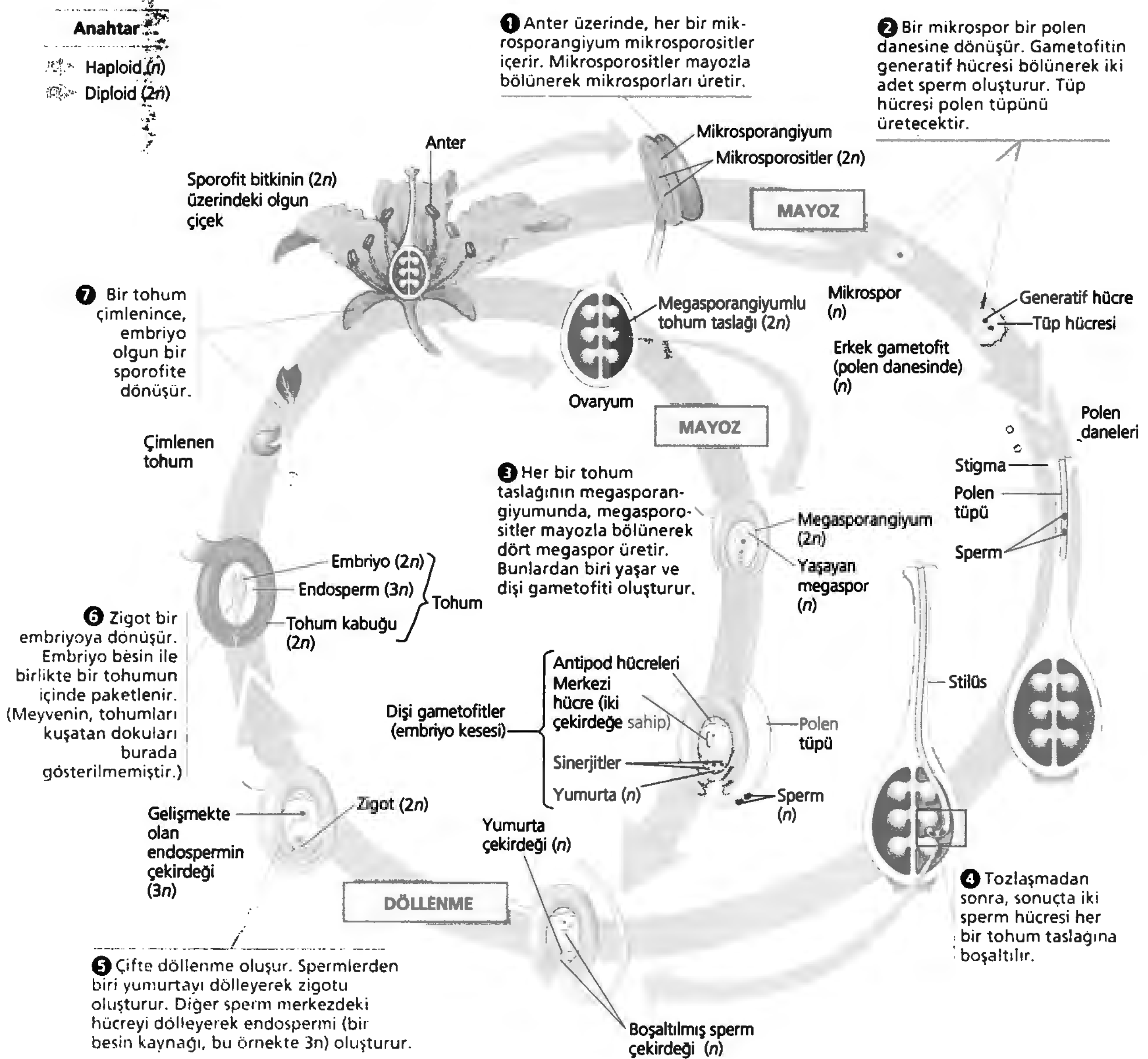
◄ Pıtrağın dikenleri, meyvelerin hayvanların üzerine yapışmasını sağlayarak tohumun yayılmasını kolaylaştırır.

Angiospermlerin Yaşam Döngüsü

Şekil 30.10'da tipik bir angiosperm yaşam döngüsünü izleyebilirsiniz. Sporofitin çiçeği, erkek gametofitleri oluşturan mikrosporları ve dişi gametofitleri oluşturan megasporları üretir. Erkek gametofitler, anterlerdeki mikrosporangiyumların içinde gelişen polen tanelerinde bulunur. Her bir erkek gametofit, iki haploid hücreye sahiptir: bölünerek iki adet sperm üreten bir *generatif hücre* ve bir polen tüpü oluşturan bir *tüp hücresi*. Ovaryumun içinde gelişen her bir tohum taslağı dişi bir gametofit içerir. Bu dişi gametofit aynı zamanda **embriyo kesesi** olarak da bilinir. Embriyo kesesi sadece birkaç hücreden oluşur. Bu hücrelerden biri yumurtadır (Gametofitlerin gelişimini Bölüm 38'de daha ayrıntılı olarak tartışacağız.).

Polen anterden ayrıldıktan sonra bir karpelin ucundaki yapışkan stigmaya taşınır. Her ne kadar bazı çiçekler kendi kendine tozlaşırsa da çoğu, **karşılıklı döllenmeyi** garanti altına alan mekanizmalar geliştirmiştir. Angiospermlerde, karşılıklı tozlaşma, bir bitkinin üstündeki bir çiçeğin anterindeki polenin, aynı türe ait başka bir bitkideki bir çiçeğin stigmasına taşınmasıdır. Karşılıklı döllenme genetik çeşitliliği arttırır. Bazı türlerde, tek bir çiçeğin stamen

▼ **Şekil 30.10 Bir angisopermin yaşam döngüsü.**



ve karpelleri farklı zamanlarda olgunlaşabilir ya da kendi kendine tozlaşma olasılığını ortadan kaldıracak şekilde düzenlenmiştir.

Polen danesi bir karpelin stigmasına yapıştıktan sonra su absorblar ve çimlenir. Tüp hücresi, karpelin stilüsü içinde aşağı doğru büyüyen bir polen tüpü oluşturur. Polen ovaryuma ulaştıktan sonra, tohum taslağının integümentlerindeki bir açıklık olan **mikropilden** girer. Daha sonra iki spermi dişi gametofite (embriyo kesesi) boşaltır. Spermlerden biri yumurtayı dölleyerek diploid bir zigot oluşturur. Diğer sperm ise, dişi gametofitin merkezde yer alan büyük hücresindeki iki çekirdek ile birleşerek triploid bir hücre oluşturur. Bu döllenmelerden birini sonucunda zigot, diğerinde ise triploid bir hücre oluşturulur. **Çifte döllenme** olarak isimlendirilen bu tip bir döllenme angiospermlere özgüdür.

Çifte döllenmeden sonra, tohum taslağı bir tohuma dönüşür. Zigot sporofit bir embriyoyu oluşturur. Bu embriyo, tam olgunlaşmamış bir köke ve bir ya da iki tohum yaprağına sahiptir. Tohum yaprakları **kotiledonlar** olarak isimlendirilir. Dişi gametofitin triploid merkezi hücresi endospermi oluşturur. **Endosperm**, gelişmekte olan embriyoyu besleyen nişasta ve diğer besinlerce zengin bir dokudur.

Angiospermlerde çifte döllenmenin işlevi nedir? Bu konudaki hipotezlerden birine göre, çifte döllenme, tohumdaki besin kaynağı ile embriyonun aynı zamanda gelişmesini sağlamaktadır. Eğer belirli bir çiçek tozlaşmaz ve sperm hücreleri embriyo kesesine boşaltılmaz ise döllenme oluşmaz. Bunun sonucunda ne endosperm ne de embriyo oluşur. Dolayısıyla çifte döllenme, çiçekli bitkilerin içerdikleri besinleri, döllenmemiş tohum taslağı için boş yere harcamasını önleyen bir adaptasyondur.

Gnetophyta şubesine ait bazı gimnosperm türlerinde başka bir tip çifte döllenme görülür. Bununla birlikte, bu türlerde çifte döllenme sonucunda, bir embriyo ve bir endospermden ziyade, iki embriyo oluşur.

Daha önce okumuş olduğunuz gibi tohum, embriyo, endosperm ve integümentlerden türemiş bir tohum kabuğundan oluşur. İçerdiği tohum taslakları tohuma dönüşürken, ovaryum da meyveye dönüşür. Bir tohum yayıldıktan sonra çevresel koşulların uygun olması halinde çimlenir. Kabuk parçalanır ve embriyo bir fide olarak çıkar. Fide, fotosentezle kendi besinlerini üretene kadar, endosperm ve kotiledonlarda biriktirilmiş besini kullanır.

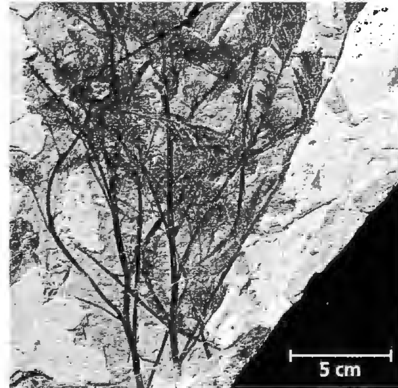
Angiospermlerin Evrimi

Angisopermlerin kökeninin aydınlatılması- bir zamanlar Charles Darwin'in *"iğrenç gizem"* olarak ifade ettiği şey- evrimsel biyologlar için heyecan verici zorluklar ortaya çıkarmıştır. Angiospermler en az 140 milyon yıl önce, Mezozoiğin sonlarında ortaya çıkmıştır. Bu dönemde, kladın ana dalları ortak atalarından çeşitlenmiştir. Kretase periyodunun ortasına kadar (100 milyon yıl önce) angiospermler karasal ortamların çoğunda baskınlık oluşturmaya başlamıştır. Dünyanın pek çok bölgesinde, kozalaklılar, sikaslar ve diğer gimnospermler çiçekli bitkilere yol açtıkça peyzaj büyük ölçüde değişmiştir.

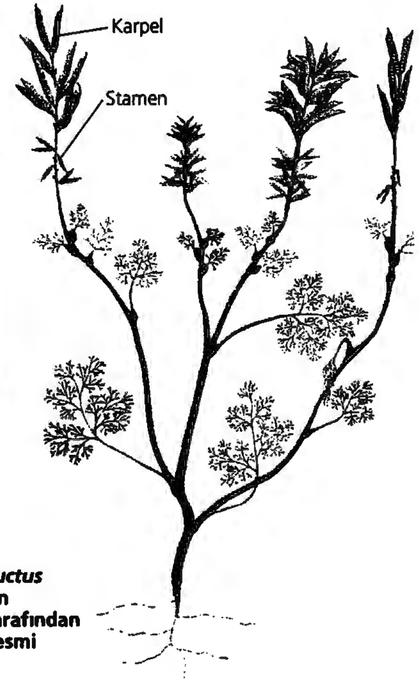
Angiospermlerin çiçekleri ve meyveleri, bu bitkileri günümüz gimnospermlerinden belirgin bir şekilde ayırmıştır. Bu durum, angiospermlerin kökenini bir gizem haline getirmiştir. Bilim insanları angiospermlerin yapısının nasıl ortaya çıktığını anlamak için fosilleri incelemekte, angiosperm filogenisini geliştirmekte, çiçekler ve de angiospermlerdeki diğer yeniliklerinin altında yatan gelişim ile özellikleri aydınlatmaktadır. Göreceğimiz gibi, Darwin'in gizemini çözme yönünde büyük gelişmeler olmakla birlikte, angiospermlerin ilk tohumlu bitkilerden nasıl türediklerini tam olarak anlayabilmiş değiliz.

Fosil Angiospermler

Çinli bilim insanları, 1990'lı yılların sonlarında, 125 milyon yıllık şaşırtıcı angiosperm fosilleri bulmuştur. Bu fosiller, *Archaefructus liaoningensis* ve *Archaefructus sinensis* olarak isimlendirilmiştir **(Şekil 30.11)**. Bunların bazı özellikleri günümüzde yaşayan angiospermlerin özellikleriyle benzerlik göstermektedir. Buna karşılık, diğer bazı özellikler farklılık gösterir. Örneğin *Archaefrucdus sinensis*'te anterler ve kapalı karpellerin içinde bulunan tohumlar bulunmaktadır. Fakat bitkide sepal ve petaller bulunmamaktadır. Bilim insanları, 2002'de, günümüzde yaşayan 173 bitki türü ile *Archaefructus*'u karşılaştırmıştır. Araştırıcılar *Archaefructus*'un, angiospermlerin bilinen en eski grubuna dahil olabilecekleri sonucuna varmışlardır.



(a) *Arcahaefructus sinensis*, 125 milyon yıllık bir fosil. Bu tür, diğer bütün angiosperm gruplarının kardeş grubunu temsil edebilir ya da su zambağı (bakınız Şekil 30.12.) grubuna dahil olabilir. Araştırıcılar filogenetik analizler yaparak bu iki hipotezi test etmektedir.



(b) *Archaefructus sinensis*'in ressam tarafından çizilmiş resmi

▲ **Şekil 30.11 Çiçekli ilkin bir bitki.**

Archaefructus fosillerine dayanarak, *Archaefructus*'un ve günümüzde yaşayan angiospermlerin ortak atalarının özelliklerini ortaya çıkarabilir miyiz? Fosiller *Archaefructus*'un, basit çiçeklerinin bulunduğunu, bitkinin sucul olduğunu ve bitkinin suyun üstünde kalmasına yardım etmiş olasılığı olan soğan şeklindeki yapılara sahip, otsu bir bitki olduğunu göstermektedir. Ancak angiospermlerin ortak atalarının basit çiçekli mi, otsu mu ve de sucul mu olduğunun araştırılması için, angiospermlerin yakın akrabası olduğu düşünülen diğer tohumlu bitkilerin fosillerinin de incelenmesi gerekir. Bu bitkilerin hepsi odunsuydu. Bu da ortak atalarının olasılıkla odunsu olduğunu göstermektedir. Bundan başka, paleobotanikçiler sucul ve daha sonra dallanan soylara ait ve *Archaefructus*'un çiçeklerine benzeyen çiçeklere sahip angiosperm fosilleri bulmuştur. Bu, basit çiçeklerin ve sucul büyüme şeklinin, ortak atanın özelliklerinden ziyade, *Archaefructus*'un türemiş özellikleri olduğuna işaret etmektedir. Sonuçta, araştırıcıların çoğu angiospermin ortak atasının odunsu olduğunu düşünse de, ortak atanın diğer özellikleri konusunda anlaşmazlıklar sürmektedir.

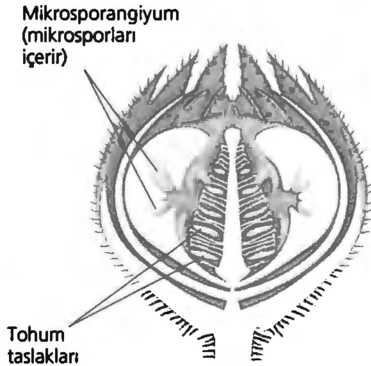
Angiosperm Filogenisi

Bilim insanları, ilk angiospermlerin vücut planını aydınlatmak için, uzun bir süredir, fosil türler dahil, hangi tohumlu bitkilerin angiospermlerin en yakın akrabası olduğunu belirlemek için çalışmaktadır. Moleküler ve morfolojik kanıtlar, günümüzde yaşayan angiospermlerin monofiletik bir grup olduğunu ve bunların ilk ortaya çıkan soylarının, yaklaşık 305 milyon yıl önce angiospermlerin atalarından dallandıklarını göstermektedir. Bu, angiospermlerin 305 milyon yıl önce ortaya çıktıkları anlamına gelmez. Fakat gimnospermlerin ve angiospermlerin ortak, en son akrabalarının, o süreçte yaşadıkları anlamına gelir. Aslında angiospermler, Bennettitales gibi ortadan kalkmış tohumlu bitkilerle yakın akraba olabilir. Bennettitales olasılıkla böceklerle tozlaşmış olduğu sanılan, çiçek benzeri yapılara sahip bir gruptur (**Şekil 30.12a**). Sistematikçiler bu konuyu filogenetik çalışmalarla çözmeye uğraşmaktadır. Bu çalışmalarda, çok çeşitli tohumlu bitkinin fosillerden ve yaşayan türlerinden elde edilen verileri birleştirilmektedir.

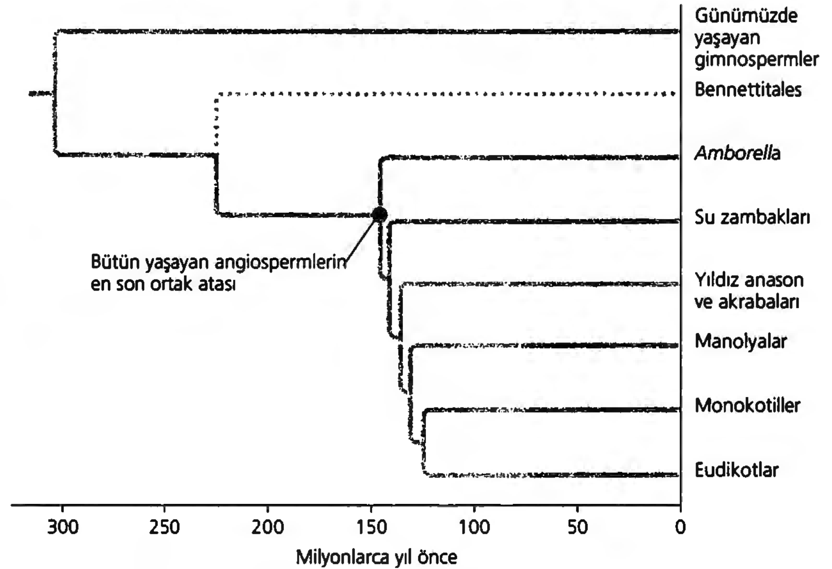
Angiospermlerin kökeninin anlaşılması, aynı zamanda, angiosperm kladlarının birbirlerinden ayrılma sırasının çalışılmasına bağlıdır. Bu konuda, son yıllarda önemli ilerlemeler kaydedilmiştir. Moleküler ve morfolojik kanıtlar olarak isimlendirilen, Güney Pasifik'te yaşayan küçük bir çalının ve nilüferlerin en eski angiosperm soylarının yaşayan iki temsilcisi olduğunu göstermektedir (**Şekil 30.12b**).

Angiospermlerde Gelişim Şekilleri

Bitki gelişimi ile ilgili çalışmalar, çiçekli bitkilerin kökeni konusunda ek ipuçları ortaya çıkarmaktadır. Örneğin, *Amborella* ile 2006 yılında yapılan bir çalışma, yumurtaları oluşturan öncül (atasal) hücrelerin, günümüzde yaşayan diğer angiospermlerde yumurtayı oluşturan öncül hücrelerden farklı ol-



(a) Angiospermlerin olası bir atası mı? Bu çizimde, Bennettitales'de bulunan çiçek benzeri yapıların enine kesiti görülmektedir. Tohumlu bitkilerin ortadan kalkmış bir grubu olan Bennettitales'in gimnospermlere göre, angiospermlerle daha yakın akraba olduğu öne sürülmektedir.



(b) Angiosperm filogenisi. Bu ağaç, morfolojik ve moleküler kanıtlara dayanarak, angiospermlerin evrimsel ilişkileri ile ilgili mevcut hipotezlerden birini göstermektedir. Angiospermler en az 140 milyon yıl önce ortaya çıkmıştır. Kesikli çizgiler, angiospermlerin olası bir kardeş grubu olan Bennettitales'in belirsizliğini sürdüren konumunu göstermektedir.

▲ **Şekil 30.12 Angiospermlerin evrimsel geçmişi.**

? *Eğer 150 milyon yıllık bir monokotil fosili bulunmuş olsaydı, (b)'deki filogeninin dallanma sırasının yeniden çizilmesi gerekir miydi? Açıklayınız.*

duğunu göstermiştir. Şaşırtıcı olan, *Amborella*'da yumurtaların oluşma şeklinin, gimnospermlerde yumurtanın oluşma şekline benzemesidir-bu, gimnospermler ve angiospermlerin eskiden yaşamış ortak atalarının arasında olası bir bağlantıyı göstermektedir. Diğer çalışmalar, ilkin angiosperm çeşitlerindeki (*Amborella*'da olduğu gibi) iki koruyucu integümentten dış tarafta olanının, iç tarafta olandan ayrı olarak ortaya çıkmış değişikliğe uğramış yaprak olduğunu ortaya koymuştur. Gimnospermlerde sadece tek bir integüment bulunduğundan, bilim insanları angiospermlerde ikinci integümentin tam olarak nasıl türediğini merak etmektedir. Araştırıcılar, aynı zamanda angiospermlerde çiçek gelişimini denetleyen genler dahil, gimnospermler ve angiospermlerde gelişimle ilgili anahtar özellikteki genler üzerinde çalışmaktadır. Elde edilen ilk bulgular, gimnosperm ve angiospermlerde ortak olan, gelişimle ilgili yolları ortaya çıkarmıştır. Bu ortak yollar, çiçekli bitkilerin kökenine götüren basamaklara ilişkin ipucu verebilir.

Angiospermlerde Çeşitlilik

Mezozoik'teki mütevazı başlangıçlarından bu yana, günümüzde angiospermlerin tür çeşitliliği 250.000'in üstüne çıkmıştır. Sistematikçilerin çoğu 1990'lı yılların sonuna kadar, çiçekli bitkileri kotiledon sayısı ya da embriyodaki tohum yapraklarına dayanarak iki gruba ayırmıştır. Tek kotiledonlu türler **monokotiller**, iki kotiledonlu olanlar ise **dikotiller** olarak isimlendirilmiştir. Bu iki grubu tanımlamak için, çiçek ve yaprak yapısı gibi diğer özellikler de kullanılmıştır. Örneğin, monokotillerde yaprak damarlanması tipik olarak paraleldir (bir çimen yaprağının ayasını gözünüzde canlandırın), buna karşılık dikotillerin çoğunda damarlanma ağsıdır (bir meşe yaprağını gözünüzde canlandırın). Mısır, buğday ve pirinç monokotil; güller, bezelyeler, ayçiçekleri ve akçaağaçlar ise bazı dikotil örnekleridir.

Bununla birlikte, son yapılan DNA çalışmaları monokotil-dikotil ayrımının evrimsel ilişkileri tamamen yansıtmadığını göstermiştir. Mevcut araştırma, monokotillerin bir klad oluşturdukları hipotezini desteklemekle birlikte, geleneksel olarak dikotiller olarak isimlendirdiğimiz türlerin polifiletik olduklarını göstermektedir. Bir zamanlar dikotiller olarak sınıflandırılmış türlerin büyük bir çoğunluğu, büyük bir klad oluşturmaktadır. Bu klad, günümüzde **eudikotlar** ("gerçek dikotiller") olarak bilinmektedir. Daha önceki dikotillerin geri kalanı ise, daha küçük, birkaç soy halinde gruplandırılmıştır. Bu soyların üçü, gayri resmi olarak **bazal angiospermler** olarak isimlendirilmiştir. Çünkü bunlar çiçekli bitkilerin en eski soylarını içermektedir. **Magnoliidler** olarak isimlendirilen dördüncü bir soy ise daha sonra ortaya çıkmıştır. **Şekil 30.13**, angiospermlerdeki çeşitliliğe genel bir bakışı yansıtmaktadır.

▼ **Şekil 30.13**

İnceleme Angiosperm Çeşitliliği

Bazal Angiospermler

Günümüzde yaşayan bazal angiospermlerin şu an üç soydan oluştuğu düşünülmektedir. Bunlar yaklaşık sadece 100 tür içermektedir. En eski soyun tek bir tür, yani *Amborella trichopoda* (sağda) tarafından temsil edildiği sanılmaktadır. Yaşayan diğer soylar, nilüferleri içeren bir klad ve yıldız anasonu ile akrabalarının oluşturduğu diğer bir klad olarak dallanmıştır.



Amborella trichopoda Sadece Yeni Kaledonya'nın Güney Pasifik adalarında bulunan bu küçük çalı, angiosperm soy ağacının kaidesinde yer alan bir dalın yaşayan tek üyesidir. *Amborella*'dan daha sonra ortaya çıkan angiospermlerde mevcut olan trakeler, *Amborella*'da görülmez. Uzun tüpler şeklinde düzenlenmiş ksilem hücrelerinden oluşan trakeler, trakelere göre, suyu daha etkili taşır. *Amborella*'da trakelerin bulunmayışı, trakelerin, *Amborella*'nın dallanmasından sonra ortaya çıkan soydan gelişmiş olabileceklerini göstermektedir.



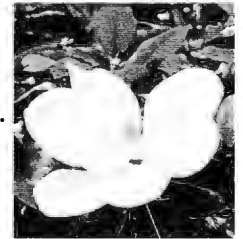
Nilüfer (*Nymphaea "Rene Gerard"*). Nilüferler bir kladın yaşayan üyeleridir. Bunlardan önce olasılıkla sadece *Amborella* soyu ortaya çıkmıştır.



Yıldız anasonu (*Illicium floridanum*) Bu tür, bazal angiospermlerin günümüzde yaşayan üçüncü bir soyunu temsil etmektedir.

Magnoliidler

Magnoliidler yaklaşık 8,000 türden oluşmaktadır. Manolyalar, defneler ve karabiber en bilinenleridir. Magnoliidler hem otsu hem de odunsu türler içermektedir. Her ne kadar çiçek organlarının halkadan çok, sarmal düzenlenmesi gibi, bazal angiospermler ile bazı ortak özellikleri paylaşırlarsa da, eudikotlar ve monokotillerin daha yakın akrabasıdır.



Güney manolyası (*Magnolia grandiflora*). Manolya ailesinin bu üyesi, odunsu bir magnoliiddir. Burada gösterilen ve "Goliath" olarak isimlendirilen güney manolyası varyetesinin çiçekleri yaklaşık bir ayak büyüklüğündedir.

Monokotiller

Angiosperm türlerinin yaklaşık dörtte biri- yaklaşık 70.000 tür- monokotildir. Aşağıdaki örnekler en büyük familyalardan bazılarını temsil etmektedir.



Orkide (*Lemboglossum rossii*)

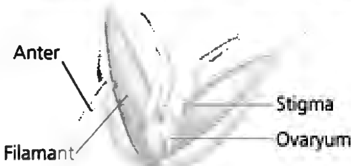


Pigme hurması (*Phoenix roebelenii*)



Zambak (*Lilium* "Cazibesi")





Arpa (*Hordeum vulgare*), bir çimen

Eudikotlar

Eudikotlar angiosperm türlerinin üçte ikisinden fazlası eudikottur- yaklaşık 170.000 tür. Aşağıda eudikotlarda çiçeklerin çeşitliliğinin bir örneği verilmektedir.

Monokotil özellikleri / Eudikot Özellikleri

Embriyolar



Tek kotiledon

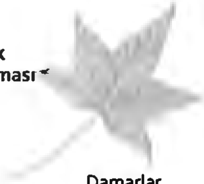


İki kotiledon

Yaprak damarlanması

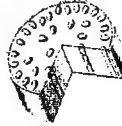


Damarlar çoğunlukla paralel



Damarlar çoğunlukla ağsı

Gövdeler



İletim dokusu dağınık dizilişli



İletim dokusu çoğunlukla dairesel dizilişli

Kökler



Kök sistemi çoğunlukla saçak kök şeklinde (ana kök bulunmaz)



Kazık kök (ana kök) çoğunlukta mevcut

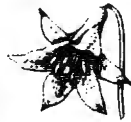
Polen

Bir açıklığı bulunan polen danesi

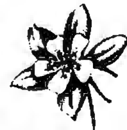


Üç açıklığı olan polen danesi

Çiçekler



Çiçek organlarının sayısı genellikle üçün katları şeklinde



Çiçek organlarının sayısı, genellikle dört veya dördün katları şeklinde



Kaliforniya haşhaşı (*Eschscholzia californica*)



Pirene meşesi (*Quercus pyrenaica*)



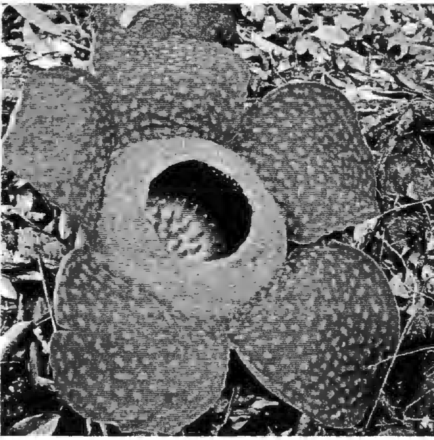
Köpek gülü (*Rosa canina*), bir yabani gül



Kar bezelyesi (*Pisum sativum*), bir baklagil



Kabak (*Cucurbita pepo*) çiçekleri

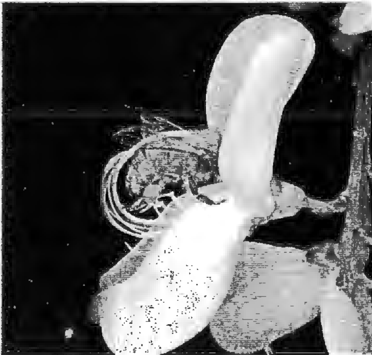


◄ **Şekil 30.14 Sineklerle tozlaşan bir bitki.** Endonezya'da yaşayan, (canavar çiçeği) isimli bu bitkinin çiçeği bir araba lastiği büyüklüğündedir. Bu bitki leş kokusu yararak sinekleri kendine çeker.

Angiospermler ve Hayvanlar Arasındaki Evrimsel Bağlantılar

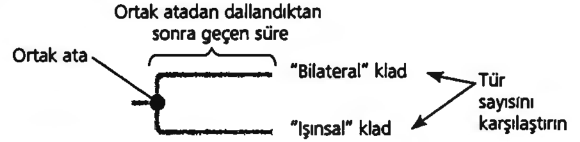
Karalara yerleşmelerinden beri, hayvanlar karasal bitkilerin evrimini, bitkiler de hayvanların evrimini etkilemiştir. Örneğin herbivorlar, kökleri, yaprakları ve tohumları yiyerek bir bitkinin üreme başarısını düşürebilir. Bunun sonucunda, herhangi bir bitki grubunda hayvanlara karşı yeni ve etkili bir savunma geliştiği takdirde, o bitkiler doğal seçilimle avantaj sağlar- bu yeni gelişen savunmanın üstesinden gelebilen herhangi bir herbivor gibi. **Şekil 30.14**'de görüldüğü gibi, bitkiler ve tozlaştırıcılar arasında olan ve de diğer karşılıklı yararlı ilişkiler, benzer evrimsel etkiler yaratabilir.

Yeni tartıştığımız örneklerde, bitkiler ve hayvanlar arasındaki ilişkiler bu ilişkide yer alan belirli tür çiftleri arasında karşılıklı evrime yol açar. Bununla birlikte, bitkiler ve hayvanlar arasındaki ilişkiler, aynı zamanda yeni türlerin oluşma hızı gibi, yaşam tarihinde daha geniş özellikleri etkilemiştir. Çiçek petallerinin düzenlenme şeklinin evrimsel etkisini göz önüne alalım. Çiçek petalleri tek yönden (Şekil 30.13'teki bezelye çiçeğininki gibi, *bilateral simetri*) ya da bütün yönlerden simetriye sahip olabilir (Şekil 30.13'te, köpek gülününki gibi, *ışınsal simetri*). Bilateral simetrili bir çiçek üzerinde, bir böcek tozlaştırıcı, sadece, çiçeğe belirli bir yönden yaklaşınca nektar elde edebilir (**Şekil 30.15**). Bu kısıtlama, bir böcek bir çiçekten diğerine geçerken, polenin, böcek üzerinde aynı türe ait bir çiçeğinin stigması ile temas etmesini sağlayacak şekilde birikme olasılığını artırır. Bu tür bir özel polen taşınımı, dallanarak birbirinden ayrılmış populasyonlar arasında gen akışını azaltır ve böylece bitki türleşme hızında bir artışa yol açar.



◄ **Şekil 30.15 Bilateral simetrili bir çiçeğin tozlaşması.** Bir bal arısının, bilateral simetrili İskoç süpürgesi çiçeğinin salgıladığı (çiçek bezleri tarafından salgılanan şekerimsi bir çözelti) nektarı alabilmesi için, çiçeğe, bu resimde gösterildiği gibi konması gerekir. Bu tür bir konma sırasında sinek hafif sendeler. Bunun sonucunda, çiçeğin stamenleri arıyı sarar ve poleni bulaştırır. Daha sonra bu polen, arının ziyaret ettiği, bu türe ait başka bir çiçeğin stigmasına bırakılır.

Bu tür bir hipotez nasıl test edilebilir? Bu şekilde, örnek olarak bir yaklaşım resmedilmiştir.



Bilateral simetrili çiçeklere sahip olan bir kladın, üyeleri ışınsal simetrili çiçeklere sahip olan bir klad ile birincil derece ortak bir atayı paylaştıkları durumları belirlemek kilit bir basamaktır. Son yapılan bir çalışmada, birbiriyle yakın akraba olan "bilateral" ve "ışınsal" 19 çift klad saptanmıştır. Ortalama olarak, bilateral simetrik çiçekleri olan kladın, ışınsal simetrili çiçeklere sahip olan yakın akraba bir kladdan yaklaşık 2,400 kadar daha fazla türe sahip olduğu saptanmıştır. Türleşmenin bilateral simetrili kladlarda daha hızlı oluştuğunu gösteren bu bulgu, çiçek şeklinin yeni tür oluşma hızını etkileyebildiğini göstermektedir. Sonuç olarak, bitki-tozlaştırıcı ilişkilerinin yarattığı etkilerin, Kretase döneminde çiçekli bitkilerinin baskınlığındaki artışa katkı yaparak, ekolojik komünitelerde angiospermlerin merkezi bir önem kazanmasına yardımcı olduğu düşünülmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 30.3

1. Bir meşenin, bir palamudun daha fazla palamut üretmesinin yolu olduğu söylenmiştir. Bu terimleri içeren bir açıklama yazın: sporofit, gametofit, tohum taslağı, tohum, ovaryum ve meyve.
2. Bir çam kozalağını bir çiçek ile yapı ve işlev açısından karşılaştırarak, zıt olan şeyleri ortaya koyunuz.
3. EĞER ÖYLE İSE? Çiçekli bitkilerin birbirleriyle yakın akraba kladlarındaki türleşme hızları, yeni türlerin oluşma hızı *ile ilişkili midir* ya da çiçek şekli bu hızdan sorumlumudur? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 30.4

İnsanın refahı büyük ölçüde tohumlu bitkilere bağlıdır

Beşinci Ünitenin tamamında, insanların çeşitli organizmalara bağımlı olduğu yolları vurguluyoruz. Ormanlarda ve çiftliklerdeki tohumlu bitkiler, besin, yakıt, odun ürünleri ve ilacın anahtar kaynaklarıdır. Bu bitkilere bağımlılığımız bitkisel çeşitliliğinin korunmasını önemli hale getirmiştir.

Tohumlu Bitkilerden Elde Edilen Ürünler

Besinlerimizin çoğunu angiospermlerden elde ederiz. Sadece altı kültür bitkisi-mısır, çeltik, buğday, patates ve tatlı patates- insanlar tarafından tüketilen kalorinin %80'ini oluşturmaktadır. Ayrıca, angiospermlere canlı hayvanları beslemek için de bağımlıyız: tahıl ile beslenen sığırın 1 kilogramını üretmek için 5-7 kg tahıl gereklidir.

Günümüzde yetişen kültür bitkileri yapay seçilimin ürünleridir- yaklaşık 12.000 yıl önce başlamış olan bitki evcilleştirmesinin bir sonucudur. Bu dönüşümün büyüklüğünü özümsemek için, evcil bitkilerde tohum sayı ve büyüklüğünün, mısır ve teosinte çimeni örneğinde olduğu gibi, yabani akrabalarından daha büyük olduğuna dikkat ediniz (bakınız Şekil 38.16). Bilim insanları kültür bitkilerinin genlerini yabani akrabalarınınki ile karşılaştırarak evcilleştirmeye ilişkin bilgi toplayabilir. Mısırda, koçan büyüklüğü ve teosinte çimeni koçanlarını kuşatan sert kabuğun kaybı gibi dramatik değişiklikler, en az beş mutasyon sonucunda başlamıştır.

Çiçekli bitkiler, ayrıca, tüketilebilen diğer ürünleri de sağlar. Çok bilinen iki içecek, çay yaprakları ve kahve tanelerinden yapılmaktadır. Tropik kakao ağacına, kakao ve çikolata için teşekkür edebilirsiniz. Baharatlar, çiçekler (karanfil, safran), meyve ve tohumlar (vanilya, karabiber, hardal), yapraklar (reyhan, nane, adaçayı) ve hatta kabuk (tarçın) gibi çeşitli bitki kısımlarından elde edilmektedir.

Pek çok tohumlu bitki, yaşayan bütün tohumsuz bitkilerde bulunmayan odunun kaynağıdır. Odun, sert çeperli ksilem hücrelerinden oluşur (bakınız Şekil 35.22). Dünyanın pek çok yerinde başlıca yakıt kaynağıdır. Tipik olarak köknar ve çam gibi kozalaklı ağaçlardan elde edilen kağıt hamuru kağıt yapımında kullanılır. Odun, aynı zamanda, bina yapımında kullanılan en yaygın maddedir.

Yüzyıllardan beri insanlar, ilaç yapımı için de bitkilere bağımlıdır. Kültürlerin çoğunda, otlar tedavi amaçlı kullanılmaktadır. Bilim insanları bu bitkilerin pek çoğunda ilgili sekonder bileşikleri (bakınız s.604) tanımlamış ve daha sonra onları sentezlemiştir. Örneğin, söğüt yaprakları ve kabuğu, Yunanlı hekim Hippocrates'in önerdiği reçeteler dahil, ağrı kesici tedavilerde kullanılmıştır. 1800'lerde, bilim insanları söğüdün tedavi etme özelliğinin salisin isimli kimyasaldan geldiğini bulmuşlardır. Aspirin olarak isimlendirdiğimiz bu tablet, kimyasalın sentezlenmiş bir türevi olan asetil salisilik asittir. Bitkiler aynı zamanda, tıbbi bileşiklerin doğrudan bir kaynağını oluşturur. Amerika Birleşik Devletleri'nde ilaç reçetelerinin yaklaşık %25'i tipik olarak tohumlu bitkiler olmak üzere, bitkilerden elde edilen aktif maddeleri içermektedir. Tohumlu bitkilerde diğer aktif maddeler keşfedilmiş ve daha sonra yapay olarak sentezlenmiştir. **Tablo 30.1**'de tohumlu bitkilerde bulunan sekonder bileşiklerin tıptaki bazı kullanımları verilmiştir.

Tablo 30.1 Bitki Kökenli İlaç Örnekleri

Bileşik	Kaynak	Kullanımı
Atropin	Dulavrat otu	Kalp hastalıkları tedavisi
Dijitalin	Yüksükotu	Kalp hastalıkları tedavisi
Mentol	Ökalüptus ağacı	Boğaz iyileştirici
Kinin	Kinkona ağacı	Sıtma önleyici
Taksol	Pasifik porsuk ağacı	Yumurtalık kanseri ilacı
Tubocurarin	Kürara ağacı	Kas gevşetici
Vinblastin	Cezayir menekşesi	Kan kanseri ilacı

Bitki Çeşitliliği Üzerindeki Tehlikeler

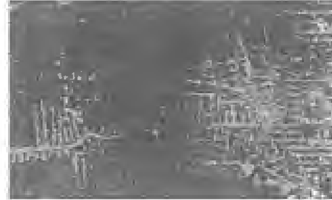
Her ne kadar, bitkiler yenilenebilir kaynaklar ise de, bitkisel çeşitlilik bu tür bir kaynak değildir. Artan insan nüfusu ve insanların yer ve kaynak gereksinimi bitki türlerini hızla yok etmektedir. Bu sorun, insan populasyonların üçte ikisinden fazlasının yaşadığı ve nüfus artışının en hızlı olduğu tropiklerde özellikle büyüktür. Her yıl yaklaşık 55.000 km^2'lik tropik yağmur ormanı kesilmektedir (**Şekil 30.16**). Bu hız devam ederse, geriye kalan 11 milyon km^2'lik tropik

▼ **Şekil 30.16**

ETKİ

Tropik Yağmur Ormanlarının Kesilmesi

Son birkaç yüzyılda, Dünya'nın tropik ormanlarının yaklaşık yarısı kesilerek çiftliğe ve diğer kullanımlar için dönüştürülmüştür. Aşağıda görülenler gibi, uydu görüntüleri, bu bölgelerin birlikte, kabaca Kanada'nın büyüklüğü kadar olduğunu göstermektedir. Canlı ağaçlar, yerel ortamı soğutan (terin vücuttan buharlaşmasının vücudumuzu soğuttuğu gibi) ve yağmur olarak yeniden döngüye giren havayı nemlendirerek atmosfere büyük miktarlarda su sağlar. Ağaçlar kesildiğinde, atmosfere daha az nem yayılır. Bunun sonucunda sıcaklık artar ve yağış azalır. Ağaçların kesilmesi aynı zamanda fotosentez sırasında ortaya çıkan atmosferdeki karbon dioksit (CO_2) absorpsiyonunu da azaltır.



2000 yılında çekilen bu uydu görüntüsü, yoğun tropik yağmur ormanlarının kuşattığı Brezilya'da ağaçların kesildiği alanları göstermektedir.



2009'a kadar, aynı tropik yağmur ormanının çok daha fazlası kesilmiştir.

NEDEN ÖNEMLİ Tropik yağmur ormanlarının yok olması sonucu atmosferdeki CO_2 artışı ve sıcaklığın yükselmesi küresel ısınmaya katkı yapmaktadır. Bu durum, bu ormanların korunmasını çok öncelikli yapmaktadır. Bunun ötesinde, yağmurun özelliklerindeki değişikliklerin en fakir ülkelerin bazılarında tarımsal üretimi azaltması beklenmektedir. Son olarak, tropik yağmur ormanları Dünya'daki bütün türlerin %50'si ya da daha fazlasına ev sahipliği yapmaktadır. Dolaysısıyla, tropik yağmur ormanlarının kesilmesi sonucu ortaya çıkan yüksek sıcaklıklar, yağışın azalması ve habitat kaybı pek çok türün yok olmasına yol açabilir.

EK OKUMA G:P. Asner, T.K.Rudel, T.M Aide, R. Defries, and R. Emerson, A contemporary asessment of change in humid tropical forests, *Conservation Biology* 23:1386-1395 (2009).

EĞER ÖYLE İSE? Ağaç kesme, geriye kalan orman parçasının uç kısımlarında sıcaklık ve nemi nasıl etkiler?

yağmur ormanı 200 yılda tamamen yok olacaktır. Bu yıkımın en yaygın nedeni, ormanların tarımsal amaçlı kesilmesi ve yakılarak yok edilmesidir (bakınız Bölüm 56). Ormanlarla birlikte çok sayıda bitki türü de yok olmaktadır. Kuşkusuz bir tür yok olunca bir daha asla geriye dönmemektedir.

Bitki türlerinin kaybına, böceklerin ve yağmur ormanlarında yaşayan diğer hayvanların kaybı eşlik etmektedir. Araştırıcılar, yağmur ormanları ve diğer ekosistemlerde habitat parçalanmasının, her yıl yüzlerce türün yok olmasına neden olduğunu hesaplamışlardır. Bilim insanları, eğer tropiklerde ve herhangi başka bir yerde kayıpların şu anki hızda sürmesi halinde, gelecek birkaç yüzyılda, dünyadaki türlerin %50'si ya da daha fazlasının yok olacağını öngörmektedir. Permiyen ve Kretase'deki kitlesel yok oluşları geçecek olan ve karasal bitkilerin (ve diğer pek çok organizmanın) evrimsel geçmişini sonsuza dek değiştirecek olan bu tür kayıplar, küresel ölçüde kitlesel bir yok oluşa neden olacaktır.

Pek çok insan, canlı organizmaların yok oluşuna katkı yapması nedeniyle, etik sorumluluk taşımaktadır. Ayrıca, bitkisel çeşitliliğin kaybı konusunda kaygı duyulmasının pratik nedenleri de vardır. Şu ana değin, bilinen 290.000 türden daha fazlasının sadece küçük bir grubunun potansiyel kullanımı keşfedilmiştir. Örneğin, yaklaşık bütün besinimiz iki düzine tohumlu bitkinin tarımına dayalıdır. Ve 5.000 bitki türünden daha azının tıptaki potansiyel kullanımı araştırılmıştır. Tropik yağmur ormanı, varlığını henüz belirlemeden önce yok olabilecek, şifalı bitkilerin bir ilaç kutusu olabilir. Eğer yağmur ormanlarını ve diğer ekosistemleri sadece yavaş bir şekilde yenilenen canlı hazineler olarak görmeye başlarsak, bunların ürünlerini sürdürülebilir hızlarda hasat etmeyi öğrenebiliriz. Bitki çeşitliliğini korumak için başka neler yapabiliriz? Sekizinci Ünitede (Ekoloji) ayrıntılı inceleyeceğimiz gibi, bu yönden birkaç soru önemlidir.

KAVRAM KONTROLÜ 30.4

1. Bitki çeşitliliğinin niçin yenilenemez bir kaynak olarak düşünülmesi gerektiğini açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Araştırıcıların, tohumlu bitki kökenli yeni ilaçları daha etkili araştırmasına filogeniler nasıl yardımcı olur?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

30 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 30.1

Tohumlar ve polen daneleri karalarda yaşamın anahtar adaptasyonlarıdır (ss. 618-621)

Tohumlu bitkilerin, Türemiş Beş Özelliği

İndirgenmiş gametofitler	Mikroskobik erkek ve dişi gametofitler (*n*), sporofit (2*n*) tarafından beslenmekte ve korunmaktadır	Erkek gametofit; Dişi gametofit
Heterospori	Mikrospor (bir erkek gametofit oluşturur); Megaspor (bir dişi gametofit oluşturur)	
Tohum taslakları	Tohum taslağı (gimnosperm)	İntegüment (2*n*); Megaspor (*n*); Megasporangiyum (2*n*)
Polen	Polen daneleri döllenme için suya gereksinimi ortadan kaldırır	
Tohumlar	Tohumlar: korunaksız sporlardan daha iyi yaşar ve uzun mesafelere taşınır	Tohum kabuğu; Besin kaynağı; Embriyo

Bir tohum taslağının (integüment, megaspor, megasporangiyum) kısımlarının bir tohumun kısımlarına nasıl karşılık geldiğini açıklayınız.

KAVRAM 30.2

Gimnospermler tipik olarak kozalakların üzerinde "çıplak" tohumlar taşır (ss. 621-625)

- Bütün fosil kayıtlarında ortaya çıkan gimnospermler, Mezozoik'te, pek çok karasal ekosistemde baskın hale gelmiştir. Yaşayan tohumlu bitkiler iki monofiletik gruba ayrılabilir: gimnospermler ve angiospermler. Günümüzde yaşayan gimnospermler, sikasları, *Ginkpo biloba*'yı, gnetofitleri ve kozalaklıları içerir.
- Sporofit dölün baskınlığı, döllenmiş tohum taslaklarından tohumların gelişimi ve spermi tohum taslağını taşımada polenin rolü, tipik bir gimnosperm yaşam döngüsünün kilit özellikleridir.

Her ne kadar gimnospermlerin 1,000'den daha az türü bulunuyorsa da, bu grup evrimsel geçmişlerinin süresi, adaptasyonlar ve coğrafik dağılım açısından hala çok başarılıdır. Açıklayınız?

KAVRAM 30.3

Angiospermlerin üreme adaptasyonları, çiçeği ve meyveyi içerir (ss. 625-632)

- Çiçekler genel olarak değişime uğramış dört yaprak halkasından oluşur: sepaller, petaller, stamenler (polen üreten) ve karpeller (tohum taslaklarını üreten). Ovaryumlar çoğunlukla meyveler şeklinde olgunlaşır. Meyveler, rüzgar, su ya da hayvanlarla yeni ortamlara taşınır.
- Kretase döneminde angiospermlerde uyumsal bir açılım ortaya çıkmıştır. Fosiller, filogenetik analizler ve gelişim ile ilgili çalışmalar çiçeklerin kökenine bir açıklama getirmektedir.
- Bazal angiospermlerin bazı grupları tanımlanmıştır. Angiospermlerin diğer büyük kladları manolyaları, monokotilleri ve eudikotları içerir.

- Angiospermler ve hayvanlar arasındaki tozlaşma ve diğer ilişkiler son 100 milyon yılda çiçekli bitkilerin başarısına katkı yapmış olabilir.

? *Angiospermlerin kökenini anlaşılmaz kılan nedir? Darwin'in "berbat gizemi" çözülmüş müdür? Açıklayınız.*

KAVRAM 30.4

İnsanın refahı büyük ölçüde tohumlu bitkilere bağlıdır (ss. 632-634)

- İnsanlar besin, odun ve ilaç gibi pek çok ürün için tohumlu bitkilere bağımlıdır.
- Habitat parçalanması pek çok bitki türünün ve onların desteklediği hayvan türlerinin ortadan kalkması tehlikesini doğurmuştur.

? *Geriye kalan tropik ormanları yok etmenin insanlara neden zarara vereceğini ve kitlesel yok oluşlara yol açacağını açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Bir angiospermde megasporangiyumu nerde bulabilirsiniz?
a. bir çiçeğin stilüsünde
b. bir polen tüpünün ucunun içinde
c. bir çiçeğin stigmasında kuşatılmış olarak
d. bir çiçeğin ovaryumunda yer alan bir tohum taslağının içinde
e. bir stamende bulunan anterlerin içinde polen keselerinde paketlenmiş olarak

2. Bir meyve genel olarak
a. olgun bir ovaryumdur.
b. kalınlaşmış bir stilüstür.
c. genişlemiş bir tohum taslağıdır.
d. değişime uğramış bir köktür.
e. olgun bir dişi gametofittir.

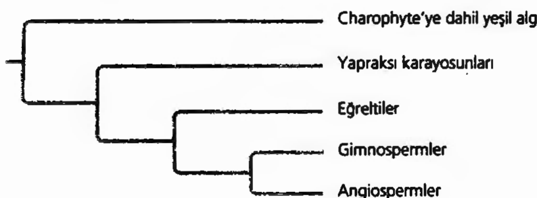
3. Angiospermlerde, aşağıdakilerden hangisi kromozom sayısı ile doğru eşleştirilmemiştir?
a. yumurta—n
b. megaspor—$2n$
c. mikrospor—n
d. zigot—$2n$
e. sperm—n

4. Aşağıdakilerden hangisi gimnospermleri ve angiospermleri diğer bitkilerden ayıran bir özellik *değildir*?
a. döl almaşları
b. tohum taslakları
c. integümentler
d. polen
e. bağımlı gametofitler

5. Gimnospermler ve angiospermlerde aşağıdakilerden hangisi ortak değildir?
a. tohumlar
b. polen
c. iletim dokusu
d. ovaryumlar
e. tohum taslakları

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

6. **ÇİZİNİZ** Aşağıda verilen, türemiş karakterlerden her birinin filogenetik ağacın üstünde ortaya çıktığı yerde a-d harflerini kullanın
a. çiçekler
b. embriyolar
c. tohumlar
d. iletim dokusu



7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Yaşam tarihi, birkaç kez kitlesel yok oluşla kesilmiştir. Örneğin, Kretase'nin sonunda, bir meteorun etkisi, dinozorların çoğunun ve pek çok deniz yaşam formunun ortadan kalkmasına neden olmuş olabilir (bakınız Bölüm 25). Fosiller bitkilerin bu tür kitlesel yok oluşlardan daha az etkilendiklerini göstermektedir. Bitkilerin hangi adaptasyonları, bu felaketlere karşı hayvanlardan daha iyi dayanabilmelerini sağlamıştır?

SEVİYE 3:SENTEZ/DEĞERLENDİRME

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**

ÇİZİNİZ Bölüm 38'de ayrıntılı olarak açıklanacağı gibi, angiospermlerin dişi gametofitleri tipik olarak yedi hücreye sahiptir. Bunlardan biri olan merkezi hücre iki haploid çekirdek içerir. Çifte döllenmeden sonra, merkezi hücre triploid olan endosperme dönüşür. Manolyalar, monokotiller ve eudikotlarda, gametofitler tipik olarak yedi hücreye ve triploid endosperme sahip olduklarından, bilim insanları bu özelliğin, angiospermlerin atasal durumu olduğunu varsaymaktadırlar. Bununla birlikte, aşağıda verilen yeni buluşları göz önünde bulundurunuz:
- Angiosperm filogenisine ilişkin anlayışımız, Şekil 30.12b'de gösterildiği gibi, değişmiştir.
- *Amborella trichopoda* sekiz adet dişi gametofit ve triploid endosperme sahiptir.
- Su zambakları ve nilüfer, dört hücreli dişi gametofite ve diploid endosperme sahiptir.

a. Dişi gametofitlerdeki hücrelerin ve endospermin ploidi sayısına ilişkin olarak yukarıda verilen verileri birleştirerek bir angiosperm filogenisi çiziniz (bakınız Şekil 30.12b). Nilüferlerin bütün akrabalarının dört hücreli dişi gametofite ve diploid endosperme sahip olduklarını varsayınız.
b. Etiketlemiş olduğunuz filogeni angiospermlerde dişi gametofit ve endospermin evrimi hakkında ne ifade et-

KONU HAKKINDA YAZINIZ

9. **Yaşamın Hücresel Temeli** Hücreler bütün organizmalarda yapı ve işlevin temel birimleridir. Çok hücreli haploid ve diploid döllerin almaşı, bitkilerin yaşam döngüsünde anahtar bir özelliktir. Mayoz ve döllenme arasında mitotik hücre bölünmesi görülmeyen bir çiçekli bitki soyunu düşününüz (bakınız Şekil 30.10). Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) hücre bölünmesinin zamanlanmasındaki bu değişikliğin, bu soydaki bitkilerin yapısını ve yaşam döngülerini nasıl etkileyeceğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

31

Mantarlar



▲ **Şekil 31.1 Bu ormandaki en büyük organizmayı gösterebilir misiniz?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

31.1 Mantarlar absorbsiyon ile beslenen heterotroflardır
31.2 Mantarlar eşeyli ya da eşeysiz yaşam döngüleriyle sporlar üretirler
31.3 Mantarların atası sucul, birhücreli, kamçılı bir protista idi
31.4 Mantarlar çeşitli soy hatlarını oluşturmak üzere çeşitlenmişlerdir
31.5 Mantarlar besin maddesi döngüleri, ekolojik ilişkiler ve insan refahında anahtar roller oynar

GENEL BAKIŞ

Güçlü Şapkalı Mantarlar

Doğu Oregon'da Malheur Milli ormanında yürürken, dev ağaçların altında orada burada birkaç küme halinde çevreye dağılmış şapkalı mantarları (*Armillaria ostoyae*) gözleyebilirsiniz (**Şekil 31.1**). Ağaçlar şapkalı mantarları cüce gösterir. Fakat şaşırtıcı gelse de, bunun tersi doğrudur. Bu şapkalı mantarların hepsi tek bir dev mantarın toprak üstü kısımlarıdır. Bu mantarın toprakaltındaki uzanan ipliksi ağı, 965 hektarlık bir orman alanına yayılmıştır- 1.800 futbol sahasından daha büyük bir alan. Bilim insanları, şu anki büyüme hızına dayanarak, yüzlerce ton olan bu mantarın 1.900 yıldan beri büyüdüğünü hesaplamışlardır.

Orman tabanındaki bu pek fark edilmeyen şapkalı mantarları, mantarlar aleminin ihmal edilmiş görkeminin güzel bir sembolüdür. Çoğumuz yediğimiz şapkalı mantarlar ya da ara sıra karşılaştığımız atletayağı dışında, bu ökaryotlardan pek haberdar değiliz. Bununla birlikte, mantarlar biyosferin büyük ve önemli bileşenleridir. Yaklaşık 100.000 tür tanımlanmış olmasına karşın, yaklaşık olarak 1.5 milyon mantar türünün bulunduğu tahmin edilmektedir. Çoğu karmaşık çok hücreli yapılara sahip olmasına karşın, bazı mantarlar sadece tek hücrelidir. Bu çeşitli organizmalar, aklınızda canlandırabileceğiniz yaklaşık her bir karasal ve sucul habitatta bulunur; yerden 160 km yüksekte, havada sporlar bulunmuştur.

Mantarlar sadece çok çeşitli ve geniş yayılışlı değildir; aynı zamanda pek çok ekosistemin sağlığı için gereklidirler. Organik maddeyi ayrıştırıp besin maddelerini döngüye sokarak, diğer organizmaların önemli kimyasal elementleri almalarını sağlarlar. İnsanlar mantarları besin kaynağı olarak, tarım ve ormancılıktaki uygulamalarda ve ekmekten antibiyotiklere kadar uzanan çeşitli ürünlerin üretiminde kullanır. Fakat bazı mantarların bitkilerde ve hayvanlarda hastalıklara neden oldukları da doğrudur.

Bu bölümde, mantarların yapısal ve evrimsel tarihini ve de büyük mantar gruplarını inceleyeceğiz. Ayrıca ekolojik ve ticari önemlerini tartışacağız.

KAVRAM 31.1

Mantarlar absorbsiyon ile beslenen heterotroflardır

Çok çeşitli olmalarına rağmen, bütün mantarlar, en önemlisi besinlerini elde etmeleri olmak üzere, bazı ortak özellikleri paylaşırlar. Ayrıca pek çok mantar, çok hücreli iplikler oluşturur. Mantarların bu yapısı, besinleri elde etme şekillerinde önemli rol oynar.

Beslenme ve Ekoloji

Hayvanlar gibi, mantarlar da heterotroftur: bitkiler ve alglerin aksine kendi besinlerini üretemezler. Fakat hayvanların aksine, mantarlar besinlerini sindirmezler (yemezler). Bunun yerine bir mantar, vücudunun dışındaki ortamdan besin maddelerini absorblar. Mantarların çoğu bunu çevresine kuvvetli enzimler salarak yapar. Bu enzimler karmaşık molekülleri daha küçük organik bileşiklere ayrıştırır. Bu küçük organik bileşikleri absorblayarak vücuduna alabilir ve kullanabilir. Diğer mantarlar, enzimleri hücrenin çeperlerine girmek ve böylece hücrelerden besin maddelerini absorblamak için kullanır. Özet olarak, çeşitli mantar türlerinde bulunan farklı enzimler, canlı ya da ölü, çok çeşitli kaynaklardan gelen bileşikleri ayrıştırabilir.

Besin kaynaklarındaki bu çeşitlilik, mantarların ekolojik komünitelerde ayrıştırıcı, parazit ya da mutualistik olarak yaşam süren farklı türlerinin sergilemiş olduğu rollerle karşılık bulmaktadır. Ayrıştırıcı mantarlar, yere düşmüş kütükler, hayvan leşleri ve canlı organizmaların atıkları gibi, cansız organik maddeleri ayrıştırır ve besin maddelerini absorblar. Parazitik mantarlar canlı konağın hücrelerinden besin maddelerini absorblar. Parazitik bazı mantarlar, bitkilerde hastalıklara neden olanlar dahil, patojeniktir. Ayrıca mutualistik mantar, konukçu bir organizmadan besin maddelerini absorblar. Fakat buna karşılık konağa yarar sağlayan eylemlerde bulunurlar. Örneğin, bazı termit türlerinin bünyelerinde yaşayan mutualistik mantarlar, içerdikleri bu enzimleri, diğer mutualistik birhücrelilerin diğer termit türlerinde yaptıkları gibi, odunu ayrıştırmada kullanırlar (bakınız Şekil 28.26).

Mantarların çok çeşitli besin kaynaklarını ayrıştırmasını sağlayan çok yönlü enzimler, mantarların ekolojik başarılarının tek nedeni değildir. Diğer bir önemli faktör, vücut yapılarının besin absorbsiyonunun verimliliğini nasıl artırdığıdır.

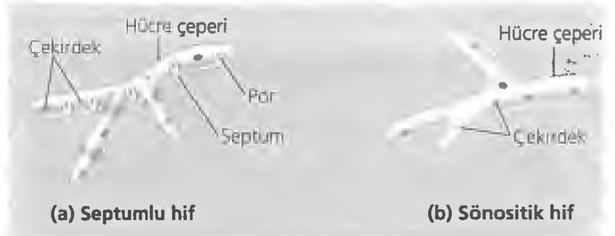
Vücut Yapısı

En yaygın mantar vücut yapısı, çok hücreli iplikçikler (filamentler) ve tek hücreler (**mayalar**) şeklindedir. Pek çok tür hem iplikçik hem de maya formunda büyür. Fakat daha büyük çoğunluğu sadece iplikçik olarak büyür. Mayalar çoğunlukla bitki özsuyu ve hayvan dokuları dahil, nemli ortamlarda yaşar. Bu ortamlarda şekerler ve amino asitler gibi hazır çözünebilir besin maddeleri bulunur. Bu bölümde daha sonra mayaları tekrar ele alacağız.

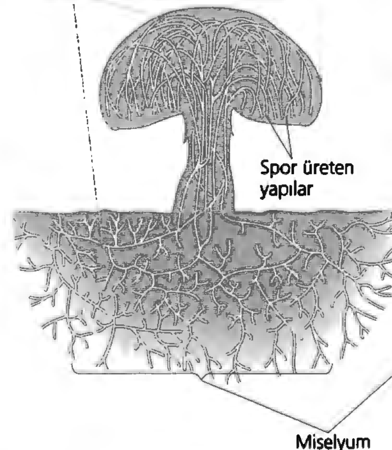
Çok hücreli mantarların morfolojisi, çevrelerindeki besin maddelerine doğru büyüme ve bu besinleri absorblama etkinliklerini artırır (**Şekil 31.2**). Bu mantarların vücutları tipik olarak **hifler** (tekili, *hypha*) olarak isimlendirilen çok küçük bir iplikçik (filament) ağı oluşturur. Hifler, hücrelerin plazma zarını ve sitoplazmasını kuşatan, tüpsü hücre çeperlerinden oluşur. Selüloz içeren bitki hücre çeperlerinin aksine, **kitin,** mantarların hücre çeperlerine sertlik kazandırır. Bu kuvvetli, fakat esneyebilen ve azot içeren polisakkarit, aynı zamanda böcekler ve diğer eklembacaklıların dış iskeletlerinde bulunur.

Mantarın hifi, **miselyum** olarak isimlendirilen (çoğulu, *mycelia*), iç içe geçmiş bir kütle oluşturur. Miselyum, mantarın üzerinde beslendiği maddeleri süzer. Bir miselyumun yapısı, yüzeyinin hacmine oranını en üst düzeye çıkarır. Sadece 1cm^3'lük zengin toprak, 1 km'lik hif içerebilir. 1 km'lik hifin toprakla temas eden toplam yüzey alanı 300 cm^2'dir. Mantar tarafından sentezlenen proteinler ve diğer maddeler sitoplazmik akış ile uzamakta olan hifin uçlarına gönderildikçe, bir mantarın miselyumu hızla büyür. Mantar enerjisini ve kaynaklarını hifin uzaması için yoğunlaştırarak, hifin enine büyümesinden çok, toplam yüzey alanının artışı için kullanmış olur. Mantarlar tipik anlamda hareketli değildir- koşamazlar, yüzemezler ya da besin veya eş bulmak için uçamazlar. Bununla birlikte, mantarlar büyüdükçe, hiflerin uç kısımlarını hızla uzatarak yeni alanlara hareket edebilirler.

Mantarların çoğunda hif, ortak çeper ya da **septumlarla** (çoğulu, *septa*) hücrelere ayrılır (**Şekil 31.3a**). Septumlar genel olarak porlara sahiptir Bu porların boyutları, ribozomların, mitokondrilerin ve hatta çekirdeğin bir hücreden diğerine geçmesine yetecek büyüklüktedir (**Şekil 31.3b**). **Sönositik mantarlar** olarak bilinen bu organizmalar, yüzlerce ya da binlerce çekirdekli, süreklilik gösteren bir sitoplazma kütlesinden oluşmuştur. Sönositik koşul, sitokinez olmaksızın, çekirdeğin sürekli olarak bölünmesi sonucu oluşur. Bu tanımlama Bölüm 28'de okumuş olduğunuz plaz-



▲ **Şekil 31.3 İki tip hif.**



▲ **Şekil 31.2 Çok hücreli bir mantarın yapısı.** Üstteki fotoğraf, topuz mantarı (*Boletus edulis*) isimli şapkalı mantarlarda eşeyli yapıları göstermektedir. Alttaki fotoğraf ise, kozalaklı bir ağacın yere dökülmüş iğne yaprakları üzerinde büyüyen bir miselyuma aittir. İç kısımdaki SEM, hifi göstermektedir.

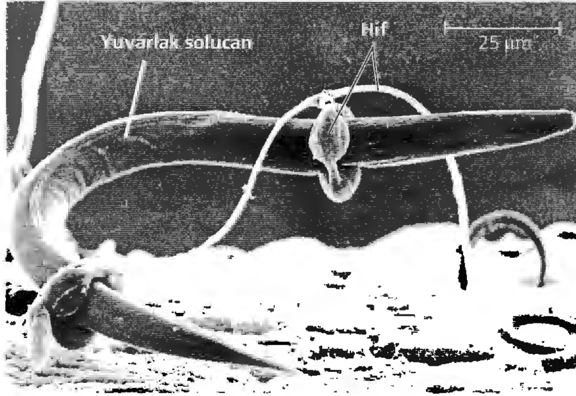
? *Her ne kadar yukarıdaki fotoğraftaki şapkalı mantarlar farklı bireylermiş gibi görünseler de, DNA'ları aynı olabilir mi? Açıklayınız.*

moidal cıvık mantarları hatırlatabilir. Cıvık mantarlar da, pek çok çekirdek içeren sitoplazma kütlesinden oluşmuştur. Bu benzerlik cıvık mantarların bir zamanlar mantar olarak sınıflandırılmalarının bir nedenidir. O zamandan beri moleküler veriler, cıvık mantarların ve mantarların birbirinden farklı kladlara ait olduklarını göstermiştir.

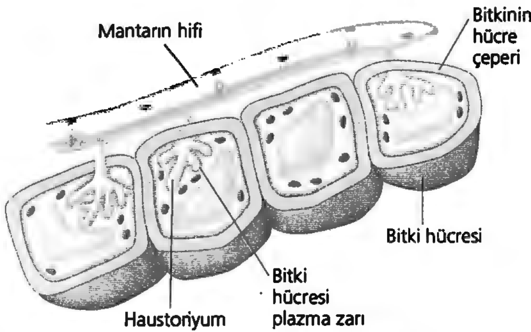
Mikorizal Mantarlarda Özelleşmiş Hif

Bazı mantarlar, canlı hayvanlar üzerinde beslenmelerini sağlayan, özelleşmiş hiflere sahiptir **(Şekil 31.4a).** Diğer mantar türleri **haustoriyum** olarak isimlendirilen özelleşmiş hiflere sahiptir. Mantar, bu haustoriyumu konaktan besinleri almak ya da besinleri değiş tokuş etmek için kullanır **(Şekil 31.4b).** Bu tür mantarlar ve bitki kökleri arasındaki karşılıklı yararlı ilişkiler **mikoriza** (bu terim "mantar kökleri" anlamındadır) olarak isimlendirilir.

Mikoriza oluşturan mantarlar fosfat iyonlarını ve diğer mineralleri bitkilere sağlar. Çünkü mantarların misellerinin oluşturduğu çok geniş ağ, bu minerallerin topraktan elde



(a) Hifler avı yakalamak ve öldürmeye uyum sağlamıştır. Bir toprak mantarı olan *Arthrobotrys*'te hifin kısımları, halkalar şeklinde değişime uğramıştır. Bu halkalar bir saniyeden daha kısa bir sürede nematodun (yuvarlak solucan) çevresini kuşatırlar. Daha sonra mantar, kendine ait hif ile avının içine girerek avın iç dokularını sindirir (SEM).



(b) Haustoriyumlar. Bazı mutualistik ve parazitik mantarlar haustoriyum olarak isimlendirilen özelleşmiş hif oluştururlar. Haustoriyum canlı bitki hücrelerinden besin maddelerini alır. Haustoriyumlar, bitki hücresinin plazma zarı ile bitki hücresinin sitoplazmasından ayrılır (turuncu).

▲ **Şekil 31.4 Özelleşmiş hifler.**

edilmesinde bitki kökünden daha etkilidir. İki tip mikorizal mantar bulunur. **Ektomikorizal mantarlar** (Yunanca *ektos* dış anlamındadır) bir kökün yüzeyinde hif kılıfları oluşturur ve tipik olarak kök korteksinde hücreler arasındaki boşluklara doğru büyür (bakınız Şekil 37.13a). **Arbüsküler mikorizal mantarlar** (Latince *arbor* ağaç anlamındadır) dallanan hiflerini kökün hücre çeperine ve kök hücresinin plazma zarının içe doğru oluşturduğu uzantılara doğru uzatır (bakınız Şekil 37.13b).

Mikoriza, doğal ekosistemlerde ve tarımda çok önemlidir. Hemen hemen bütün iletim demetli bitkiler mikorizaya sahiptir ve gerekli mineraller için mantar partnerlerine bağımlıdırlar. Bitkilerin mikorizalı ve mikorizasız büyümesinin karşılaştırıldığı pek çok çalışmada, mikorizanın önemi gösterilmiştir (bakınız Şekil 37.14). Ormancılar çam fidelerinin büyümesini artırmak için, bu fidelerin bulunduğu toprağa mikoriza oluşturan mantarlar ilave ederler. İnsan müdahalesi olmaksızın, mikorizal mantarlar **spor** olarak isimlendirilen haploid hücreleri saçarak toprağa yerleşirler. Sporlar çimlendikten sonra yeni miselyum oluştururlar. Sporların dağılması, daha sonra tartışacağımız gibi, mantarların üremesinin ve yeni alanlara yayılmasının anahtar özelliğidir.

KAVRAM KONTROLÜ 31.1

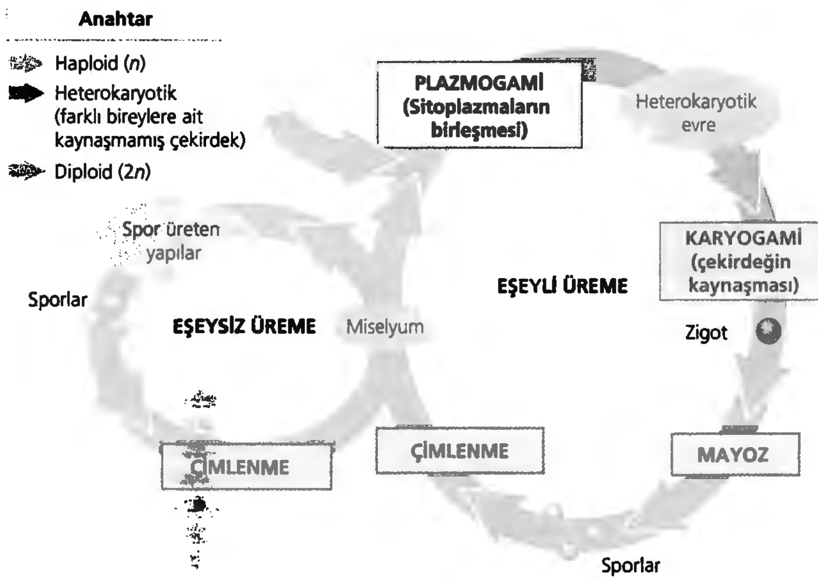
1. Kendi beslenme şekliniz ile bir mantarınkini karşılaştırınız.
2. EĞER ÖYLE İSE? Belirli bir mantarın, böcek olan bir konakta mutualistik olarak yaşadığını varsayın, bu mantarın ataları da böceğin vücudunda parazitik olarak yaşamaktaydı. Bu mutualistik mantarda hangi türemiş özellikleri bulabilirsiniz?
3. BAĞLANTI KUR Şekil 10.4 (s.186) ve Şekil 10.6'yı (s. 188) inceleyiniz. Eğer bir bitki mikorizaya sahip ise, stomalardan bitkiye CO_2 olarak giren karbon sonuçta nerede birikebilir: bitkide, mikorizal mantarda ya da her ikisinde de? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 31.2

Mantarlar eşeyli ya da eşeysiz yaşam döngüleriyle sporlar üretirler

Mantarların çoğu, eşeyli ya da eşeysiz çok sayıda spor üreterek kendilerini çoğaltır. Örneğin, belirli mantar türlerinin üreme yapıları olan kurtmantarları, bulut benzeri patlamalarla trilyonlarca sporu çevreye saçabilir (bakınız Şekil 31.18). Sporlar su ya da rüzgarla uzun mesafelere taşınabilir. Eğer sporlar besin bulunan nemli bir ortama konarlarsa çimlenerek yeni miselyum oluştururlar. Sporların ne denli etkili saçıldıklarını görmek için, bir dilim kavunu üstü açık bırakın. Çevrede gözle görülür bir spor kaynağı olmasa bile, bir hafta gibi bir süre içinde, olasılıkla, kavunun üzerine düşmüş mikroskobik sporlardan büyüyen tüyümsü miselleri görebilirsiniz.



▲ **Şekil 31.5 Bir mantarın genelleştirilmiş yaşam döngüsü.** Pek çok mantar-fakat hepsi değil- hem eşeyli ve hem de eşeysiz ürer. Bazıları sadece eşeyli, diğerleri ise eşeysiz ürer.

Şekil 31.5, mantar sporu üretebilen farklı birçok yaşam döngüsünü genelleştirmiştir. Bu kısımda, mantarların eşeyli ve eşeysiz yaşam döngülerinin genel özelliklerini inceleyeceğiz. Daha sonra, özel mantarların yaşam döngülerini daha yakından inceleyeceğiz.

Eşeyli Üreme

Her ne kadar pek çok mantar eşeyli yaşam döngüsü sırasında oluşan geçici diploid evreye sahip ise de, mantar türlerinin çoğunun hifleri ve sporlarının çekirdeği haploittir. Mantarlarda, eşeyli üreme çoğunlukla, iki miselyuma ait hifler eşeyli sinyal moleküllerini serbest bırakınca başlar. Bu sinyal molekülleri **feromonlar** olarak isimlendirilir. Eğer miseller çiftleşmekte olan farklı tiplere ait ise, çiftleşmekte olan her bir eşin feromonları diğerinin reseptörlerine bağlanır. Bunun sonucunda hif feromonun kaynağına doğru uzar. Hifler karşılaşınca, birleşirler. Bu tür "uyumlu deneyimlere" sahip türlerde, bu süreç genetik çeşitliliğe katkı yapar. Bu katkı, hifin aynı miselyuma ait diğer hifler ya da kalıtsal olarak aynı miselyuma ait diğer hiflerle birleşmesini önlenmesiyle yapılır.

İki ebeveyne ait miselin sitoplazmalarının birleşmesi **plazmogami** olarak bilinir. Mantarların çoğunda, çiftleşen her biri eşin haploid çekirdeği doğrudan birleşmez. Bunun yerine, kaynaşmış miselyum parçaları aynı anda bulunan ve kalıtsal olarak farklı çekirdekleri içerir. Bu tür bir miselyum **heterokaryon** ("farklı çekirdek" anlamında) olarak isimlendirilir. Bazı türlerde, farklı çekirdekler krossing overe benzeyen bir işlemle kromozomları ve genleri bile değiş tokuş yapabilir (bakınız Bölüm 13). Diğer türlerde, haploid çekirdek, her bir çiftleşen eşten bir adet olmak üzere, tek hücrede birleşir. Bu tür bir miselyum **dikaryotiktir** ("iki çekirdekli" anlamındadır). Bir dikaryotik miselyum büyüdükçe, her bir hücredeki iki çekirdek birleşmeksizin ardı ardına bölünür. Bu hücreler birbirinden ayrı iki haploid çekirdek içerdiğinden, tek bir çekirdeğin içinde homolog kromozom çiftine sahip olan diploid hücrelerden farklılık gösterirler.

Plazmogami ve eşeyli üremedeki diğer evre, yani **karyogami** arasında, saatler, günler ya da yüzyıllar (bazı mantarlarda) geçebilir. Karyogami sırasında, iki ebeveynin katkı yaptığı haploid çekirdek kaynaşarak diploid hücreler oluşturur. Pek çok mantarda tek diploid evre olan karyogami sırasında zigotlar ve diğer geçici yapılar oluşur. Daha sonra mayoz haploid durumu sağlar. Bunun sonucunda mantarın çevreye yayılmasını sağlayan sporlar üretilir.

Karyogami ve mayozun eşeyli süreçleri, aşırı kalıtsal çeşitlilik oluşturur (Cinsel birleşmenin bir populasyonda kalıtsal çeşitliliği nasıl artırdığını anlamak için Bölüm 13 ve 23'e bakınız). Bu, doğal seçilimin için bir ön gerekliliktir. Heterokaryotik koşul aynı zamanda diploidinin bazı avantajlarını sağlar. Bir haploid genom, diğerinin zararlı mutasyonlarını giderebilir.

Eşeysiz Üreme

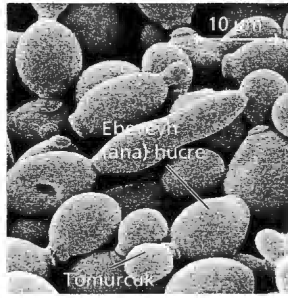
Pek çok mantar, hem eşeyli hem de şeysiz üreyebilir. Yaklaşık 20.000 mantar türünün sadece bazılarının eşeysiz olarak ürediği bilinmektedir. Eşeyli üreme gibi, eşeysiz üreme de mantarlar arasında büyük çeşitlilik gösterir.

Pek çok mantar, mitozla sporlar (haploid) üreten ipliksi mantarlar gibi büyüyerek eşeysiz ürer; böyle türler gözle görülebilir miselyum oluşturmaları halinde, gayri resmi olarak **küfler** olarak isimlendirilir. Evlerinizde, meyveler, ekmek ve diğer besinlerin üzerinde tüylü halılar gibi örtü oluşturan küfleri gözlemiş olabilirsiniz (**Şekil 31.6**). Küfler tipik olarak hızla büyür ve eşeysiz olarak pek çok spor üretirler. Böylece mantar yeni besin kaynaklarına yerleşebilir. Bu tür sporlar üreten pek çok tür aynı zamanda eşeyli olarak da üreyebilir. Eşeyli üreme, bu türler aynı türden, farklı çiftleşme tipi gösteren bir üye ile temas edince gerçekleşir.



▲ **Şekil 31.6 Besinlerin bir ayrıştırıcısı olarak yaygın bir biçimde karşılaştığımız bir küf, *Penicillium*.** Renkli SEM'deki tespih şeklindeki kümeler eşeysiz üremeyi gerçekleştiren yapılardır.

Diğer mantarlar tek hücreli mayalar olarak büyüyerek eşeysiz ürer. Mayalarda eşeysiz üremede, sporlar üretilmez. Bunun yerine eşeysiz üreme, normal hücre bölünmesi ya da ebeveyn bir hücreden tomurcuk şeklinde küçük hücrelerin çıkmasıyla gerçekleşir (**Şekil 31.7**). Daha önce değinildiği gibi, maya şeklinde büyüyen bazı mantarlar besin bulunabilirliğine bağlı olarak, ipliksi miselyum olarak da büyüyebilir.



▲ **Şekil 31.7 Tomurcuklanmanın bazı evrelerinde, *Saccharomyces cerevisiae* isimli maya** (SEM).

Pek çok maya ve ipliksi mantarın yaşam döngülerinde eşeyli evre bulunmaz. İlk mikologlar (mantarlar üzerinde çalışan biyologlar) mantarları esas olarak eşey yapısının tipine göre sınıflandırdıklarından, bu bir sorun yaratmıştır. Mikologlar geleneksel olarak eşeysiz üreyen bütün mantarları **deuteromycetes** (Yunanca *deutero,* ikinci ve *mycete,* mantar anlamındadır) olarak isimlendirilen bir grupta toplamıştır. Deuteromycetes olarak isimlendirilen grup için bir eşeyli üreme keşfedilince, türler oluşturduğu eşey yapılarına göre belli bir şubede yeniden sınıflandırılmıştır. Mikologlar, böylesi herhangi bir yere yerleştirilmemiş mantarların eşeyli evrelerinin araştırılmasının yanı sıra, onları sınıflandırmak için şimdi genetik teknikler kullanmaktadırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 31.2

1. **BAĞLANTI KUR** Şekil 31.5'i 13.6 ile karşılaştırınız (s. 252). Haploidi ile diploidi durumlarını karşılaştırdığınızda, mantarların ve insanların yaşam döngüleri ne tür bir farklılık gösterir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bahçenizin karşılıklı iki tarafında iki şapkalı mantar topladığınızı ve bu iki mantarın DNA'larının aynı olduğunu varsayın. Bu sonucu mantıklı olarak açıklayabilecek iki hipotez kurun.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 31.3

Mantarların atası sucul, birhücreli, kamçılı bir protista idi

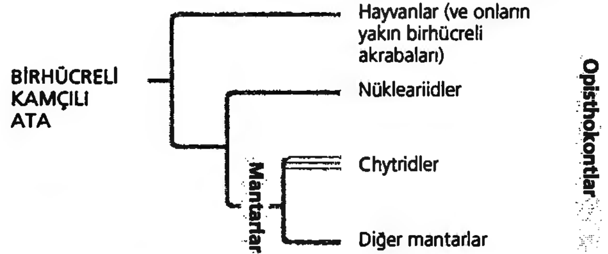
Paleontoloji ve moleküler sistematikten elde edilen bulgular mantarların erken evrimine ilişkin bilgiler vermektedir. Bunun sonucunda, şu an sistematikçiler mantarların ve hayvanların, her bir grubun, bitkilere ya da diğer pek çok ökaryota göre, birbirlerine daha yakın akraba olduklarını kabul etmektedirler.

Mantarların Kökeni

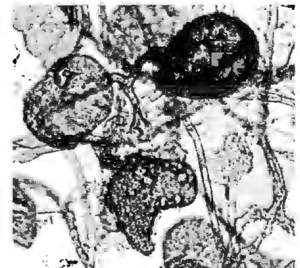
Filogenetik sistematikçiler, mantarların kamçılı bir atadan kökenlendikleri öne sürmektedir. Mantarların çoğunluğu kamçısız ise de, mantarların bazı en ilk soyları (bu bölümde daha sonra tartışılacak olan chytridler) kamçılıdır. Bundan başka, hayvanlar ve mantarlar ile ortak bir atayı paylaşan Protista üyelerinin çoğu da kamçılıdır. DNA dizi analiz verileri, bu ökaryot grubunun –mantarlar, hayvanlar ve protista akrabaları- bir klad oluşturduklarını göstermektedir (**Şekil 31.8**). Bölüm 28'de tartışıldığı gibi, bu kladın ataları **opisthokontlar** olarak isimlendirilir. Bu isim, bu organizmalarda kamçının posteriyörde (*opistho-*) bulunduğu anlamına gelir.

DNA dizi verileri aynı zamanda mantarların, hayvanlara göre, birhücreli Protista üyelerinin bazı grupları ile daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. Bu durum, mantarların atasının birhücreli olduğunu göstermektedir. Birhücreli protista üyelerinin böyle bir grubu olan **nüklearíidler,** algler ve bakterilerle beslenen amiplerden oluşur. Ayrıca, DNA verileri, hayvanların mantar veya nükleariidlere göre, *farklı* bir Protista grubu (yakalıkamçılılar) ile daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. Bu sonuçlar birlikte, çok hücreliliğin farklı tek hücreli atalardan, hayvanlar ve mantarlarda birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmış olduklarını göstermektedir.

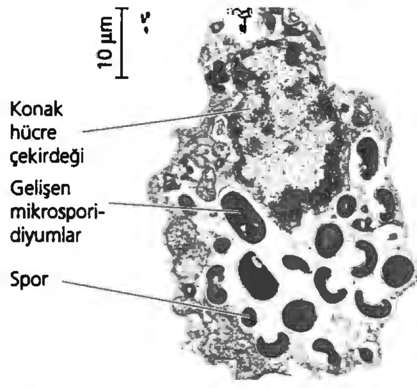
Moleküler saat analizlerine dayalı olarak (bakınız Bölüm 26), bilim insanları hayvan ve mantarların atalarının yaklaşık 1 milyar yıl önce farklı soylara ayrıldıklarını hesaplamışlardır. Bununla birlikte, mantarların bozulmamış en eski fosili sadece 460 milyon yıllıktır (Şekil 31.9). Bu çelişkinin olası açıklamalarından biri, günümüzde yaşayan mantarların mikroskobik atalarının zayıf fosilleşme göstermiş olmalarıdır.



▲ **Şekil 31.8 Mantarlar ve yakın akrabaları.** Moleküler kanıtlar, tek hücreli bir protista grubu olan nükleariidlerin mantarların günümüzde yaşayan en yakın akrabaları olduğunu göstermektedir. Chytridlere giden üç paralel hat, bu grubun parafiletik olabileceğini göstermektedir.



► **Şekil 31.9 Ordovisyen döneminden, fosil mantar hifleri ve sporları ((yaklaşık 460 milyon önce)** (LM).



▲ **Şekil 31.10 Mikrosporidiyumlar ile enfekte olmuş ökaryotik bir hücre.** Bu konak olan ökaryotik hücrenin içindeki büyük koful, parazitik *Encephalitozoon intestinalis*'in sporlarını ve gelişmekte olan formlarını içermektedir (TEM).

Mikrosporidiyumlar Mantar mıdır?

Hayvanlara ve nükleariidler gibi Protista üyelerine ek olarak, başka bir organizma grubunu oluşturan mikrosporidiyumlar, mantarlarla yakın akrabadır-ve belki de bu organizmalar mantardır. Mikrosporidiyumlar, hayvanların ve birhücrelilerin parazitleridir (**Şekil 31.10**). Bu organizmalar çoğunlukla böcek zararlılarının kontrolünde kullanılmaktadır. Mikrosporidiyumlar normalde insanlarda hastalıklara neden olmaz. Fakat, AIDS'li ve diğer bağışıklık sistemi bozukluğu olan insanlarda risk oluştururlar.

Mikrosporidiyumlar, pek çok yönden diğer pek çok ökaryota benzemez. Örneğin bildiğimiz anlamda mitokondriye sahip değillerdir. Bu nedenle, her ne kadar bazı taksonomistler, mikrosporidiyumların ökaryotların temel soyları olduklarını düşünseler de, bu canlılar taksonomik gizemlerini korumaktadırlar. Bununla birlikte araştırıcılar, son yıllarda mikrosporidiyumların aslında mitokondriden türemiş çok küçük organellere sahip olduklarını bulmuşlardır. Ayrıca, moleküler karşılaştırmaların çoğu mikrosporidiyumların mantar olduklarını göstermektedir. Bu da, bu organizmaların yüksek derecede türemiş parazitler olduklarını göstermektedir. Yaklaşık 200 mantar türüne ait altı genden elde edilen 2006 adet DNA dizisinin analizi, mikrosporidiyumların mantarların ilk dallanan bir soyunun üyeleri olduklarını göstermiştir. Mikrosporidiyumların mantar mı ya da yakın akraba, fakat ayrı grup bir organizma mı olduklarını kesinlikle anlamak için, mantarların ilk dallanan soylarına ait türlerden elde edilecek fazladan genetik bulguya gereksinim vardır.

Karalara Geçiş

Günümüzde gözlenen mantar çeşitliliğinin çoğu, çok hücreli bitkiler ve hayvanlar karalara yerleşince başlayan uyumsal bir açılım sırasında kökenlenmiş olabilir. Örneğin, Silüryen döneminin sonlarına ait (420 milyon yıl önce), bilinen en eski iletim demetli bitki fosilleri, bitkiler ve mantarlar arasındaki mikoriza ilişkilerine ait kanıtlar içermektedir. Bitki hücrelerinin içine girmiş hif fosilleri ve arbüsküler mikorizaların haustoriyumu (emeç) ile yakın benzerlik gösteren yapılar bu kanıtlar arasındadır. Gerçekten, bitkiler karalara yerleştikleri ilk dönemden beri olasılıkla mantarlar ile yararlı ilişkiler kurmuşlardır.

KAVRAM KONTROLÜ 31.3

1. Mantarların çoğu kamçısız olması gerçeğine karşın, neden opisthokontlar olarak sınıflandırılmaktadır?
2. İletim demetli ilk bitkilerde mikorizanın evrimsel önemini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer karalara bitkilerden önce yerleşmiş olsalardı, mantarlar nerede yerleşmiş olabilirlerdi? Besin olarak neyi kullanmış olabilirlerdi?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **31.4**

Mantarlar çeşitli soy hatlarını oluşturmak üzere çeşitlenmişlerdir

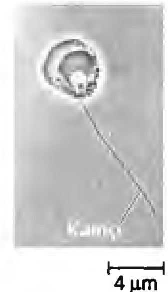
Mantarların filogenisi üzerinde şu an çok sayıda araştırma yapılmaktadır. Her ne kadar belirsizlikler var ise de, son on yılda yapılan moleküler analizler, mantarların grupları arasındaki evrimsel ilişkilerin aydınlatılmasına yardım etmiştir. Bir sonraki sayfada, **Şekil 31.11**'te mevcut hipotezlerden birinin basitleştirilmiş hali verilmiştir. Bu kısımda, bu filogenetik ağaçta tanımlanmış başlıca her bir mantar grubunu inceleyeceğiz.

Chytridler



Chytridler olarak isimlendirilen Chytridiomycota şubesi içerisinde sınıflandırılan mantarlar göllere ve toprağa özgüdür. Yaklaşık 1.000 chytrid türünün bazıları ayrıştırıcı iken, diğerleri protista, başka mantar, bitki ya da hayvan parazitleridir; bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, chytridlere ait bu tür bir parazitin küresel ölçekte amfibi populasyonunun azalmasına katkı yaptığı düşünülmektedir. Örneğin, koyunların ve sığırların sindirim organlarında yaşayan anaerobik chytridler bitkisel maddenin parçalanmasına yardım ederek hayvan büyümesine önemli bir katkı yapar.

Moleküler kanıtlar, chytridlerin mantar evriminin erken döneminde dallandıklarını desteklemektedir. Diğer mantarlar gibi, chytridlerin hücre çeperi de kitinden yapılmıştır. Ayrıca, diğer mantar gruplarındaki bazı enzimler ve metabolik yollar ortaktır. Bazı chytridler hif ile koloni oluştururken, diğerleri tek tek yuvarlak hücreler halinde bulunur. Bununla birlikte, chytridler zoospor olarak isimlendirilen kamçılı sporlara sahip olmalarıyla mantarlar arasında eşsizdirler (**Şekil 31.12**).



▲ **Şekil 31.12 Kamçılı chytrid zoosporu** (TEM).

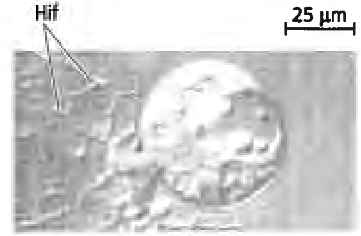
▼ Şekil 31.11

İnceleme Mantar Çeşitliliği

Her ne kadar chytridler ve Zygomycota üyeleri parafiletik (paralel çizgilerler gösterildiği gibi) olsalar da, mikologların çoğu, günümüzde beş adet mantar grubunu tanımaktadır.

Chytridiomycota (1.000 tür)

Chytridium gibi chytridlerde, yuvarlak şekilli üreme yapısı çok hücreli dallanmış hifi oluşturur (LM); diğer türler tek hücrelidir. Sporları kamçılı olan chytridlerin, diğer mantarlardan dallanan en eski mantar gruplarını içerdikleri düşünülmektedir.



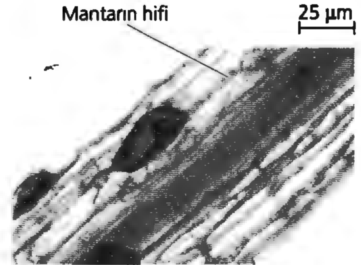
Zygomycota (1.000 tür)

Mucor cinsine ait bu küf (LM) dahil, bazı zygomisetlerin hifi, meyve ve ekmek gibi besinlere doğru hızla büyür. Aslında, mantarlar ayrıştırıcılar (eğer besin canlı değil ise) ya da parazitler olarak iş görür; diğer türler nötr (komensal) simbiyontlar olarak yaşar. Son yapılan bazı analizlere göre, zygomisetler mikrosporidiyumlar olarak bilinen gizemli bir grubu içermektedir; diğer çalışmalar mikrosporidyumları chytridler olarak sınıflandırmıştır.



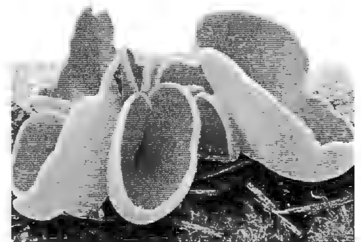
Glomeromycota (160 tür)

Glomeromisetlerin (arbüsküler mikorizal mantarlar) ekolojik önemleri büyüktür. Pek çok bitki, bu mantarlar ile mikorizal birlikler kurar. Bu LM, bir bitki kökü içindeki glomeromiset hifini (koyu mavi boyalı) göstermektedir.



Ascomycota (65.000 tür)

Kese mantarları olarak da isimlendirilen bu çeşitli grubun üyeleri, pek çok deniz, tatlısu ve karasal ortamda yaygındır. Burada gösterilen Ascomisetin (*Aleuria aurantia*) kadeh şeklindeki askokarpı bu türe ismini verir: portakal kabuğu mantarı.





Basidiomycota (30.000 tür)

Sıklıkla ayrıştırıcılar ve ektomikorizal mantar olarak önemli olan bazidiomisetler ya da kulüp mantarları, uzun ömürlü dikaryotik miselyuma sahip olmalarıyla eşsizdirler. Bu kuzugöbeğinin (*Amanita muscaria*) üreme yapıları- yaygın olarak şapkalı mantarlar olarak isimlendirilir- Kuzey Yarımküredeki kozalaklı ormanlarda aşina bir görüntü oluşturur.

Zygomycota



Zygomycota şubesindeki **zygomiset** mantarlarının yaklaşık olarak bilinen 1.000 türü vardır. Çeşitlilik gösteren bu şube, hızlı büyüyen küf türlerini içerir. Küfler ekmek, kayısı, çilek ve tatlı patatesin depolanması sırasında çürümelerine yol açar. Diğer zigomisetler hayvanlarda parazit ya da komensal (nötr) simbiyontlar olarak yaşar.

Rhizopus stolonifer (siyah ekmek küfü) türünün yaşam döngüsü Zygomycota türleri için oldukça tipiktir (**Şekil 31.13**). Bu mantarın hifi yüzeye yayılır, içeri girer ve besinleri absorblar. Hif sönositiktir. Septumlar sadece üreme hücrelerinin oluştuğu bölgede bulunur. Eşeysiz evrede, siyah yumru şeklindeki sporangiyum dik duran hifin ucunda oluşur. Her bir sporangiyumun içinde yüzlerce haploid spor gelişir ve havaya dağılır. Karalara düşen sporlar nemli besinler üzerinde çimlenerek yeni misel oluşturur.

Çevre koşullarının uygunsuz olması halinde- örneğin, küfün besinin tamamını tüketmesi halinde- *Rhizopus* eşeyli üreyebilir. Eşeyli bir birlikteki ebeveynler, çiftleşen farklı tiplerin miselidir. Çiftleşmekte olan eşler farklı kimyasal belirteçlere sahip olmakla birlikte, benzer gözükürler. Plazmogami sonucunda sağlam bir yapı oluşur. Bu yapı, **zigospo-**

Anahtar
Haploid (*n*)
Heterokaryotik (*n* + *n*)
Diploid (2*n*)

❶ Miselyumlar çeşitli çiftleşme tiplerine sahiptir (burada kırmızı çekirdekli (-) ile mavi çekirdekli olan (+) ile olarak gösterilmiştir).

❷ Çiftleşmekte olan tiplerin komşu misellleri hif uzantıları oluşturur (gametangiyumlar), bunların her biri bazı haploid çekirdekleri kuşatır.

PLASMOGAMY

❸ İki ebeveynden çoklu çekirdek içeren bir zigosporangiyum oluşur.

Çiftleşme tipi (-)
Çiftleşme tipi (+)
Haploid çekirdeğe sahip gametangiyumlar
Genç zigosporangiyum (heterokaryotik)
100 µm
Zigosporangiyum
Ekmek üzerinde büyüyen *Rhizopus*

EŞEYLİ ÜREME

KARYOGAMİ

❹ Zigosporangiyum aylarca zor koşullara dayanabilen kaba, kalın çeperli bir örtü oluşturur.

Diploid çekirdek

❺ Koşullar uygun olunca önce karyogami, daha sonra mitoz oluşur.

MAYOZ

❻ Zigosporangiyum kısa bir sap üzerinde sporangiyuma çimlenir.

Sporangiyum

❼ Sporangiyum kalıtsal olarak çeşitlilik gösteren haploid sporları çevreye saçar.

❽ Sporlar çimlenir ve yeni bir misel oluşturur.

Saçılma ve çimlenme

❾ Miselyum aynı zamanda kalıtsal olarak birbirinin aynı haploid sporlar oluşturan sporangiyumlar oluşturarak eşeysiz de üreyebilir.

Sporangiyumlar

EŞEYSİZ ÜREME

Saçılma ve çimlenme

Miselyum

50 µm

▲ **Şekil 31.13 Bir zigomiset olan *Rhizopus stolonifer*'in (siyah ekmek küfü) yaşam döngüsü.**



▲ **Şekil 31.14 Sporangiyumlarını dikleştirebilen *Pilobolus*.** Fotoğrafta görülen bu zigomiset hayvan dışkılarını ayrıştırır. Spor taşıyan hifi ışığa doğru kıvrılarak bitki örtüsünde bir açıklık arar. Sporları bu açıklıktan taze çimenlere ulaşabilir. Mantar daha sonra, sporangiyumlarını 2.5 m kadar gidebilen bir su filminin üstüne koyar. Otlayan hayvanlar çimenle birlikte mantar da yer. Daha sonra dışkıdaki sporlar bir sonraki mantar neslinin büyümesini sağlar.

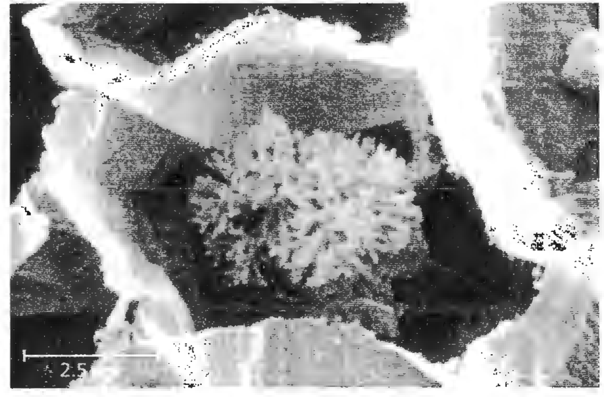
rangiyum olarak isimlendirilir. Zigosporangiyumda önce karyogami, daha sonra mayoz oluşur. Bir zigosporangiyum, yaşam döngüsünde zigot ($2n$) evresini temsil etmekle birlikte, bildiğimiz anlamda bir zigot değildir (yani, diploid çekirdekli bir hücre). Zigosporangiyum daha ziyade, çok çekirdekli bir yapıdır. İlk olarak iki ebeveynden gelen pek çok haploid çekirdek içeren heterokaryotitdir; karyogamiden sonra ise pek çok diploid çekirdek içeren bir heterokaryotiktir.

Zigosporangiyumlar donmaya ve kurumaya karşı dirençli olup metabolik olarak aktif değildir. Koşullar iyileşince, zigosporangiyumun çekirdeği mayoz geçirir, zigosporangiyum bir sporangiyum oluşturmak üzere çimlenir. Sporangiyum kalıtsal olarak çeşitli haploid sporları çevreye yayar. Bu sporlar yeni bir ortama yerleşebilir. *Pilobolus* gibi bazı zigomisetler aslında "dikleşir" ve daha sonra sporangiyumlarını parlak ışığa yöneltirler **(Şekil 31.14).**

Glomeromycota



Glomeromycota şubesinde yer alan **glomeromisetlerin** daha önce zigomisetler oldukları düşünülüyordu. Fakat, yüzlerce mantar türünden elde edilen DNA dizisinin filogenetik analizi dahil, son yapılan moleküler analizler glomeromisetlerin ayrı bir filogenetik grup (monofiletik grup) olduklarını göstermiştir. Şu ana kadar sadece 160 tür tanımlanmış ise de, glomeromisetler ekolojik olarak önemli bir gruptur. Çünkü yaklaşık hepsi arbüsküler mikoriza oluşturmaktadır **(Şekil 31.15).** Bitki kök hücrelerini iten hifin ucu, çok küçük, ağaç benzeri arbüsküller şeklinde dallanır. Bitki türlerinin yaklaşık %90'ı glomeromisetler ile bu tür mutualistik ilişkiler kurar.



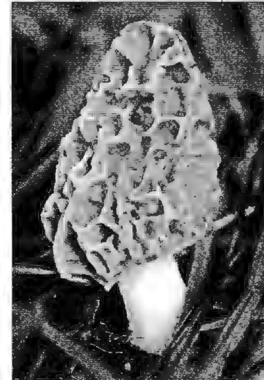
▲ **Şekil 31.15 Arbüsküler mikoriza.** Glomeromisetlerin çoğu bitki kökleri ile arbüsküler mikoriza oluşturur. Böylece köklere mineral ve diğer besin maddelerini sağlarlar. Bu SEM, zarı iterek bir köke giren *Glomus mosseae*'nin dallanmış hiflerini-bir arbüskül- göstermektedir.

Ascomycota



Mikologlar deniz, tatlısu ve karasal ortamlardan, **Ascomycota** şubesinde yer alan 65.000 askomiset türü tanımlamıştır. Eşeyli üreme sırasında sporların kese benzeri askuslarda (çoğulu, *asci*) üretilmesi askomisetleri tanımlayıcı bir özelliktir; bu nedenle yaygın olarak kese mantarları olarak isimlendirilirler. Zigomisetlerin aksine, askomisetlerin çoğu eşeyli evrede **askokarp** olarak isimlendirilen üreme yapılarını oluşturur. Askokarplar mikroskobik olabileceği gibi makroskobik de olabilir **(Şekil 31.16).** Askosporlar, spor oluşturan askusları içerirler.

▼ *Morchella esculenta*'nın yenilen askokarpı sıklıkla meyve bahçelerinde ağaçların altında bulunur.



▼ Yumru şeklindeki *Tuber melanosporum*, ağaçlar ile ektomikoriza oluşturan bir yer mantarıdır. Askokarp yeraltında büyür ve kuvvetli bir koku yayar. Bu askokarplar kazılarak yerin altından çıkarılmış ve ortadaki dilimlenerek açılmıştır.

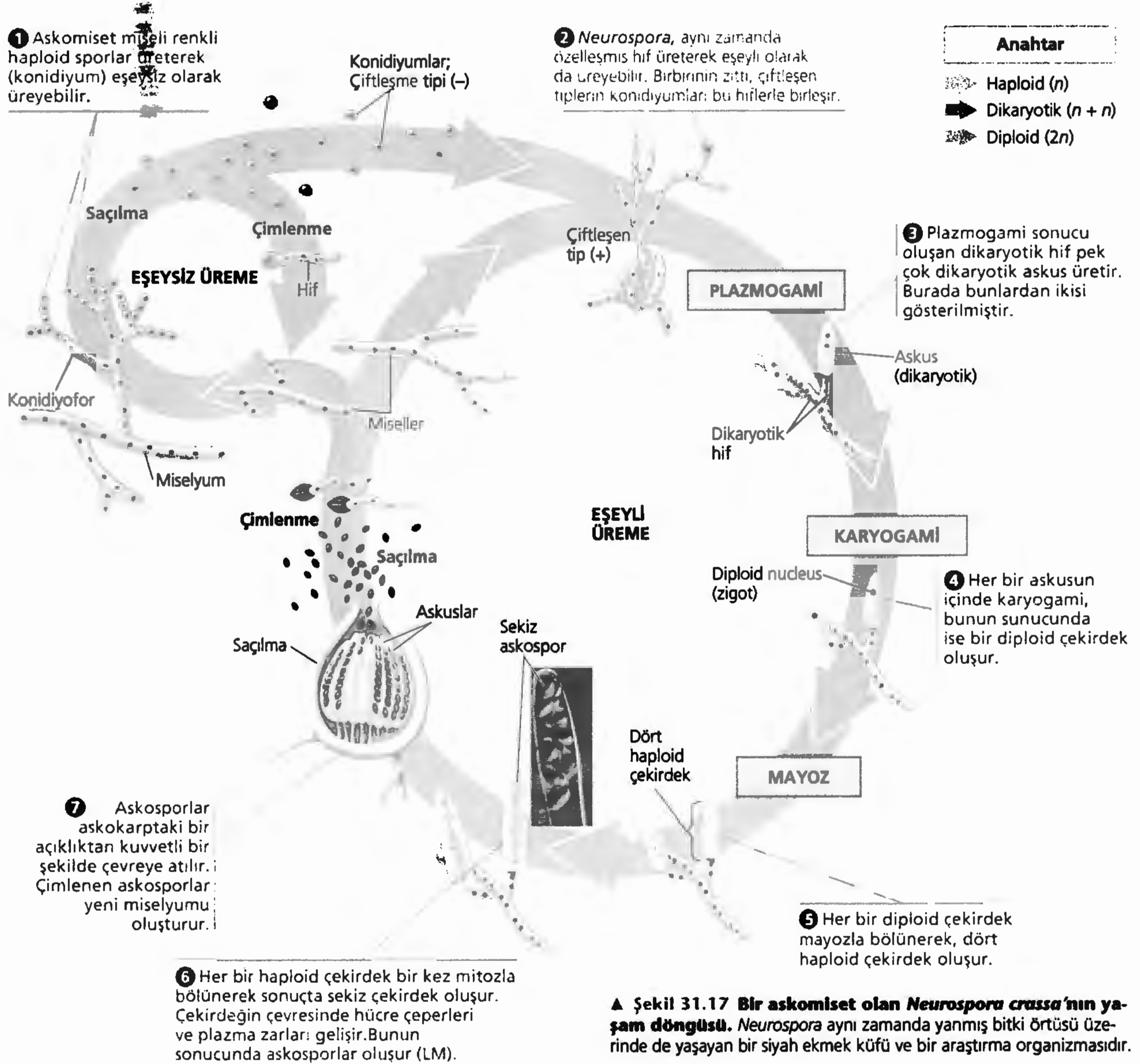
▲ **Şekil 31.16 Askomisetler (kese mantarları).**

? *Askomisetlerin morfolojileri büyük değişiklik gösterir (ayrıca bakınız Şekil 31.11). Bir mantarın askomiset olabileceğini nasıl doğrularsınız?*

Askomisetlerin büyüklükleri ve karmaşıklıkları değişiklik gösterir. Mayalar gibi birhücreli olabilecekleri gibi, kadeh mantarları ve kuzu mantarı gibi çok gelişmiş olabilirler (bakınız Şekil 31.16). Daha sonra tartışacağımız gibi, en yıkıcı bitki patojenlerini içerebilirler. Bununla birlikte, pek çok askomiset özellikle bitkisel madde olmak üzere, önemli ayrıştırıcıdır. Bütün askomiset türlerinin %25'ten daha fazlası yararlı simbiyotik birliklerde algler ve siyanobakteriler ile birlikte yaşar. Bu birlikler liken olarak isimlendirilir. Bazı askomisetler bitkilerle mikoriza oluşturur. Diğerleri yapraklarda mezofil hücrelerinin arasında yaşar; bu türlerin bazıları bitkileri böceklere karşı koruyan zehirli bileşikler salgılar.

Her ne kadar çeşitli askomiset gruplarının yaşam döngüleri, üreme yapıları ve süreçlerinin ayrıntıları açısından farklılık gösterirse de, burada bazı ortak öğeleri açıklayacağız. Bunun için örnek olarak siyah ekmek küfünü kullanacağız (**Şekil 31.17**). Askomisetler çok sayıda eşeysiz spor üreterek eşeysiz üreyebilir. Bu sporlar, konidiyum (çoğulu, *conidia*) olarak isimlendirilir. Konidiyumlar pek çok zigomisetin eşeysiz sporları gibi, sporangiyumların içinde oluşmaz. Bunun yerine, konidiosporlar olarak isimlendirilen özeleşmiş hiflerin uçlarında dışsal olarak üretilirler. Sıklıkla kümeler ya da uzun zincirler halinde üretildikten sonra rüzgarla çevreye yayılırlar.

Konidiyumlar aynı zamanda eşeyli üremede de yer alırlar. *Neurospoa*'da görüldüğü gibi, çiftleşen farklı bir tipin bir miselyumuna ait bir hif ile kaynaşarak eşeyli ürerler. Çiftleşen farklı tiplerin kaynaşmasından sonra plazmogami olu-



▲ **Şekil 31.17 Bir askomiset olan *Neurospora crassa*'nın yaşam döngüsü.** *Neurospora* aynı zamanda yanmış bitki örtüsü üzerinde de yaşayan bir siyah ekmek küfü ve bir araştırma organizmasıdır.

şur. Bunun sonucunda, dikaryotik hücreler meydana gelir. Dikaryotik hücrelerin her birinde iki ebeveyni temsil eden iki haploid çekirdek bulunur. Bu dikaryotik hiflerin uçlarındaki hücreler çok sayıda askus oluşturur. Her bir askusun içinde, karyogami ile ebeveynlere ait iki genom birleşir. Daha sonra mayoz sonucu kalıtsal olarak dört farklı çekirdek oluşur. Bunu genellikle mitoz izler. Mitoz sonucunda sekiz askospor oluşur. Askokarpların içinde gelişen askosporlar sonuçta dışarı atılırlar.

Zigomisetlerin yaşam döngülerinin aksine, askomisetlerde (aynı zamanda bazidiyomisetlerde) daha uzun süren dikaryotik evre genetik rekombinasyon için büyük bir fırsat sağlar. Örneğin, *Neurospora*'da pek çok dikaryotik hücre askuslar şeklinde gelişebilir. Böylelikle mayoz sırasında genomlar yeniden bir araya gelir. Bunun sonucunda, bir çiftleşmeden sonra kalıtsal olarak farklı çok sayıda yavru oluşur (bakınız Şekil 31.17'de 2. ve 3. basamaklar)

Neurospora, biyolojik araştırmalarda önemli bir geçmişe sahiptir. Bölüm 17'de tartıştığımız gibi, 1930'larda biyologlar *Neurospora*'yı bir gen-bir enzim hipotezine götüren araştırmada kullanmışlardır. Günümüzde, bu askomiset, model organizma olarak hizmet vermeye devam etmektedir. 2003'te, bu organizmanın bütün genomu yayınlanmıştır. 10.000 gene sahip olan bu küçük mantar, sirke sineği *Drosophila*'nın genlerinin dörtte üçü, insanınkinin ise yarısı kadar gene sahiptir. *Neurospora*'nın genomu nispeten az yer kaplamaktadır. İnsan ve diğer pek çok ökaryotun genomunda çok yer kaplayan ve kodlama yapmayan DNA uzantılarından sadece birkaçına sahiptir. Aslında, *Neurospora*'nın genomik bir savunmaya sahip olduğuna ilişkin kanıtlar vardır. Bu savunma sistemi, transpozonlar gibi kodlama yapmayan DNA'ların birikimini önler.

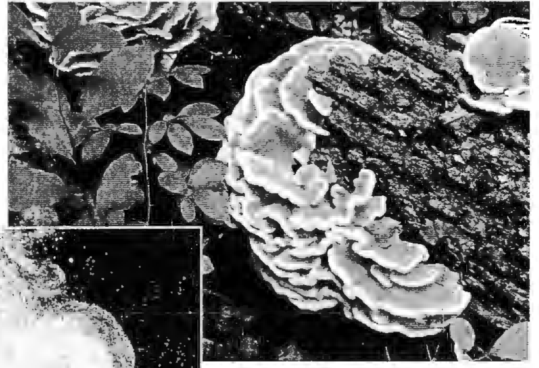
Basidiomycota



Şapkalı mantarlar, kurtmantarları ve raf mantarı dahil, yaklaşık 30.000 tür **bazidiomisetler** olarak isimlendirilir. Bu türler Basidiomycota şubesi altında sınıflandırılır (**Şekil 31.18**). Bu şube ayrıca, mikoriza oluşturan mutualistleri ve iki yok edici bitki paraziti olan pas ve sürmeleri de içerir. Şube ismini, **bazidiyum**dan (Latince *"küçük sütun tabanı"* anlamındadır) alır. Bazidiyum, içinde, karyogamiden sonra mayozun gerçekleştiği bir hücredir. Bazidiyumun golf sopasına benzeyen yapısı, bu mantarlara yaygın olarak kullanılan *kulüp mantarları* ismini vermiştir.

Bazidiomisetler, odunun ve diğer bitkisel maddelerin önemli ayrıştırıcılarıdır. Bütün mantarların içerisinde, bazı bazidiomisetler, odunun en bol bulunan bileşeni olan ligninin en iyi ayrıştırıcısıdır. Pek çok raf mantarı, zayıflamış ya da zarar görmüş ağaçların odununu parçalar. Mantar, ağaç öldükten sonra odunu ayrıştırmaya devam eder.

Bir bazidiomisetin yaşam döngüsü çoğunlukla uzun bir dikaryotik miselyum içerir (**Şekil 31.19**). Askomisetlerde olduğu gibi, uzun süren dikaryotik evre, tek bir çiftleşmenin sonucu olarak pek çok genetik rekombinasyona fırsat sağlar. Periyodik olarak, çevresel uyarılara yanıt verilmesiyle, miselyum eşeysel olarak ürer. Eşeyli üreme, **bazidiyokarp** olarak isimlendirilen gelişmiş üreme yapılarının oluşturulmasıyla gerçekleşir. Süpermarketlerde satılan bildiğimiz beyaz mantar, bazidiyokarpın bilinen bir örneğidir.



► Raf mantarı, odunun önemli ayrıştırıcısıdır.



◄ Sporları yayan kurtmantarları



► Kız peçesi mantarı (*Dictyphora*), çürümüş et gibi koku salan bir mantardır

▲ **Şekil 31.18 Basidiomycetes (kulüp Mantarları).**

Bir bazidiyomisetin miseli, şapkalı mantarların hifinde büyümeyi yoğunlaştırarak birkaç saat içerisinde üreme yapılarını dikleştirebilir; bir şapkalı mantar su absorblayınca ve dikaryotik miselyumdan sitoplazmik akıntı olunca ortaya çıkar. Bu sürece bağlı olarak, gece boyunca bir şapkalı mantar halkası ortaya çıkabilir. Bu halka, halk arasında " peri halkası" olarak isimlendirilir (**Şekil 31.20**). Peri halkasının altındaki miselyum yılda yaklaşık 30 cm'lik bir hızda dışa doğru genişler. Büyüdükçe topraktaki organik maddeyi ayrıştırır. Bazı dev peri halkaları yüzyıllarca yaşamış miseller tarafından üretilir.

Bir bazidiyokarptaki çok sayıda bazidiyum, bazidiyospor olarak isimlendirilen eşeyli sporların kaynağını oluştu-

❶ Çiftleşen farklı iki tipe ait iki haploid misel, plazmogami geçirir.

❷ Haploid ebeveyni oluşturan miselden daha hızlı büyüyen ve sonuçta onu dışarı doğru iteleyen dikaryotik bir misel oluşur.

PLAZMOGAMİ

Dikaryotik misel

❸ Yağmur veya sıcaklıktaki bir değişiklik gibi çevresel uyartılar dikaryotik miseli, sıkı kütleler oluşturması için teşvik eder. Bu sıkı kütleler bazidiyokarplara dönüşür (bu örnekte şapkalı mantarlar).

Çiftleşen tip (–)

Çiftleşen tip (+)

Haploid misel

❽ Uygun bir ortamda, bazidiyosporlar çimlenir ve kısa ömürlü haploid miseli oluşturur.

Bazidiyumlarla örtülü girintiler

EŞEYLİ ÜREME

Bazidiyokarp ($n + n$)

❼ Olgunlaşınca bazidiyosporlar dışa atılır ve daha sonra rüzgarla çevreye yayılır.

Saçılma ve çimlenme

Bazidiyosporlar (n)

Bazidium

Dört bazidiyosporlu bazidiyum

Bazidiyum ($n + n$)

Dört haploid çekirdek içeren bazidiyum

❹ Bazidiyokarpın şapkasının altındaki girintiler, bazidiyum olarak isimlendirilen ve uçta yer alan dikaryotik hücrelerle örtülmüştür.

KARYOGAMİ

MAYOZ

1 µm

Bazidiospor

❻ Her bir diploid çekirdek dört adet haploid çekirdek oluşturur. Bunların her biri bir bazidiyospora dönüşür (SEM).

Diploid çekirdek

❺ Her bir bazidiyumda karyogami sonucu diploid bir çekirdek oluşur; bu çekirdek daha sonra mayoz geçirir.

KARYOGAMİ

Haploid (n)

Dikaryotik ($n + n$)

Diploid ($2n$)

▲ **Şekil 31.19 Bazidiyomiset oluşturan bir şapkalı mantarın yaşam döngüsü.**

rur. Bir şapkalı mantar oluştuktan sonra, onun şapkası, şapkanın altındaki dikaryotik bazidiyumların geniş yüzey alanını destekler ve korur. Karyogami sırasında, her bir bazidiyumdaki iki çekirdek kaynaşarak bir diploid çekirdek oluşturur (bakınız Şekil 31.19). Daha sonra bu çekirdek mayoz geçirerek dört haploid çekirdek oluşturur. Bundan sonra bazidiyum dört çıkıntı şeklinde büyür. Haploid çekirdeklerden biri her bir çıkıntıya girerek bir bazidiyospor şeklinde gelişir. Çok sayıda bazidiyospor üretilir: Bilinen bir beyaz şapkalı mantarın şapkasının altındaki girintilerin yüzey alanı yaklaşık 200 cm^2'dir. Bu girintiler şapkanın kaidesinden yere düşen ve rüzgarla taşınan bir milyar bazidiyospor yayabilir.



▲ **Şekil 31.20 Bir peri halkası.** Bir efsaneye göre, bu şapkalı mantarlar bir gece ay ışığı altında perilerin dans ettikleri yerde ortaya çıkmıştır. (Kitapta, peri halkalarının nasıl oluştuklarına ilişkin biyolojik bir açıklama verilmektedir.)

KAVRAM KONTROLÜ 31.4

1. Chytridlerin hangi özelliği, bu canlıların, mantarların erken dallanan hattını temsil ettikleri hipotezini destekler?
2. Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota ve Basidiomycota şubelerinde şekil ve işlevin birbirine uygunluk gösterdiğini gösteren örnekler veriniz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir askomisette mutasyonun, yaşam döngüsündeki, plazmogami, karyogami ve mayoz olaylarının birbirini daha hızlı bir şekilde izleyecek tarzda değiştirdiğini varsayın. Bu durum askosporları ve askokarpı nasıl etkileyebilir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 31.5

Mantarlar besin maddesi döngüleri, ekolojik ilişkiler ve insan refahında anahtar roller oynar

Mantarların sınıflandırılmasını incelerken, mantarların diğer organizmalar üzerindeki etkilerden bazılarına değinmiştik. Şimdi mantarların ayrıştırıcı, mutualist ve patojenler olarak nasıl etki gösterdikleri üzerinde odaklanarak, bu etkileri daha yakından inceleyeceğiz.

Ayrıştırıcılar Olarak Mantarlar

Mantarlar bitki hücre çeperlerindeki selülöz ve lignin dahil, organik madde ayrıştırıcıları olarak iyi uyum sağlamışlardır. Aslında, hemen hemen karbon içeren herhangi bir substrat – hatta jet yakıtları ve ev boyaları bile- en azından bazı mantarlar tarafından tüketilebilir. Beklenebileceği gibi, araştırıcılar biyoremediasyon projelerinde çeşitli mantar türlerini kullanma yollarını geliştirmektedir. Ayrıca, mantarlar ve bakteriler ekosistemlerde sürekli olarak bitki büyümesi için gerekli inorganik besin maddelerinin sağlanmasında başlıca sorumludur. Bu ayrıştırıcılar olmaksızın, karbon, azot ve diğer elementler organik maddede bağlı halde kalacaklardır. Bitkiler ve onları yiyen hayvanlar ayrıştırıcılar olmadan varlıklarını sürdüremeyecektir. Çünkü topraktan alınan elementler onlar olmadan geri dönemeyecektir (bakınız Bölüm 55). Ayrıştırıcılar olmaksızın, bildiğimiz yaşam duracaktır.

Mutualistler Olarak Mantarlar

Mantarlar bitkiler, algler, siyanobakteriler ve hayvanlarla mutualistik ilişkiler kurabilirler. Bu bileşiklerin hepsinin önemli ekolojik etkileri vardır. Bu ilişkiler, sıklıkla bir komünitedeki pek çok türün büyüme, yaşama ya da üremesini etkiler.

Mantar-Bitki Mutualizmi

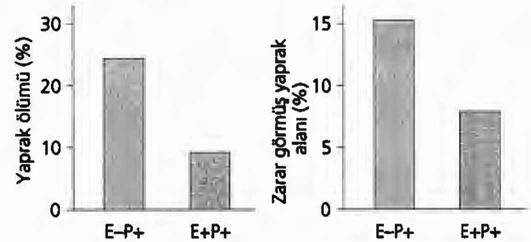
Daha önce, iletim demetli pek çok bitkinin mikoriza oluşturan mantarlar ile oluşturdukları mutualistik birliklerin çok büyük önemde olduğunu belirtmiştik. Ayrıca, şu ana dek çalışılmış bütün bitki türlerinin, zarar oluşturmaksızın, yapraklar ya da diğer bitki kısımlarının içinde yaşayan simbiyotik mantarları barındırdığı ortaya çıkmıştır. Bu mantarlar **endofit** olarak isimlendirilmektedir. Şu ana kadar tanımlanmış endofitlerin çoğu askomisetlere aittir. Endofitlerin bazı çimenlere ve odunsu olmayan diğer bitkilere yarar sağladıkları gösterilmiştir. Bu yararı, herbivorları savuşturan zehirleri üreterek ya da konağın yüksek sıcaklık, kuraklık ya da ağır metallere toleransını arttırarak sağlamaktadırlar. Endofitlerin odunsu bir bitkiyi nasıl etkilediklerini aydınlatmaya çalışan araştırıcılar, yaprak endofitlerinin kakao ağacının (*Theobroma cacao*) fidelerine yarar sağlayıp sağlamadığını araştırmışlardır (**Şekil 31.21**). Bu araştırıcıların bulguları odunsu çiçekli bitkilerde yaşayan endofitlerin patojenlere karşı savunmada önemli bir rol oynayabildiklerini göstermiştir.

▼ **Şekil 31.21** SORGULAMA

Endofitler bir odunsu bitkiye yarar sağlar mı?

DENEY Endofitler, günümüze kadar incelenmiş olan tüm bitkilerin gövdeleri içerisinde bulunmuş simbiyotik mantarlardır. Arizona Üniversitesi, Tucsan'dan A.Elizabeth Arnold ve çalışma arkadaşları, endofitlerin kakao ağacına (*Theobroma cacao*) fayda sağlayıp sağlamadığını test etti. İsmi Yunancada "tanrının yiyeceği" anlamına gelen bu ağaç, çikolata yapmada kullanılan tohumların kaynağıdır; ve bu bitki tüm tropiklerde kültüre alınmıştır. Denemede endofitler, bazı kakao fidelerinin yapraklarına ilave edilirken diğerlerinkine edilmedi. (Kakaoda, fideler filizlendikten sonra endofitler yapraklara yerleşerek kolonize olur.) Fideler, ondan sonra, Protista (bakınız Bölüm 28) grubuna ait tehlikeli bir patojenle (*Phytophthora*) aşılandı.

BULGULAR Endofitle aşılanmış olan fidelerde patojen tarafından öldürülmüş olan yaprakların sayısı, endofitle aşılanmamış olanlardakine göre daha azdır. Yaşamını sürdüren yapraklar arasında, zarar görmüş yaparak yüzey alanı, endofitle aşılanmış fidelerinkiler diğerlerinkine göre daha azdır.



SONUÇ Endofitlerin varlığının, *Phytophthora*'nın neden olduğu yaprak ölümünü ve yaprak zararını indirgeyerek kakao ağaçlarına yararlı olduğu görülmektedir.

KAYNAK A. E. Arnold et al., Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:15649–15654 (2003).

EĞER ÖYLE İSE? Arnold ve çalışma arkadaşları, aynı zamanda, kontrol uygulamalar da gerçekleştirmiştir. Onların kullanmış olabileceği iki kontrolün ne olabileceğini öneriniz ve onların her birinin, burada tanımlanmış olan sonuçları yorumlamada nasıl yardımcı olduğunu açıklayınız.

Mantar-Hayvan Simbiyozları

Daha önce belirtildiği gibi, bazı mantarlar sindirim servislerini hayvanlarla ortak kullanırlar. Böylece sığırların ve otlayan diğer memelilerin bağırsaklarındaki bitkisel maddelerin parçalanmasına yardım ederler. Pek çok karınca türü, "çift-



▲ **Şekil 31.22 Mantar yetiştiren böcekler.** Bu yaprak kesen karıncalar, bitkisel maddeyi böceğin sindirebileceği bir forma dönüştürme işinde mantarlara bağlıdır. Mantarlar ise karıncaların beslendikleri yapraklardan gelen besin maddelerine bel bağlarlar.

liklerde" mantarları büyüterek onların sindirim gücünden yararlanır. Örneğin, yaprak kesen karıncalar yaprakların oyuklarında tropik ormanları tararlar. Yaprakları kendi kendilerine sindiremez ve yuvalarına taşıyarak mantarları beslerler (**Şekil 31.22**). Mantar büyüdükçe, özelleşmiş ve şişkinleşmiş uç oluştururlar. Şişkinleşmiş bu uçlardaki hifler proteince ve karbonhidratça zengindir. Besin maddelerince zengin bu uçlar, karıncaların başlıca besinini oluşturur. Mantar, bitki yapraklarını böceğin sindirebileceği maddelere ayrıştırır. Ayrıca, karıncaları öldürebilen ya da zarar verebilen bitki savunma bileşiklerinin zehir etkisini ortadan kaldırırlar. Mantarlar, bazı tropikal ormanlarda, bu böceklere yaprakların başlıca tüketicileri olmaları için yardımcı olmaktadır.

Böyle çiftçi karıncalar ve bu karıncaların mantarlardan oluşan "ürünleri", 50 milyondan beri birbirlerine sıkıca bağımlı hale gelmiştir. Çoğu durumda, mantarlar karıncalar olmaksızın, karıncalara da mantarlar olmaksızın yaşayamayacak ölçüde birbirlerine bağımlıdır.

Likenler

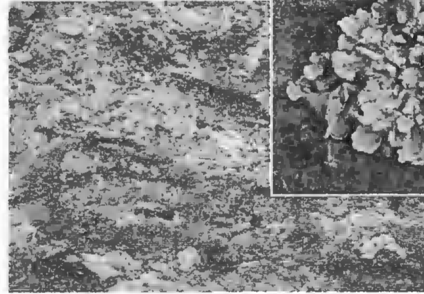
Bir **liken**, fotosentez yapan bir organizma ve bir mantar arasındaki bir birliktir. Bu birlikte, fotosentez yapan milyonlarca hücre bir mantarın hifinde tutulur. Likenler, kayaların yüzeylerinde, çürüyen kütüklerde, ağaçlarda ve çeşitli yapıdaki çatlarda büyürler (**Şekil 31.23**). Bu birlikteki mantarın fotosentez yapan partneri, tek hücreli ya da ipliksi yeşil alg ya da siyanobakteridir. Fungal eleman ise çoğunlukla bir askomisettir. Fakat bir glomeromiset ve 75 adet bazidiyomisetin de bu birliktelikte yer alabildiği bilinmektedir. Genellikle bir likene bütün şeklini ve yapısını mantarlar verir. Mantar hifinin oluşturduğu dokular, likenin kütlesinin büyük bir bölümünden sorumludur. Alg veya siyanobakteri genel olarak liken yüzeyinin altında bir iç tabakayı işgal eder (**Şekil 31.24**).

Mantarın ve algin ya da siyanobakterinin birleşmesi son derece düzgündür. Bu nedenle, likenler bilimsel olarak tek bir organizma olarak isimlendirilir; şu ana kadar, 17.000 liken türü bulunmuştur. Bu tür bir "ikili organizmadan" beklenebileceği gibi, bir simbiyotik bütünlüğün sonucu olarak, eşeysiz üreme yaygındır. Eşeysiz üreme, ya ebeveyn likenin parçalanması ya da **sorediyumların** oluşması ile gerçekleşir. Sorediyumlar küçük hif kümelerinden oluşur. Alg, bu kümenin içine gömülüdür (bakınız Şekil 31.24). Ayrıca, pek çok likene ait mantar eşeyli olarak da ürer. Likendeki alg ise, mantardan bağımsız olarak eşeysiz üreme ile çoğalabilir.

Likenlerin çoğunda, eşlerden her biri, diğerine, onun tek başına elde edemeyeceği bazı şeyleri sağlar. Alg karbonlu bileşikleri sağlar; siyanobakteri de azot tespit eder (bakınız Bölüm 27) ve organik azotlu bileşikler sağlar. Mantar fotosentez yapan eşine uygun bir büyüme ortamı sağlar. Hifin fiziksel düzenlenişi, gaz alışverişine izin verir, fotosentez yapan

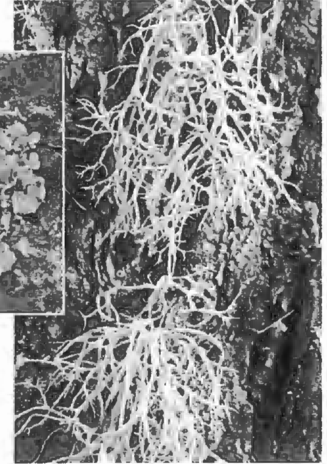
▼ **Şekil 31.23 Liken büyüme formlarında varyasyon.**

▼ Bir krustoz (kabuksu) liken



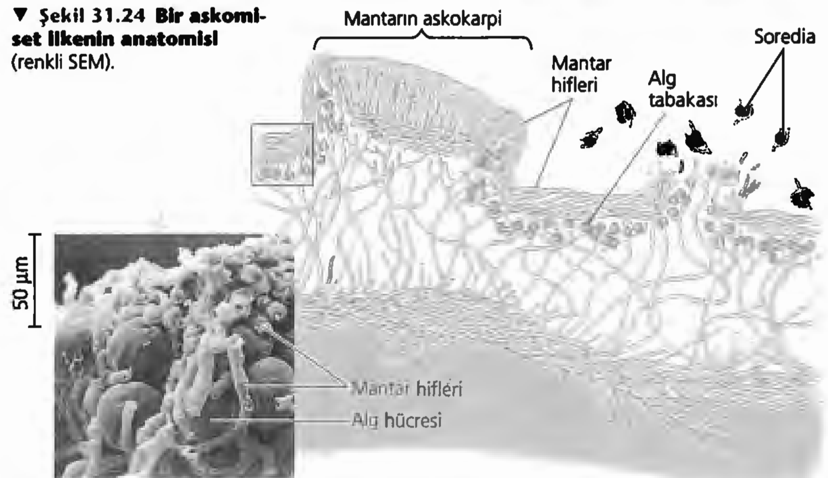
▼ Bir folioz (yapraksı) liken





► Bir frutikoz (çalımsı) liken

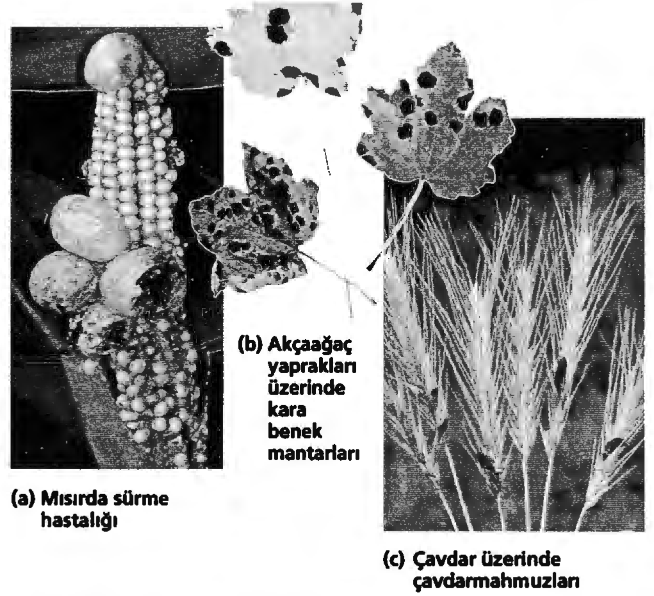
▼ **Şekil 31.24 Bir askomiset likenin anatomisi** (renkli SEM).



eşini korur. Çoğu, havadaki tozlardan ya da yağmurdan absorbladıkları su ve mineralleri tutar. Mantar ayrıca, mineral alınımına yardım eden asitleri salgılar.

Likenler, volkanik lavlar ve yanmış ormanlar gibi, çıplak kayalar ve toprak yüzeyinde önemli öncül canlılardır. Fiziksel olarak içe girerek, kimyasal olarak ise saldırarak yüzeyi parçalar ve rüzgarın getirdiği toprağı yakalarlar. Ayrıca azot tespit eden likenler, bazı ekosistemlere organik madde girişi de sağlarlar. Bütün bu süreçler, bitkilerin büyümesi için süksesyonu mümkün hale getirir (bakınız Bölüm 54). Likenler aynı zamanda bitkilerin kararlara yerleşmesine de yardım eder. Liken ya da liken benzeri organizmaların fosilleri, 550-600 milyon yıllıktır. Bu süreç, bitkilerin karalarda büyümeye başlamasından çok öncesine gider. İlk likenler, günümüzde olduğu gibi, kayaları ve toprağı değişime uğratarak bitkilerin yerleşmesine yol açmışlardır.

Bununla birlikte, ne kadar sağlam olurlarsa olsunlar, likenlerin çoğu hava kirlenmesine karşı koyamaz. Mineralleri yağmur ve nemli havadan pasif olarak almaları, özellikle kükürt dioksit ve havadan gelen diğer zehirlere karşı duyarlı hale getirmektedir.



(a) Mısırda sürme hastalığı

(b) Akçaağaç yaprakları üzerinde kara benek mantarları

(c) Çavdar üzerinde çavdarmahmuzları

▲ Şekil 31.25 **Bitkilerde mantar hastalıkları örnekleri.**

Patojen Olarak Mantarlar

Bilinen 100.000 adet mantar türünün yaklaşık %30'u çoğunlukla bitkiler üzerinde olmak üzere, parazit ya da patojen olarak yaşar (**Şekil 31.25**). Örneğin, kestane yanıklığına neden olan ascomycete mantarı, *Cryphonectria parasitica,* Birleşik Devletlerin kuzey doğusunu dramatik bir şekilde değiştirmiştir. Kaza eseri, 1900'lü yılların başında Asya'dan ithal edilen ağaçlar üzerinde giren bu mantarın sporları Amerikan kestane ağaçlarının kabuğundaki çatlaklara girdikten sonra orada hif oluşturarak ağacı öldürmektedir. Bir zamanlar yaygın olan kestaneler, şu an eski ağaçların gövdelerinden çıkan sürgünler olarak yaşamlarını sürdürmektedir. Diğer bir ascomycete, *Fusarium circinatum* ise çamlarda kansere yol açmaktadır. Bu hastalık dünya genelinde çamları tehdit etmektedir. Mantara bağlı olarak, dünya meyve hasadında yılda %10 ila %50 kayıp oluşmaktadır. Aynı zamanda tahıllarda da her yıl büyük zararlar oluşmaktadır.

Gıda bitkilerine saldıran mantarların bazıları, insanlar için zehirli bileşikler üretmektedir. Bir ascomycete olan *Aspergillus*'un bazı türleri aflatoksin olarak isimlendirilen bileşikleri salgılayarak tahılları ve yer fıstığını kirletmektedir. Ascomycota üyesi *Claviceps purpurea* diğer bir örnektir. Bu mantar, mor yapılar oluşturarak çavdar üzerinde büyür. Bu yapılar, mahmuz olarak isimlendirilir. Eğer enfekte olmuş çavdar una karışırsa, mahmuzlardaki toksin ergotizme neden olur. Ergotizm, kangren, sinir spazmı, yanma duyuları, halüsinasyon ve geçici cinnete neden olmaktadır. Fransa'da milattan sonra yaklaşık 944'te ortaya çıkan bir ergotizm salgınında 40.000'den fazla insan ölmüştür. Ergot hastalarından izole edilen bir bileşik olan liserjik asitten hallüsinojen olan LSD üretilir.

Her ne kadar hayvanlar parazitik mantarlara bitkilerden daha az duyarlı ise de, yaklaşık 500 adet mantarın hayvan paraziti olduğu bilinmektedir. Bu parazitlerden biri olan, chytridlerden *Batrachochytrium dendrobatidis* yaklaşık 200 kurbağa ve diğer amfibi türlerinin azalmasından ya da yok olmasından sorumludur (**Şekil 31.26**). Bu chytridler ciltte yoğun ölümlere yol açan enfeksiyonlara neden olmaktadır. Arazide yapılan gözlemler ve müzelerdeki türler üzerinde yapılan çalışmalar *B. dendrobatidis*'in, Avustralya, Kosta Rica, Birleşik Devletler ve diğer ülkelerde kurbağa populasyonları azalmaya başlamadan kısa bir süre önce ortaya çıktığını göstermektedir. Ayrıca, bu chytridlerin, kurbağaları enfekte ettiği yerlerde, genetik çeşitliliklerinin çok düşük düzeylerde olduğu saptanmıştır. Bu bulgular *B. dendrobatidis*'in yeni ortaya çıktığı ve yeryüzüne hızla yayılarak pek çok amfibi populasyonunu yok ettiği hipotezi ile uyumludur.

Genelde, parazitik bir mantar tarafından yapılan enfeksiyon, **mikozis** olarak isimlendirilir. İnsan cildinde oluşan mikozis, saçkıran olarak isimlendirilir; çünkü enfeksiyon, cilt üzerinde yuvarlak kırmızı bölgeler olarak gözükür. Mantarlar, en yaygın olarak ayaklarda büyür. Bu tür bir enfeksiyon atletayağı olarak bilinen kaşınma ve kabarcıklara neden olur. Oldukça bulaşıcı olmasına karşın, atletayağı ve diğer mantar hastalığı enfeksiyonları mantar losyonları ve pudralarıyla tedavi edilebilir.

Bunun aksine, sistemik mikozisler vücuda yayılır ve çoğunlukla çok ciddi hastalıklara neden olurlar. Bu hastalıklara tipik olarak solumayla alınan sporlar neden olur. Örneğin, coccidiomycosis akciğerlerde tüberküloz benzeri semptomlar oluşturan sistemik bir mikozistir. Kuzey Amerika'da her yıl yüzlerce vaka antifungal ilaçlarla tedaviyi gerektirmektedir. Aksi halde, hastalık ölüme yol açabilmektedir.

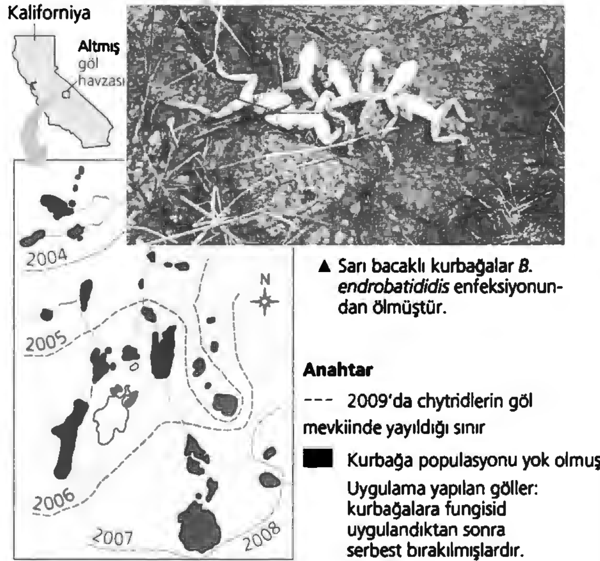
Bazı mikozisler fırsatçıdır. Bunlar, vücutta yaşayan mikroorganizmalar, kimyasal ortam ve bağışıklık sistemindeki bir değişiklik, mantarın denetimsiz büyümesine izin verdiğinde ortaya çıkar. Örneğin, *Candida albicans* normal olarak vajina duvarı gibi pek çok nemli epitelde yaşar. Bazı koşullar altında, *Candida* çok hızlı büyür ve hastalık yapıcı hale gelir. Bu durumda, *"maya enfeksiyonlarına"* yol açar. Son yıllarda insanlarda diğer pek çok fırsatçı mikozis daha yaygın hale gelmiştir. Bunun nedeni kısmen, bağışıklık sitemini bozan AIDS'tir.

▼ Şekil 31.26

ETKİ

Amfibiler Saldırı Altında

Son otuz yılda, yüzlerce amfibi populasyonunda görülen azalma ve yok oluşların nedeni parazitik bir mantar olabilir mi? Sıklıkla insanların faaliyetleri sonucu oluşan habitat kaybının suçlu olduğu düşünülürken, türlerin yarısının yok olmasından sorumlu nedenler bilinmemekteydi. Bununla birlikte, son yapılan çalışmalar, bu yok oluşun nedeninin, *Batrachocytrium dendrobatidis* isimli, chytridlere ait parazitik bir mantarın küresel olarak yayılması olduğunu gösterdi. Örneğin, San Fransisko Eyalet Üniversitesi'nden Vance Vredenburg ve arkadaşları sarı bacaklı kurbağaların (*Rana muscosa*) sayısının, bu chytridin Kaliforniya'daki altmış göl havzasına ulaşmasından sonra hızla düştüğü göstermişlerdir. Chytridlerin 2004'te bölgeye ulaşmasından önce, bu göllerde yaklaşık 2,325 kurbağa bulunmaktaydı. 2009'a kadar, sadece 38 kurbağa kalmıştır. Yaşamını sürdüren kurbağaların hepsi sadece iki gölde (sarı) bulunmuştur. Araştırıcılar, chytrid etkisini azaltmak için bu iki göle daha önce bir fungusid (mantar öldürücü) uygulamışlardır.



▲ Sarı bacaklı kurbağalar *B. endrobatididis* enfeksiyonundan ölmüştür.

NEDEN ÖNEMLİ Dünya genelinde, amfibi türlerinin üçte birinden fazlası, ciddi populasyon azalması nedeniyle sıkıntı çekmektedir. Eğer bu hayvanları yok olmaya karşı korumak istiyorsak, bu azalmaların nedenlerinin bilinmesi önem taşımaktadır. Ayrıca, insan hastalıklarının yaklaşık % 60'ı diğer hayvan hastalıklardan kökenlendiğinden, amfibilerde ortaya çıkan hastalıkları bilmek ilgimizi çok çekmektedir.

İLAVE OKUMA V. T. Vredenburg, et al., Large-scale amphibian die-offs driven by the dynamics of an emerging infectious disease, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:9689-9694 (2010)

EĞER ÖYLE İSE? Sözü edilen veriler, kurbağa sayısındaki düşüşe chytridlerin neden olduğunu ya da ilişkili olduğunu göstermekte midir? Açıklayınız.

Mantarların Uygulamada Kullanımları

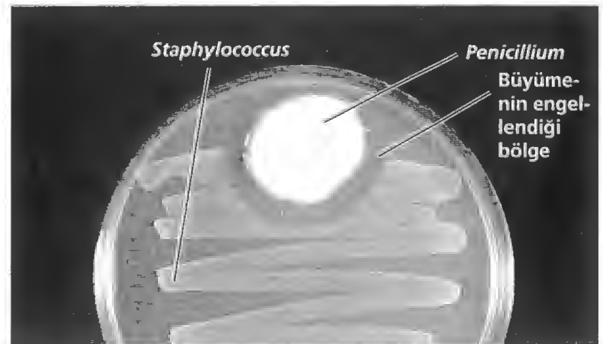
Mantarlarının yarattığı tehlike bu canlıların çok önemli olan yararlarını gölgelemez. Bizler, organik maddeyi ayrıştıran ve döngüye sokan bu canlılara bağımlıyız. Ayrıca mikorizalar olmaksızın, tarımsal verimlilik çok daha az olabilecekti.

Şapkalı mantarlar sadece insan besini açısından ilginçlik gösteren mantarlar değildir. Rokfor ve diğer mavi peynirlerin olgunlaşması için mantarlar kullanılmaktadır. Bir *Aspergillus* türü, kolalı içeceklerde kullanılan sitrik asidi üretir. Çeşitli askomisetlerin tüketilen üreme yapılarını oluşturan kuzumantarı ve yermantarı karmaşık kokuları nedeniyle çok pahalıdır (bakınız Şekil 31.16). Bu mantarların bir poundu, yüzlerce ile binlerce dolara satılabilmektedir. Yermantarı, memelileri ve böcekleri cezbeden kuvvetli bir koku yayar. Memeliler ve böcekler de bu mantarla beslenir ve sporlarını yayar. Bazı durumlarda, kokular bazı memelilerin feromonlarını (cinsiyet cezp edicileri) taklit eder. Örneğin, Avrupa'daki bazı yer mantarlarının kokusu erkek domuzların saldıkları feromonlara benzer. *Dişi* domuzların bu nefis yiyeceklerin yerlerinin belirlenmesinde kullanılma nedeni budur.

İnsanlar binlerce yıldır alkollü içecek ve ekmek üretiminde mayaları kullanmaktadırlar. Anaerobik koşullar altında, mayalar şekerleri alkol ve CO_2'e fermente ederler. Sadece son yıllarda ilgili mayalar daha kontrollü bir şekilde kullanılmak için saf kültürlere ayrılmıştır. *Saccharomyces cerevisiae* isimli maya kültürü yapılan mantarlar içinde en önemlisidir (bakınız Şekil 31.7). Bu mayanın ekmek mayası ve bira mayası olarak binlerce ırkı mevcuttur.

Pek çok mantarın aynı zamanda tıpta büyük bir önemi vardır. Örneğin, mahmuzdan çıkarılan bir bileşik yüksek kan basıncını azaltmak ve doğum sonrası annede kanamanın durdurulmasında kullanılmaktadır. Bazı mantarlardan, bakteri enfeksiyonlarının tedavisinde etkili antibiyotikler üretilmektedir. Aslında, ilk bulunan antibiyotik olan penisilin, bir askomiset küfü olan *Penicillum*'dan yapılmıştır (**Şekil 31.27**). Kolesterol düşürücü ilaçlar ve organ naklinden sonra bağışıklık istemini baskılamada kullanılan bir ilaç olan mantarlardan elde edilen diğer farmasotik örneklerdir.

Ayrıca mantarlar belirgin şekilde araştırmalarda kullanılmaktadır. Örneğin, *Saccharomyces cerevisiae* isimli maya, ökaryotlarla ilgili moleküler genetiksel araştırmalarda kullanılmaktadır. Çünkü bu mayanın hücrelerini kültüre almak ve yönlendirmek kolaydır. Bilim insanları *S. cerevisiae*'deki homolog genlerin işlevlerini araştırarak Parkinson hastalığı ve diğer insan hastalıklarında yer alan genlere ilişkin bilgi toplamaktadırlar.



▲ **Şekil 31.27 Bir antibiyotiğin mantar tarafından üretilmesi.** *Penicillium* küfü, *Staphylococcus* bakterilerinin gelişmesini inhibe eden bir antibiyotik (penisilin) üretir. Bunun sonucunda küf ve bakteri arasında açık bir bölge oluşur.

Kalıtsal olarak değişime uğratılmış mantarlar çok fazla ümit vermektedir. Her ne kadar *Escherichia coli* gibi bakteriler bazı kullanışlı proteinler üretirse de, glikoproteinleri sentezleyemezler. Çünkü karbonhidratları proteinlere bağlayabilen enzimleri bulunmaz. Diğer taraftan, mantar bu tür enzimleri üretir. Bilim insanları 2003'te, insülin benzeri bir büyüme faktörü dahil, insan glikoproteinleri üreten bir *S. cerevisiae*'yı genetiksel olarak değişime uğratmayı başarabilmiştir. Glikoproteinleri üreten bu tür mantarlar, bu bileşiklerin üretimini engelleyen sağlık özellikleri gösteren insanları tedavi etme potansiyelindedir. Bu arada, diğer araştırıcılar, çok sayıdaki "beyaz çürükçül" mantarından biri olan ve odunu ayrıştırabilen, *Phanerochaete chrysosorium* isimli bir bazidiyomisetin bütün genomunun gen dizisini ortaya çıkarmaktadır. Beyaz çürükçülün odunu ayrıştırması ile ilgili metabolik yolları aydınlatmayı ummaktadırlar. Böylece, bu yolların kağıt hamuru üretiminde kullanılabileceği ümit edilmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 31.5

1. Liken alglerinin mantarlar ile olan ilişkiden elde edebildikleri bazı yararlar nelerdir?
2. Patojenik fungusların hangi özellikleri, onların etkin bir şekilde yayılmasını sağlar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer funguslar ve diğer canlılar arasında hiçbir mutualistik ilişki ortaya çıkmamış olsaydı yeryüzündeki yaşam, bugün bildiklerimizden nasıl farklı olabilirdi?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

31 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 31.1

Mantarlar absorbsiyon ile beslenen heterotroflardır (ss. 636-638)

- Bütün **mantarlar** (ayrıştırıcılar ve simbiyontlar) heterotrofturlar. Besin maddelerini absorbsiyonla elde ederler. Pek çok mantar karmaşık molekülleri absorbe edilebilecek kadar daha küçük moleküllere ayrıştıran enzimler salgılar.
- Mantarların çoğu **hif** olarak isimlendirilen küçük, çok hücreli iplikçik (filament) şeklinde büyür; sadece birkaç tür tek hücreli mayalar şeklinde büyür. Çok hücreli yapıda, mantarlar **miselyumlardan** oluşur. Miselyumlar absorbsiyon için uyum sağlamış dallanmış hif ağından oluşur. Mikorizal mantarlar özelleşmiş hiflere sahiptir. Bu hifler, bitkilerle mutualistik yararlı ilişkiler kurmalarını sağlar.

? *Çok hücreli mantarların morfolojisi, besin maddesi absorbsiyonunu nasıl etkiler?*

KAVRAM 31.2

Mantarlar eşeyli ya da eşeysiz yaşam döngüleriyle sporlar üretirler (ss. 638-640)

- Eşeyli üreme sitoplazmanın birleşmesi (**plazmogami**) ve çekirdek birleşmesini (**karyogami**) kapsar. Bu ikisi, hücrelerin, iki ebeveyne ait haploid çekirdeğe sahip oldukları, birbiriyle kesişen heterokaryotik evredir. Karyogami sonucu oluşan diploid hücreler kısa ömürlü olup, mayoz geçirir. Bunu sonucunda haploid **sporlar** oluşur.
- Pek çok mantar, ipliksi mantarlar ya da mayalar olarak eşeysiz olarak üreyebilir. Şu an DNA dizi analizleri mikologların bütün mantarları sınıflandırmalarını sağlamıştır. Buna, eşeyli üreyemeyen mantarlar da dahildir.

ÇİZİNİZ *Bir mantarın yaşam döngüsünü çizerek eşeysiz ve eşeyli üremeyi, mayozu, plazmogamiyi, karyogamiyi ve spor ile zigotların üretildiği noktaları işaretleyiniz.*

KAVRAM 31.3

Mantarların atası sucul, birhücreli, kamçılı bir protista idi (ss. 640-641)

- Moleküler kanıtlar mantarların ve hayvanların tek hücreli ve kamçılı bir ortak atadan kökenlendiklerini göstermektedir.
- Mikrosporodiyumlar olarak isimlendirilen tek hücreli parazitler mantarların en eski, ilk açılan soyları olarak gözükmektedir.
- Mantarlar karalara ilk yerleşenler arasındadır. Buna ilk karasal bitkilerle simbiyont olarak yaşayanlar da dahildir.

? *Çok hücrelilik mantarlarda ve hayvanlarda birbirinden bağımsız olarak mı ortaya çıkmıştır? Açıklayınız.*

KAVRAM 31.4

Mantarlar çeşitli soy hatlarını oluşturmak üzere çeşitlenmişlerdir (ss. 641-648)

Mantar Şubesi	Morfoloji ve Yaşam döngüsünün Ayırt Edici Özellikler
Chytridiomycota **(chytridler)**	Kamçılı spor
Zygomycota **(zigot mantarlar)**	Eşeyli bir evre olarak dirençli zigosporangiyum
Glomeromycota **(arbüsküler mikorizal mantarlar)**	Bitkilerle oluşturulan arbüsküler mikoriza
Ascomycota **(askomisetler** ya da **kese mantarları)**	Eşeyli sporlar (askospor) askus olarak isimlendirilen ve içerde yer alan keselerde oluşur; üretilen çok büyük sayıdaki sporlar (konidiyum)
Basidiomycota **(bazidiomisetler** ya da **kadeh mantarları)**	Eşeyli sporları üreten (bazidiyospor) pek çok bazidiyum içeren yaygın üreme yapıları (bazidiyokarplar)

ÇİZİNİZ *Başlıca beş mantar grubu arasındaki ilişkileri gösteren bir filogenetik ağaç çiziniz.*

KAVRAM 31.5

Mantarlar besin maddesi döngüleri, ekolojik ilişkiler ve insan refahında anahtar roller oynar (ss.648-652)

- Mantarlar canlı ve cansız dünya arasında kimyasal elementlerin döngüsünde iş görür.
- Bazı **endofitler** bitkileri herbivorlara ve patojenlere karşı korurken, diğer mantarlar bazı hayvanların bitki dokularını ayrıştırmalarına yardım eder. **Likenler** mantarların ve alglerin ya da siyanobakteriler arasındaki oldukça bütünleşmiş simbiyotik birliklerdir.
- Bilinen bütün mantar türlerinin yaklaşık %30'u, çoğunlukla bitki olmak üzere, parazittir. Ayrıca bazı mantarlar hayvanlarda hastalıklara neden olur..
- İnsanlar mantarların çoğunu yer ve diğerlerini peynir, alkollü içki ve ekmek yapımında kullanır. Mantarlar tarafından üretilen antibiyotikler bakteri enfeksiyonlarını tedavisinde kullanılır. Mantarlar üzerindeki genetik araştırmalar, biyoteknolojide kullanılmaktadır.

? *Ayrıştırıcı, mutualistik ve patojenler olarak, mantarların önemini özetleyiniz.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki özelliklerden hangisi bütün mantarlarda ortaktır?
   a. simbiyotiklik
   b. heterotrofluk
   c. kamçılı olma
   d. patojenlik
   e. ayrıştırıcı olarak iş görmek
2. Mantarların evriminde ilk olarak chytridlerin açıldıkları hipotezini, chytridlerin aşağıdaki özelliklerinden hangisi destekler?
   a. hücre çeperinde kitinin bulunmayışı
   b. sönositik hif
   c. kamçılı sporlar
   d. dirençli zigosporların oluşması
   e. parazitik yaşam biçimi
3. Aşağıdaki hücre ya da yapılardan hangisi mantarlarda eşeysiz üreme ile ilişkilidir?
   a. askosporlar
   b. bazidiyosporlar
   c. zigosporangiyumlar
   d. konidiyosporlar
   e. askokarplar
4. Bir likenin fotosentez yapan simbiyontu, çoğunlukla,
   a. bir yapraksı karayosunudur.
   b. bir yeşil algdir.
   c. bir kahverengi algdir.
   d. bir askomisettir.
   e. küçük iletim demetli bir bitkidir.
5. Aşağıdaki canlılardan hangisinin, mantarların en yakın akrabası olduğu düşünülmektedir?
   a. hayvanlar
   b. iletim demetli bitkiler
   c. yapraksı karayosunları
   d. kahverengi algler
   e. yumuşakçalar

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

6. Mantarlarda miselyumun ipliksi oluşunun uyumla ilgili avantajı, esas olarak
   a. haustoriyum oluşturma ve diğer organizmalarda parazit yaşama yeteneğidir.
   b. çevre değişinceye kadar eşeyli üremenin savuşturulmasıdır.
   c. hemen hemen bütün karasal ortamlara yerleşme potansiyelidir.
   d. çiftleşen farklı tipler arasında teması artırma olasılığıdır.
   e. içe doğru girme ve absorbsiyonla beslenme için iyi uyum sağlamış olan geniş bir yüzey alanıdır.

7. **BİLİMSEL SORGULAMA**

ÇİZİNİZ *Dichanthelium languinosum* isimli çimen, sıcak topraklarda yaşar ve endofitler olarak *Curvularia* isimli cinse ev sahipliği yapar. Montana Eyalet Üniversitesi'nden Regina Redman ve arkadaşları , bu çimenin ısıya karşı toleransı üzerinde *Curvularia* cinsinin etkisini sınamak için alan denemeleri gerçekleştirmişlerdir. Araştırıcılar bitkileri, (E-)'siz ve (E+)'lı olmak üzere farklı sıcaklıklardaki toprakta yetiştirmişler ve bitkinin ürettiği kütleyi ve yeni sürgün sayısını ölçmüşlerdir. Bitki kütlesi ve sıcaklık arasındaki ilşikiyi gösteren bir sütun grafik çizerek yorumlayınız.

Toprak sıcaklığı	*Curvularia*	Bitki kütlesi (g)	Yeni Sürgün Sayısı
30°C	E−	16.2	32
	E+	22.8	60
35°C	E−	21.7	43
	E+	28.4	60
40°C	E−	8.8	10
	E+	22.2	37
45°C	E−	0	0
	E+	15.1	24

Source: R.S.Redman et al., Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis, Science 298:1581 (2002)

DÜZEY 3 SENTEZ/DEĞERLENDİRME

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Bir likeni oluşturan mantar ve alg simbiyozunun, farklı mantar gruplarında çeşitli kereler birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmış olduğu düşünülmektedir. Bununla birlikte, likenlerde çok iyi bilinen üç büyüme formu vardır (bakınız 31.23). Aşağıdaki hipotezi sınamak için nasıl bir araştırma gerçekleştirirdiniz?
Hipotez 1: Krustoz, folioz ve frutikoz likenlerin her biri bir monofiletik grubu temsil eder.
Hipotez 2: Liken büyüme formlarının her biri, taksonomik olarak çeşitli mantarların konvergent evrimini temsil eder.

9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Ortaya çıkan özellikler Bu bölümde okuduğunuz gibi, mantarların bitkiler ve alglerle uzun süreden beri simbiyotik birlikler kurmuşlardır. Kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazarak, bu iki tip birliğin biyolojik komünitelerde yeni özelliklere nasıl yol açtığını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Ev ödevleri Mantar morfolojisi ve beslenme
Aktiviteler Mantarlarda Üreme ve Beslenme • Mantarlarda Yaşam Döngüleri • Bir Şapkalı Mantarın Yaşam Döngüsü • Discovery kanalı Videosu • Mantarlar; yaprak kesen karıncalar
Sorular Öğrencilerin Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

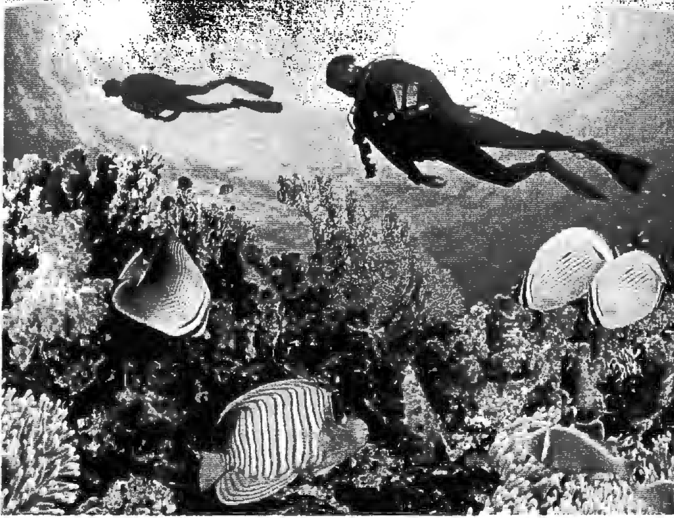
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

32

Hayvan Çeşitliliğine Genel Bakış



▲ Şekil 32.1 **Bu organizmalardan hangileri hayvandır?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

32.1 Hayvanlar, embriyonik tabakalardan gelişmiş dokuları olan, çok hücreli, heterotrof ökaryotlardır
32.2 Hayvanların tarihi yarım milyar yıldan daha fazla bir süreyi kapsar
32.3 Hayvanlar "vücut planları" ile tanımlanabilir
32.4 Hayvan filogenisi ile ilgili yeni görüşler, moleküler verilerden doğmaktadır

GENEL BAKIŞ

Kendi Aleminize Hoş Geldiniz

Son iki bölümü okuduğunuzda, cıvıksı mantarlar, süpürge eğreltileri ve kese mantarları gibi aşina olmadığınız bazı canlılar arasında kendinizi turist gibi hissetmiş olabilirsiniz. Elbette ki sizi de içeren hayvanlar aleminin işlendiği bu bölümde, size sunulan konu ile birlikte, olasılıkla kendinizi evinizde hissedeceksiniz. Fakat hayvanlardaki çeşitlilik, biz insanların düzenli olarak karşılaştığı insanlar, kediler, köpekler, kuşlar ve diğer hayvanların çok ötesine uzanır. Örneğin Şekil 32.1'deki çeşitli canlıların görüntüleri dantel şeklinde dalları, kalın gövdeleri ve kıvrık yaprakları andırmasına karşın hepsi hayvandır. Şimdiye kadar biyologlar, yaşayan 1.3 milyon hayvan türü tanımlamıştır. Hayvan türlerinin gerçek sayısının çok daha fazla olduğu tahmin edilmektedir. Bu büyük çeşitlilik, mercanlardan hamamböceklerine ve timsahlara uzanan morfolojik varyasyondaki muhteşem değişim aralığını kapsar.

Bu bölümde hayvanlar alemine bir giriş yapacağız ve sonraki iki bölümde incelemeye devam edeceğiz. Tüm hayvanların paylaştıkları özellikleri göz önünde bulunduracağımız gibi değişik taksonomik grupları ayırt ettirici özellikleri de inceleyeceğiz. Bu bilgiler, biyolojik araştırmaların ve tartışmaların çok hareketli alanı olan hayvan filogenisi konusunu anlamak için temel bilgilerdir.

KAVRAM 32.1

Hayvanlar, embriyonik tabakalardan gelişmiş dokuları olan, çok hücreli, heterotrof ökaryotlardır

Tüm hayvanlar tarafından paylaşılan özellikleri listelemek, aslında büyük bir sorundur; çünkü, hayvanları diğer canlıformlardan ayırt etmek için kullanılan nerdeyse her kriter için istisnalar vardır. Bununla birlikte, hayvanların bazı özellikleri bir araya getirildiğinde, bu grubu yeterince tanımlar.

Beslenme Tarzı

Hayvanlar beslenme tarzı bakımından hem bitkilerden hem de mantarlardan farklıdır. Bitkiler, organik moleküllerini fotosentez yoluyla üretebilme yeteneğine sahip ototrof canlılardır. Mantarlar, besinlerinin yakınında ya da üzerinde gelişen ve absorbsiyonla beslenen (onlar genellikle enzimlerini saldıktan sonra besinlerini vücut dışında sindirirler) heterotrof canlılardır. Bitkilerin aksine, hayvanlar kendi organik moleküllerinin tümünü yapamazlar; bu nedenle hayvanlar, genellikle, ya diğer canlı organizmaları ya da canlı olmayan organik maddeleri yerler. Fakat mantarların aksine, çoğu hayvan absorbsiyonla beslenmez; bunun yerine, hayvanlar besinlerini yerler ve daha sonra enzimlerini kullanarak onları vücutlarının içerisinde sindirirler.

Hücre Yapısı ve Özelleşme

Hayvanlar ökaryottur; bitkiler ve mantarlar gibi hayvanlar da çok hücrelidir. Bununla birlikte, bitkilere ve mantarlara zıt olarak, yapısal destek sağlayan hücre duvarı hayvan hücrelerinde bulunmaz. Bunun yerine, hücre zarının dışında yer alan çeşitli proteinler, hayvan hücrelerine yapısal destek sağlar ve onları bir diğerine bağlar (bakınız Şekil 6.30). Bu proteinlerin en bol bulunanı kollajendir ve sadece hayvanlarda bulunur.

Çoğu hayvan, diğer çok hücreli canlılarda bulunmayan özelleşmiş hücrelerin iki çeşidine sahiptir: kas hücreleri ve sinir hücreleri. Birçok hayvanda bu hücreler **doku** şeklinde organize olmuştur; doku, ortak yapıya, işleve ya da her ikisine de sahip olan hücre grubudur. Kas doku ve sinir doku, sırasıyla vücudun hareketinden ve sinirsel uyarıların iletilmesinden sorumludur. Hareket etme ve sinirsel uyarıları iletme yeteneği, hayvanları bitkilerden ve mantarlardan farklı kılan adaptasyonların çoğunun temelini oluşturmaktadır. Bu nedenle, kas ve sinir hücreleri hayvanların yaşam tarzında merkezi öneme sahiptir.

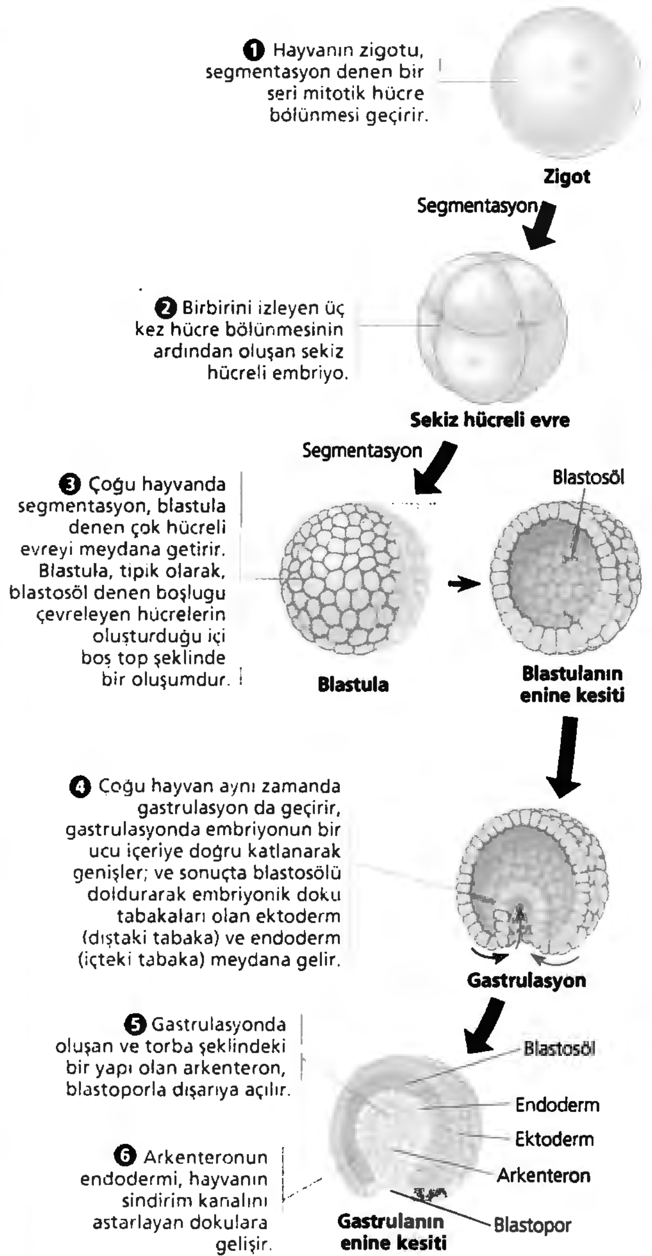
Üreme ve Gelişme

Çoğu hayvan eşeyli ürer ve yaşam döngüsünde diploid evre genellikle baskındır. Haploid evrede, mayoz bölünme sayesinde doğrudan sperm ve yumurta hücreleri üretilir; bu olay bitkilerde ve mantarlarda gerçekleşene benzemez (bakınız Şekil 13. 6). Çoğu hayvan türünde, kamçılı küçük sperm, daha büyük olan hareketsiz yumurtayı dölleyerek diploid zigotu meydana getirir. Zigot bundan sonra, **segmentasyon** geçirir; segmentasyon, bölünmeler arasında hücre büyümesi olmaksızın mitotik hücre bölünmelerinin birbirini izlemesidir. Çoğu hayvanın gelişimi sırasında segmentasyon, **blastula** denen çok hücreli bir evrenin oluşumuna yol açar; bu evre çoğu hayvanda içi boş bir top şeklinde oluşumdur (**Şekil 32.2**). Blastula evresini **gastrulasyon** süreci izler; bu süreçte, ergin vücut kısımlarına gelişecek olan embriyonik doku tabakaları üretilir. Sonuçta oluşan gelişimle ilgili bu evreye, **gastrula** denir.

İnsanların da dahil olduğu bazı hayvanlarda, erginlere gelişim doğrudan olmasına karşın, çoğu hayvanın yaşam döngüsünde en azından bir larval evre yer alır. **Larva**, hayvanın eşeysel olarak olgunlaşmamış formu olup morfolojik olarak erginden farklıdır; ekseriyetle farklı besinlerle beslenir, sivrisineğin ve helikopter böceklerinin sucul larvaları örneğinde olduğu gibi, erginden farklı habitatlarda da yaşayabilir. Hayvan larvaları nihayetinde **başkalaşım** geçirir; bu olay, ergine benzeyen ancak henüz eşeysel olgunluğa erişmemiş olan genç bireylerin ergin hayvana dönüşümünü sağlayan gelişimsel süreçtir.

Ergin hayvanlar morfolojik bakımdan büyük ölçüde değişkenlik göstermesine karşın, hayvan gelişimini kontrol eden genler, geniş bir takson dizisi içerisinde birbirine benzerdir. Tüm hayvanlar, diğer genlerin ifade edilmesini düzenleyen gelişimle ilgili genlere sahiptir; bu düzenleyici genlerin çoğu, *homeobox* denen DNA dizi setleri içerir (bakınız Bölüm 21). Çoğu hayvan, *Hox* genleri olarak bilinen gen ailesini içeren özgün homeoboxı paylaşır. *Hox* genleri, hayvanın morfolojisini etkileyen düzinelerce hatta yüzlerce diğer genin ifade edilmesini kontrol ederek, hayvan embriyolarının gelişiminde önemli rol oynar (bakınız Bölüm 25).

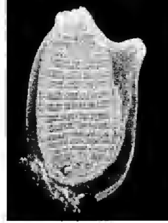
Günümüzde yaşayan en basit hayvanlar arasında yer alan süngerler, *Hox* genlerinden yoksundur. Bununla birlikte onlar, vücut biçimlerini etkileyen diğer homeobox genlerine sahiptir; bu genler, sünger morfolojisinin anahtar özelliği olan vücut duvarındaki su kanallarının (bakınız Şekil 33. 4) oluşumunu düzenler. Daha kompleks hayvanların atalarında, *Hox* gen ailesi, daha önceki homeobox genlerinin duplikasyonuyla ortaya çıkmıştır. Zaman içerisinde, *Hox* gen ailesi bir seri duplikasyon geçirerek gelişimi düzenlemek için çok amaçlı bir "avadanlık" sağlamıştır. Omurgalılarda, böceklerde ve diğer çoğu hayvanda *Hox* genleri, gelişimin diğer konuları yanı sıra anterior-postorior (ön-arka) eksenin oluşumunu da düzenler. Hem sineklerin hem de insanların görünüşlüklerindeki farklılıklara ve geçirdikleri yüz milyonlarca yıllık divergent evrime rağmen, gelişimlerini korunmuş olan benzer gen takımları kontrol etmektedir.



▲ Şekil 32.2 **Hayvanlarda erken embriyonik gelişme.**

KAVRAM KONTROLÜ 32.1

1. Hayvan gelişiminin ana evrelerini özetleyiniz.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Avının peşinden koşan, yakalayan ve avını sindiren bir hayali bitki, hangi hayvan karakterlerine ihtiyaç duyacaktır. Bu bitki aynı zamanda topraktan besin maddelerini alabilmekte ve fotosentez yapabilmektedir.
3. **BAĞLANTI KUR** Oldukça basit vücut formuna ve az sayıda nörona sahip olan tunikat (bakınız fotoğraf) gibi hayvanlarda ve insanlarda protein kodlayan genlerin sayısı yaklaşık olarak aynıdır. Buna zıt olarak, insanlar, bu hayvanlardakinden daha fazla sayıda mikroRNA moleküllerine (miRNA) sahiptir. Kavram 18.3'ü (ss. 365-366) tekrar gözden geçirerek bu gözlem için olası bir neden öneriniz.



Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 32.2

Hayvanların tarihi yarım milyar yıldan daha fazla bir süreyi kapsar

Hayvanlar alemi, sadece yaşayan türlerin büyük çeşitliliğini içermez, aynı zamanda, soyu tükenmiş olanların da büyük çeşitliliğine sahiptir. (Bazı fosil bilimciler, tüm hayvan türlerinin %99'dan fazlasının soyunun tükendiğini tahmin etmektedir). Çeşitli çalışmalar, bu büyük çeşitliliğin son milyar yıl süresince ortaya çıktığını ileri sürmektedir. Örneğin bazıları, moleküler saate dayanarak, hayvanların atalarının mantarların atalarından yaklaşık bir milyar yıl önce farklılaşarak ayrılmış olduğunu tahmin etmektedir. Bu türden diğer çalışmalar, yaşayan hayvanların ortak atasının, 800 ile 675 milyon yıl önce yaşamış olduğunu tahmin etmektedir.

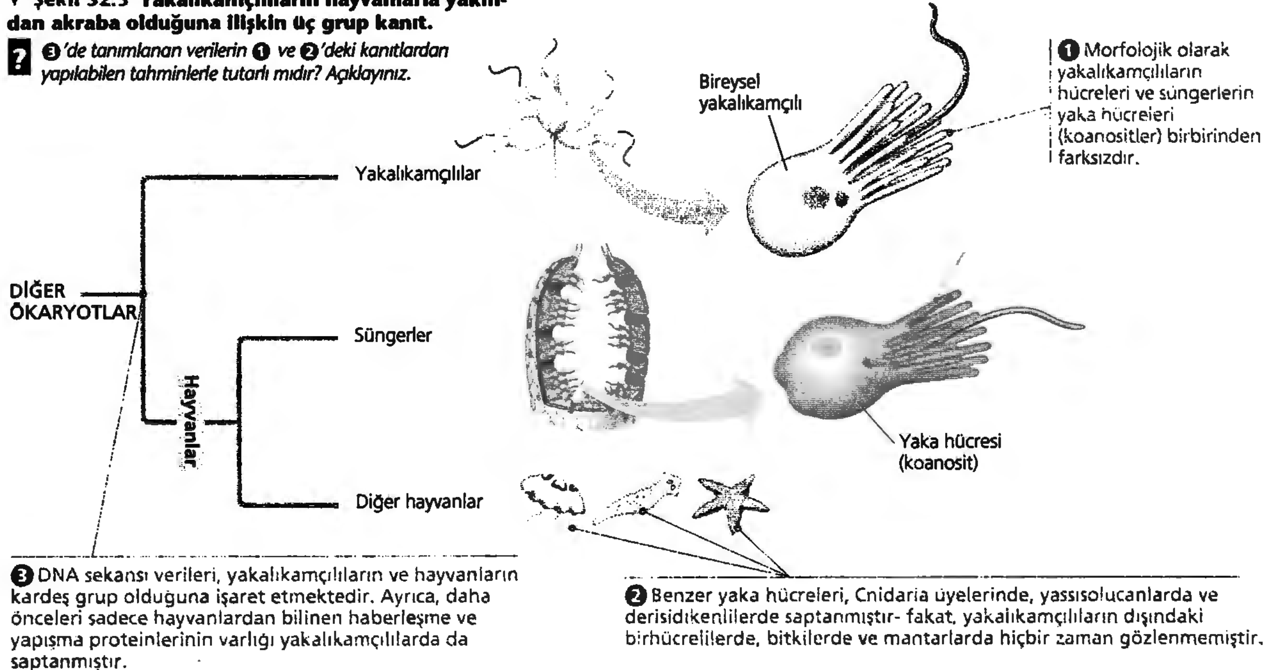
Bu ortak atanın neye benzerlik göstermiş olabileceğini öğrenmek için bilim insanları, hayvanlarla yakından akraba olan birhücreli grubunu belirlemeye çalışmaktadır. **Şekil 23.3**'de görüldüğü gibi, morfolojik ve moleküler kanıtlar birlikte yakalı-kamçılıların, hayvanların yaşayan en yakın akrabaları arasında yer aldığına işaret etmektedir. Araştırmacılar, bu kanıtlara dayanarak, yaşayan hayvanların ortak atasının, günümüzdeki yakalı-kamçılılara benzeyen süspansiyon yiyici canlılar olabileceğini ileri sürmektedir. Biz, hayvanların uzak ortak atalarından dört jeolojik devir boyunca nasıl ortaya çıkmış olduklarına ilişkin fosil kanıtları inceleyeceğiz (jeolojik zaman cetvelini gözden geçirmek için bakınız Tablo 25.1).

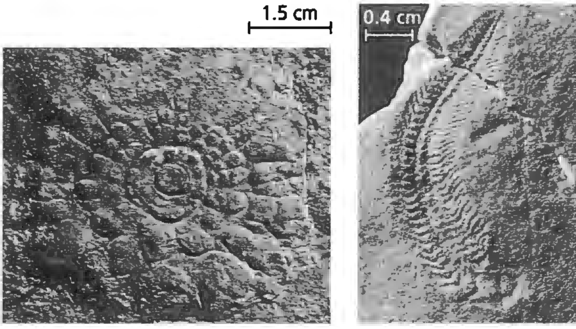
Neoproterozoik Zaman (1 Milyar-542 Milyon Yıl Önce)

Moleküler veriler hayvanların daha erken kökenine işaret etmesine karşın, hayvanların genellikle kabul edilen ilk makroskobik fosilleri, 565-550 milyon yıl öncesine aittir. Bu fosiller, topluca **Ediacaran biyota** olarak bilinen yumuşak vücutlu çok hücreli ökaryotların ilk grubunun üyeleridir. Bu isim, bu hayvanların ilk keşfedildikleri yer olan Avustralya'nın Ediacara Tepelerinden gelmektedir (**Şekil**

▼ **Şekil 32.3 Yakalıkamçılıların hayvanlarla yakından akraba olduğuna ilişkin üç grup kanıt.**

? *❸'de tanımlanan verilerin ❶ ve ❷'deki kanıtlardan yapılabilen tahminlerle tutarlı mıdır? Açıklayınız.*





(a) *Mawsonites spriggi* (b) *Spriggina floundersi*

▲ **Şekil 32.4 Ediacara faunasına ait fosiller.** 565-550 milyon yıl yaşıtlı bu fosiller, basit, ışınsal simetrili bir hayvana **(a)** ve segmentli vücuda sahip bir hayvana **(b)** aittir.

32.4). Benzer fosiller, o zamandan beri diğer kıtalarda da bulunmuştur. Bazıları süngerdir; diğerleri yaşayan Cnidaria üyeleriyle akraba olabilir. Yine bu fosil organizmalar arasında bulunan diğer örneklerin, yaşayan herhangi bir hayvan ya da alg grubuyla yakından ilişki göstermemesi nedeniyle, sınıflandırılması zordur.

Bu makroskobik fosillere ilave olarak, Neoproterozoik kayaçlar, ilkin hayvanların mikroskobik işaretleri olabilen bilgiler vermektedir. Bölüm 25'de okuduğunuz gibi, Çin'de keşfedilmiş olan 575 milyon yıllık mikrofosillerin, günümüzdeki hayvan embriyolarının temel yapısal organizasyonunu gösterdiği görünmektedir. Bununla birlikte, bu fosil embriyoların hayvan mı yoksa hayvanlara yakından akraba soyu tükenmiş grupların (fakat gerçekte hayvan olmayan) üyeleri mi olduğu konusunda tartışmalar sürmektedir. Hayvanların daha eski fosilleri belki gelecekte keşfedilebilir; ancak, günümüzde bilinen fosil kayıtlar, geç Neoproterozoik zamanın, hayvan çeşitliliğinin artış gösterdiği zaman olduğunu göstermektedir.

Paleozoik Zaman (542-251 Milyon Yıl Önce)

Hayvanlardaki çeşitlenmenin bir başka dalgası, Paleozoik zamanın Kambriyen periyodunda, 535-525 milyon yıl önce oldu; bu olay **Kambriyen patlaması** olarak bilinir (bakınız Bölüm 25). Kambriyen patlamasından önce oluşmuş tabakalarda, çok az sayıda hayvan şubesi gözlenmiştir. Fakat fosil bilimciler, 535-525 milyon yıl yaşıtlı tabakalarda, ilk eklembacaklıların, kordalıların ve derisidikenlilerin de aralarında yer aldığı günümüzdeki tüm hayvan şubelerinin yaklaşık yarısına ait en eski fosilleri bulmuştur. Sert ve mineralize olmuş iskeletli ilk hayvanları kapsayan bu belirgin fosillerin çoğu, günümüzde yaşayan çoğu hayvandan çok farklı görünmektedir (**Şekil 32.5**). Fakat fosil bilimciler, bunların çoğu için, bu Kambriyen fosillerinin günümüzdeki hayvan şubelerinin üyeleri olduğunu, ya da en azından yakın akrabaları olduğunu belirlemiştir.

Kambriyen boyunca hayvan şubelerinin çeşitliliğindeki artışa, Ediacara canlı formlarının çeşitliliğindeki düşüş eşlik etmiştir. Bu eğilimlere ne neden olmuştur? Birkaç güncel hipotez vardır. Bazı kanıtlar, Kambriyen periyodu boyunca avcı türlerin avlarını yakalamalarına yardım eden hareket biçim-



▲ **Şekil 32.5 Bir Kambrien deniz manzarası.** Sanatçının yapmış olduğu bu resimde, Kanada'nın İngiliz Kolombiya'sındaki Burgess Shale alanından elde edilen fosiller içerisinde bulunan organizma çeşitliliği esas alınmıştır. Bu hayvanlar arasında, *Pikaia* (sol üstte yer alan yılan benzeri kordalı), *Marella* (solda yer alan yüzücü eklembacaklı), *Anomalocaris* (yuvarlak ağzı ve önde yakalayıcı bacakları olan iri hayvan) ve *Hallucigenia* (deniz tabanında yer alan kürdan gibi sivri hayvanlar) yer almaktadır.

leri gibi yeni adaptasyonlar kazanırken av olan türlerin de koruyucu kabuklar gibi yeni savunmalar edindiğini göstermektedir. Yeni av-avcı ilişkisi ortaya çıktığında, doğal seçme, bazı grupların düşüşüne yol açarken bazılarının artışına yol açmış olabilir. Diğer bir hipotez, atmosferdeki oksijenin artışı üzerine odaklanmıştır, bu artış Kambriyen patlamasından daha önce olmuştur. Daha fazla oksijenin olması, bazı türlere potansiyel olarak zarar verirken hayvanların metabolik hızlarının daha yüksek olmasına ve daha iri vücutlu olmasına olanak sağlar. Üçüncü hipotez, *Hox* genlerinin ve gelişimle ilgili diğer genlerin düzenlenmesini etkileyen diğer genetik değişikliklerin ortaya çıkmasının, yeni vücut formlarının evrimini kolaylaştırmış olduğunu ileri sürmektedir. Bu hipotezler, birbirini dışlamaz; aksine, av-avcı ilişkisi, atmosferdeki değişiklikler ve gelişimin düzenlenmesindeki değişikliklerin her biri, bu olayda rol oynamış olabilir.

Kitlesel yok oluş olayları araya girmesine karşın (bakınız Şekil 25.15), Kambriyen periyodunu, hayvan çeşitliliğinin artmaya devam ettiği Ordovisyen, Silüryen ve Devoniyen periyotları izlemiştir. Omurgalılar (balıklar), denizel besin ağının tepedeki avcıları olarak ortaya çıkmıştır. Günümüzden 460 milyon yıl öncesinde, Kambriyen periyodu süresince çeşitlenen gruplar, karalar üzerinde bir etki yaratmıştır. Kırkayakların ve çiyanların ortaya çıkmasının işaret ettiği gibi, eklembacaklılar karasal habitatlara uyum sağlamaya başlamıştır. Bir başka ipucu, fosilleşmiş eğrelti urlarında görülmektedir; bu urlar eğreltiotu bitkisinin, bünyesine yerleşmiş olan böceklerin verdiği uyarıya yanıt olarak oluşturduğu büyük boşluklardır ve bu urları bitki kendisini korumada kullanmaktadır. Fosiller, eğreltiotu urlarının tarih olarak en azından 302 milyon yıl öncesine kadar uzandığına işaret

etmekte, böceklerin ve bitkilerin o tarih itibariyle birbirlerinin evrimini etkilediğini bildirmektedir.

Omurgalılar, yaklaşık olarak 365 milyon yıl önce karasal ortamlara geçmişler ve çok sayıda karasal gruba çeşitlenmişlerdir. Günümüzde yaşayan bu gruplardan ikisi amfibiler (kurbağalar ve semenderler gibi) ve amniyotlardır (sürüngenler, kuşlar ve memeliler). Topluca dört üyeliler olarak bilinen bu grupları daha ayrıntılı olarak Bölüm 34'de inceleyeceğiz.

Mezozoik Zaman (251-65.5 Milyon Yıl Önce)

Paleozoik boyunca evrimleşmiş hayvan şubeleri, şimdi, yeni habitatlara yayılmaya başlamıştır. Okyanuslarda, ilk mercan resifleri oluştuğunda, diğer denizel hayvanlara yeni habitatlar sağlamıştır. Bazı sürüngenler, plesiosaurlar (bakınız Şekil 25.4) ve diğer iri sucul avcıların torunları olarak suya dönmüştür. Karasal ortamda, bazı dört üyeliler içerisinde bazı soylarda ortaya çıkan değişiklikler, pterosaurlarda ve kuşlarda kanatların ve uçmayla ilgili diğer ekipmanların ortaya çıkmasına yol açmıştır. Avcılar ve herbivorlar olarak, iri ve küçük dinozorlar ortaya çıkmıştır. Aynı zamanda, gececi, (noktürnal) böcek yiyen ve küçük vücutlu olan ilk memeliler, sahneye çıkmıştır. Ayrıca, Bölüm 30'da okuduğunuz gibi, çiçekli bitkiler (angiospermler) ve böceklerin her ikisi de geç Mezozoik süresince çok çarpıcı bir şekilde çeşitlenme geçirmiştir.

Senozoik Zaman (65.5 Milyon Yıl Öncesinden Günümüze Kadar)

Hem karasal hem de denizel hayvanların kitlesel olarak ortadan yok oluşlarına, bu yeni çağda da rastlanmaktadır. Ortadan kalkan tür grupları arasında uçamayan büyük dinozorlar ve denizel sürüngenler bulunmaktadır. Erken Senozoik'in fosil kayıtları, memeliler boş olan ekolojik nişleri işgal etmeye başladığından, iri vücutlu otçul memelilerin ve avcıların ortaya çıktığını belgelemektedir. İklim küresel boyutta Senozoik boyunca gittikçe soğuması, birçok hayvan soy hattında önemli dönüşümleri tetiklemiştir. Örneğin primatlar arasında Afrika'daki bazı türler, daha önceki yoğun ormanların birçoğunun yerini alan açık ağaçlık alanlara ve savanalara uyum sağlamıştır. Kendi türümüzün ataları, bu çayırlık alanlarda yaşayan kuyruksuz maymunlar arasındaydı.

KAVRAM KONTROLÜ 32.2

1. Hayvanların evriminde kilometre taşı olan aşağıdaki olayları kronolojik olarak en eskiden en yakına doğru sıraya koyunuz: (a) memelilerin ortaya çıkması, (b) karasal eklembacaklıların en ilkine ilişkin kanıtlar, (c) Ediacaran fauna, (d) uçmayan iri vücutlu dinozorların ortadan kalkması.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Mantarların ve hayvanların en yakın ortak atasının 1 milyar yıl önce yaşadığını varsayın. Eğer ilk mantar 990 milyon yıl önce yaşadıysa, hayvanlar da mı aynı zamanda canlıydı? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 32.3

Hayvanlar "vücut planları" ile tanımlanabilir

Hayvan türleri, morfolojik olarak çok büyük değişiklikler gösterir, fakat, onların biçimlerindeki büyük çeşitlilik, nispeten az sayıda olan temel "vücut planları" ile tanımlanabilir. **Vücut planı**, fonksiyonel bir bütün olarak birleşmiş -yani yaşayan hayvan- morfolojik ve gelişimsel özelliklerin takımıdır. Buradaki *plan* terimi, hayvanların vücut biçimlerinin bilinçli olarak planlandığı ya da yaratıldığı anlamında değildir. Fakat vücut planları, anahtar hayvan özelliklerini kıyaslama ve karşılaştırma için kısa bir yol sağlar. Onlar aynı zamanda, evrim ve gelişim arasındaki arayüz olan *evo-devo* çalışılmasıyla da ilgilidir (bakınız Bölüm 21 ve 25).

Canlıların tüm özellikleri gibi, hayvan vücut planları zaman içerisinde değişim geçirmiştir. Bazı evrimsel değişiklikler, hayvanların yaşam tarihinde erken dönemde ortaya çıkmıştır. Örneğin, yakın zamanda yapılan bir araştırma, gastrulasyonun moleküler kontrolündeki anahtar basamağın 500 milyon yıldan daha uzun bir süredir değişmeden kaldığını ileri sürmektedir (**Şekil 32.6**). Bu erken evrimsel yeniliğin temel önemi vardır: Gastrulasyon, çoğu hayvanın niçin hücrelerden oluşmuş içi boş top şeklinde olmadığını açıklamaya yardım eder. Bununla birlikte, tartışacağımız gibi, hayvan vücut planlarının diğer durumları, evrim kursu süresince birçok kez değişmiştir. Böylece, hayvan vücut planlarının temel özelliklerini incelediğimizde, benzer vücut formlarının birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmış olabileceğini aklımızda tutacağız. Ayrıca, evrim sürecinde vücut özelliklerinin kaybedilebilmesi, birbirine yakından akraba olan bazı türlerin birbirinden çok farklı görülmesine neden olabilir.

Simetri

Hayvan vücudunun temel özelliği, onların simetrisinin tipi ya da simetrinin yokluğudur. (Örneğin, bazı süngerler, simetriden tamamıyla yosundur). Bazı hayvanlar **ışınsal simetriye** sahiptir; bu, çiçek saksısının simetri tipidir (**Şekil 32.7a**). Örneğin denizşakayıkları, bir üst tarafa (ağzın yerleşmiş olduğu kısım) ve bir de alt tarafa sahiptir. Fakat onların, ön ve arka uçları ya da sol ve sağ tarafları yoktur.

Kürekte gözlenen iki taraflı simetri, **bilateral simetrinin** bir örneğidir (**Şekil 32.7b**). Bir bilateral hayvan, oryantasyonla ilgili iki eksenine sahiptir: önden arkaya ve üstten alta. Böyle hayvanlar, **dorsal** (üst) ve **ventral** (alt) taraflara, sol ve sağ yanlara ve **anterior** (ön) ve **posterior** (arka) uçlara sahiptir. Bilateral simetrik vücut planına sahip çoğu hayvan (eklembacaklılar ve memeliler gibi), duyu alımı ile ilgili donanım onların ön ucunda yoğunlaşmıştır, buna, merkezi sinir sisteminin ("beynin") baş kısmında yerleşmiş olması örnektir. Bu evrimsel eğilim **sefalizasyon** (Yunancada *kephale*, baş demek) olarak adlandırılır.

Bir hayvanın simetrisi, genellikle yaşam tarzına uygundur. Işınsal simetrili çoğu hayvan, zemine bağlı olarak (sesil) ya da planktonik olarak (denizanaları gibi zayıf bir şekilde yüzerek ya da suda sürüklenerek yaşama) yaşar. Onların simetrisi onları çevreden her taraftan gelecek uyarıları eşit şekilde alacak tarzda donatmıştır. Buna zıt olarak, bi-

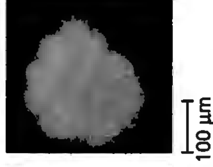
▼ **Şekil 32.6** SORGULAMA

Gastrulasyonun moleküler kontrolünde β-katenin proteini, çok eski bir rol oynamış mıdır?

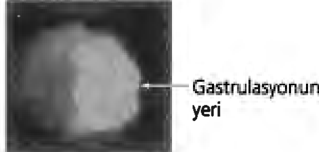
DENEY Çoğu hayvanda, gastrulasyon, embriyonik hücrelerden oluşan üç tabakanın meydana gelmesine yol açar. Solucanlar, denizkestaneleri ve omurgalılar gibi hayvanların bazı türlerinde, β-katenin proteini, gastrulasyonun yerini işaretler ve bu süreç için gerekli genlerin transkripsiyonunu aktive eder. Hawaii Üniversitesinden Athula Wikramanayake, Mark Martindale ve çalışma arkadaşları, bir denizşakayığı türü olan *Nematostella vectensis*'de β-katenin proteininin gastrulasyonun kontrolüne yardım edip etmediğini test etti. Bu tür, Cnidaria şubesinin bir üyesidir ve Cnidaria grubu, embriyonik üç germ tabakası henüz gelişmeden daha önce ortaya çıkmıştır.

BULGULAR

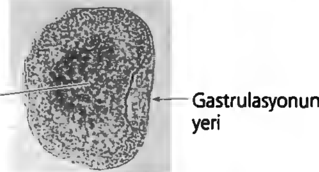
❶ Gelişimin erken evrelerinde β-katenin (burada yeşil flöresan protein ile işaretlenmiştir), *N. vectensis* embriyolarında bulunur.



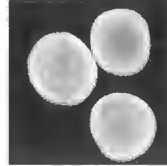
❷ 2 32-hücreli evrede β-katenin, gastrulasyonun olacağı taraflarda yoğunlaşmıştır.



❸ Erken gastrula evresinde, β-katenin aktivitesi (burada koyu kırmızı boyanmış), iç hücre tabakasında meydana gelmektedir.



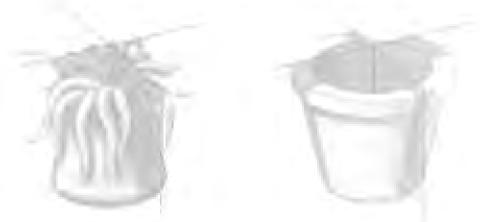
❹ β-katenin aktivitesi engellenmiş (β-katenine bağlanan bir protein sayesinde) embriyolarda, gastrulasyon olmaz.



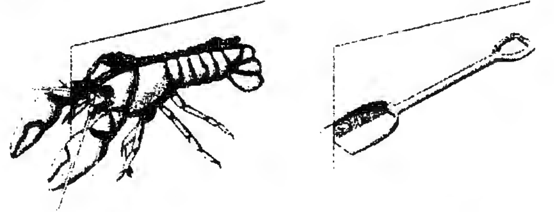
SONUÇ *N. vectensis*'de β-katenin, gastrulasyonun gerçekleşmesi için gereklidir ve gastrulasyonun yerini saptamaya yardımcı olabilir. Fosil kayıtlar, β-katenin proteininin gastrulasyonda etkili olduğu bilinen türlerden Cnidaria üyelerinin farklılaşarak ayrılması 500 milyon yıldan daha fazla bir süreye işaret ettiğinden, öyle görünüyor ki β-katenin proteini, gastrulasyonun moleküler kontrolünde çok eskiden beri rol oynamıştır.

KAYNAK A. H. Wikramanayake et al., An ancient role for nuclear β-catenin in the evolution of axial polarity and germ layer segregation, Nature 426:446-450 (2003).

EĞER ÖYLE İSE? β-katenin, DNA'ya bağlanarak gastrulasyon için gerekli genlerin transkripsiyonunu uyarır. Bu bilgiye dayanarak, 4. basamaktaki sonuçları doğrulamada kullanılabilecek farklı deneyler öneriniz. Böyle bir deneyi gerçekleştirmenin amacı ne olacaktır?



(a) Işınsal simetri. Denizşakayığı (şube Cnidaria) gibi ışınsal simetrili hayvanlar, sol ve sağ taraflara sahip değildir. Merkezi eksenden geçen düşey doğrultudaki herhangi hayali bir kesit, hayvanı ayna görüntülerine böler.



(b) Bilateral simetri. Istakoz (şube Arthropoda) gibi bilateral simetrili hayvanlar, sol ve sağ taraflara sahiptir. Sadece tek bir hayali kesit, hayvanı ayna görüntüsü şeklinde iki yanya böler.

▲ **Şekil 32.7 Vücut simetrisi.** Kova ve kürek, ışınsal-bilateral ayırımını hatırlamanızda size yardımcı olacaktır.

lateral simetrik hayvanlar tipik olarak aktif bir şekilde hareket eden ve yer değiştiren hayvanlardır. Bilateral simetrili çoğu hayvan kendilerine, yerde sürünürken, zemini delerken, uçarken ya da yüzerken gerekli kompleks hareketleri koordine edebilme yeteneği veren merkezi sinir sistemine sahiptir. Fosil kanıtlar, temel olarak birbirinden farklı olan bu iki simetri şeklinin, en azından 550 milyon yıl önce mevcut olduğuna işaret etmektedir.

Dokular

Hayvan vücut planları, doku organizasyonu ile ilgili olarak da değişiklik gösterir. Hayvanlardaki gerçek dokular, özelleşmiş hücrelerin bir araya gelmesiyle oluşmuş koleksiyonlardır; bunlar, zarsı tabakalarla başka dokulardan yalıtılmıştır. Süngerler ve diğer birkaç grup gerçek dokudan yoksundur; oysa diğer tüm hayvanlarda embriyo, gastrulasyon sürecinde tabakalanır (bakınız Şekil 32.2). Gelişme ilerledikçe, *germ* tabakaları denen iç içe olan bu tabakalar, vücudun değişik dokularını ve organlarını meydana getirir. Embriyonun yüzeyini kaplayan germ tabakası olan **ektoderm**, hayvanın dış örtüsünü ve bazı şubelerde merkezi sinir sistemini verir. En içte yer alan germ tabakası olan **endoderm**, gastrulasyon sırasında oluşan cebi (arkenteron) astarlar, sindirim kanalının (ya da boşluğunun) astarını verir ve omurgalıların karaciğer ve akciğer gibi organlarını meydana getirir.

Sadece bu iki germ tabakasına sahip olan hayvanların **diploblastik** oldukları ifade edilir. Diploblastik olan hayvanlar, Cnidaria üyelerini (örneğin, denizanaları ve mercanlar) ve taraklı hayvanları içerir (bakınız Bölüm 33). Bilateral simetrik hayvanların hepsi, **mezoderm** denen üçüncü germ tabakasına sahiptir, bu tabaka, ektoderm ve endoderm arasındaki boşluğun çoğunu doldurur. Böylece, bilateral simetrili hayvanlar aynı zamanda **triploblastik** (üç

germ tabakasına sahip) hayvanlardır. Triploblastiklerde mezoderm, kasları ve sindirim kanalıyla hayvanın dış örtüsü arasında kalan diğer birçok organı oluşturur. Triploblastikler, yassısolucanlardan eklembacaklılara ve omurgalı hayvanlara kadar uzanan genişçe bir hayvan grubunu kapsar. (Bazı diploblastik hayvanlar gerçekte üçüncü germ tabakasına sahip olmasına rağmen, bu tabaka, triploblastik olduğu kabul edilen hayvanların mezodermi kadar iyi gelişim göstermemiştir).

Vücut Boşlukları

Çoğu triploblastik hayvan, bir **vücut boşluğuna** sahiptir; bu boşluk, dış vücut duvarı ve sindirim kanalı arasında yer alan içerisi sıvı ya da hava ile dolu bir boşluktur. Bu vücut boşluğuna, aynı zamanda **sölom** (Yunancada *koilos*, içi boş demek) denir. "Gerçek sölom", mezodermden köken alan dokular arasında oluşur. Boşluğu saran iç ve dış doku tabakaları, iç organları askıya alan yapıları oluşturur ve bağlar. Gerçek sölom boşluğuna sahip olan hayvanlar, **sölomatlar** olarak bilinirler (**Şekil 32.8a**).

Triploblastik bazı hayvanlarda vücut boşluğu mezoderm ve endoderm arasında yer alır (**Şekil 32.8b**). Böyle boşluğa "pseudosölom" (Yunancada *pseudo*, sahte demek) denir; böyle boşluğa sahip olan hayvanlara **psödosölomat** adı verilir. İsmine rağmen psödosölom, sahte değildir; bu boşluk, vücutta tamamıyla işlevsel bir boşluktur. Bazı triploblastik hayvanlar ise vücut boşluğundan tamamen yoksundur (**Şekil 32.8c**). Onlar, topluca **asölomat** (Yunancada *a*-, -sız demek) olarak bilinirler.

Vücut boşluğunun birçok işlevi vardır. Vücut boşluğunun sıvısı, içinde askıda bulunan organları tamponlayarak incinmelerini önlemeye yardım eder. Toprak solucanları gibi yumuşak vücutlu sölomatlarda sölom, kaslar çalışırken dayanak olarak kullandığı iskelet gibi işlev gören sıkıştırılamayan sıvı içerir. Bu boşluk aynı zamanda, iç organların büyümesine ve dış vücut duvarından bağımsız olarak hareket etmesine olanak sağlar. Örneğin, sizin sölomunuz olmasaydı, kalbinizin her atışı ya da bağırsağınızın her hareketi vücut yüzeyinizi saracaktı.

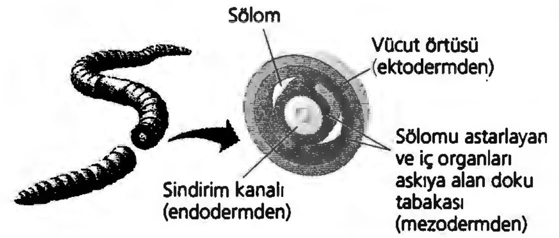
Sölomat ve *psödosölomat* gibi terimler, canlıların benzer vücut planlarına sahip olduğuna ve böylece aynı *sınıfa* (*=grade*) (üyeleri, anahtar biyolojik özellikleri paylaşan bir grup) ait olduğuna işaret eder. Bununla birlikte, filogenetik çalışmalar, hayvanların evrimsel sürecinde gerçek sölom ve psödosölomun birbirinden bağımsız olarak birçok kez kazanıldığını ya da kaybedildiğini göstermektedir. Bu örnekte gösterildiği gibi, bir sınıfın bir *klada* (bir atasal türü ve ondan türeyenlerin tümünü içeren bir grup) eşdeğer olması gerekli değildir. Böylece, bir canlıyı sölomat ya da psödosölomat olarak ifade etmek, onun belirli özelliklerini tanımlamada yararlı olabilir. Bu terimler, evrimsel geçmişi anlamak için yapılan araştırmalarda dikkatlice yorumlanmalıdır.

Protostom ve Deuterostom Gelişimi

Gelişimin erken evrelerindeki bazı durumlara dayanarak çoğu hayvan, iki gelişim modelinden birisine sahip olmasıyla tanımlanabilir: **protostom gelişim** ve **deuterostom gelişim**. Bu gelişim modelleri, genellikle, segmentasyondaki farklılıklarla, sölom oluşumundaki farklılıklarla ve blastoporun akıbeti konusundaki farklılıklarla birbirlerinden ayırt edilebilir.

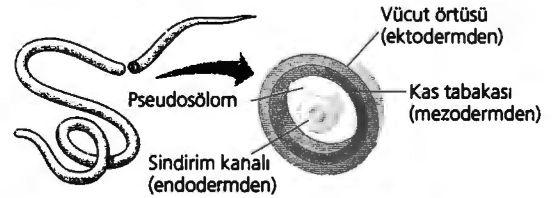
▼ **Şekil 32.8 Triploblastik hayvanların vücut boşlukları.** Triploblastik hayvanların değişik organ sistemleri, embriyoda oluşan üç embriyonik germ tabakasından gelişir. Mavi, ektodermden gelişen dokuları; kırmızı, mezodermden gelişenleri ve sarı, endodermden gelişenleri göstermektedir.

(a) Sölomat



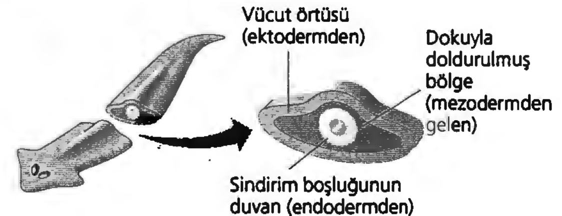
Toprak solucanı gibi sölomatlar, gerçek söloma sahiptir; vücut boşluğu tamamıyla mezodermden köken almış dokuyla astarlanmıştır.

(b) Pseudosölomat



Yuvarlak solucanı gibi pseudosölomatların sahip olduğu vücut boşluğu, kısmen mezodermden köken almış dokuyla kısmen de endodermden köken almış dokuyla astarlanmıştır.

(c) Asölomat



Planaryalar gibi asölomatlar, sindirim boşluğu ve dış vücut duvarı arasında vücut boşluğuna sahip değildir.

Segmentasyon

Protostom gelişim gösteren birçok hayvan **spiral segmentasyon** geçirir; bu olayda hücrelerin bölünme düzlemi, embriyonun düşey eksenine diyagonaldir; embriyonun sekiz hücreli evresinde görüldüğü gibi, daha küçük olan hücreler, altta bulunan daha büyük hücreler arasındaki boşluklar üzerine oturmuştur (**Şekil 32.9a**, solda). Ayrıca, protostom gelişim gösteren bazı hayvanların **determinate tipte segmentasyonu**, her bir embriyonik hücrenin gelişimsel akıbetinin ne olacağı çok erken evrede kesin olarak belirlenmiştir ("determine"). Örneğin, dört hücreli evredeki bir salyangozdan alı-

▶ **Şekil 32.9 Protostom ve deuterostom gelişimin karşılaştırılması.** Bu gelişim modellerine karşı birçok varyasyon ve istisna olmasına karşın, bunlar, kullanışlı genel ayırımlardır.

BAĞLANTI KUR *Şekil 20.21'i gözden geçir (s.461). Her tipte hücreyi meydana getirebilecek kök hücreye, sahip olacak olan erken embriyo, protostom gelişim gösteren hayvan mı yoksa deuterostom gelişim gösteren hayvan mı sahip olacaktır? Açıklayınız.*

Protostom gelişimi (örnekler: yumuşakçalar, halkalı solucanlar)

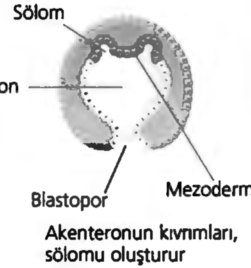
Sekiz-hücreli evre | Sekiz-hücreli evre

Spiral ve determinate | Işınsal ve indeterminate

(a) Segmentasyon. Genel protostom gelişimi, spiral, determinate segmentasyonla başlar. Deuterostom gelişimi, radiyal, indeterminate segmentasyonla karakterizedir.

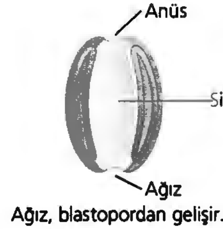


Mezodermin katı kitlesi yarılır ve sölomu oluşturur

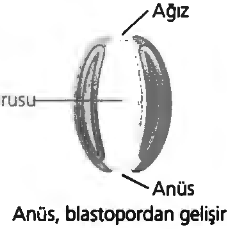


Akenteronun kıvrımları, sölomu oluşturur

(b) Sölom oluşumu. Sölom oluşumu gastrula evresinde başlar. Protostom gelişimde sölom, mezodermdeki yarılmadan oluşur. Deuterostom gelişimde sölom, arkenteronun oluşturduğu mezodermal ceplerden gelişir.



Ağız, blastopordan gelişir.



Anüs, blastopordan gelişir.

(c) Blastoporun akıbeti. Protostom gelişimde, ağız blastopordan gelişir. Deuterostom gelişimde, ağız ikincil açıklıktan oluşur.

Anahtar
- Ektoderm
- Mezoderm
- Endoderm

nan bir hücre, tam bir organizmaya gelişemez. Bunun yerine, böyle bir hücre tekrarlanan bölünmelerden sonra, birçok kısmı eksik yaşayamayan bir embriyo oluşturacaktır.

Spiral segmentasyonun aksine deuterostom gelişim, **radiyal segmentasyonun** ağırlıklı olarak görülmesiyle karakterizedir. Segmentasyon düzlemleri, embriyonun düşey eksenine ya paralel ya da diktir; sekiz hücreli evrede görüldüğü gibi hücreler aynı hizada sıralanmış ve biri doğrudan diğerinin üzerine oturmuştur (bakınız Şekil 32.9a, sağda). Deuterostom gelişim gösteren hayvanların çoğu, aynı zamanda **indeterminate segmentasyona** sahiptir; yani, erken segmentasyon bölünmelerinden üretilen her hücre, tam bir embriyoya gelişme kapasitesini korumaktadır. Örneğin, dört hücreli evredeki denizkestanesi embriyosunda hücreler birbirinden ayrılacak olursa, her bir hücre tam bir larvayı oluşturabilir. Benzer şekilde, insan zigotu da indeterminate tipte segmentasyon geçirir ve özdeş ikizlerin meydana gelmesi olasıdır.

Sölom Oluşumu

Gastrulasyon sırasında, embriyonun gelişen sindirim borusu, başlangıçta **arkenteron** denen kör bir kese oluşturur; arkenteron, daha sonra sindirim kanalı haline gelir (**Şekil 32.9b**). Protostom gelişimde arkenteron oluştuğunda, başlangıçtaki katı mezoderm kitlesi yarılır ve sölom oluşur. Buna zıt olarak, deuterostom gelişimde mezoderm, arkenteronun duvarından tomurcuklanır ve onun boşluğu sölom olur.

Blastopurun Akıbeti

Protostom ve deuterostom gelişimi, **blastoporun** akıbeti bakımından çoğunlukla farklılık gösterir; blastopor, gastrulasyon sırasında arkenteronun oluşumuna neden olan çöküntünün oluşmasıdır (**Şekil 32.9c**). Arkenteron oluştuktan sonra çoğu hayvanda, gastrulanın zıt ucunda ikinci bir delik oluşur. Birçok türde, blastopor ve bu ikinci açıklık, sindirim borusunun iki açıklığını, yani ağzı ve anüsü oluşturur. Protostom gelişimde, ağız genellikle blastopor denen bu ilk açıklıktan oluşur; bu, *protostom* (Yunancadan *protos*, ilk ve *stoma* ağız demek) adı verilen terimin türemesinin nedenidir. Deuterostom gelişimde (Yunancadan *deuteros*, ikinci demek) ağız, ikinci açıklıktan türer ve blastopor, genellikle anüsü meydana getirir.

KAVRAM KONTROLÜ 32.3

1. *Sınıf* (*grade*) ve *klad* terimlerinin ayrımını yapınız.
2. Salyangoz (yumuşakça) ve insanın (kordalı) gelişiminin erken dönemlerindeki üç konuyu tartışınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Solucan, insan ve diğer çoğu triploblastik hayvanın özgül anatomik özelliklerini göz ardı ederek, halka tatlısına analog olan biçime sahiptirler şeklindeki iddiayı değerlendiriniz.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 32.4

Hayvan filogenisi ile ilgili yeni görüşler, moleküler verilerden doğmaktadır

Zoologlar, halen, yaklaşık üç düzine hayvan şubesi olduğunu kabul etmektedir. Fakat bu şubeler arasındaki akrabalık ilişkileri ve sınırlar, tartışılmaya devam etmektedir. Bunlar ket vurucu olabilmesine karşın bu kitaptaki filogeniler, değişmez gerçekler olarak ezberlenemez; bu diyagramların doğasındaki belirsizlik, bilimde sorgulamanın devam ettiği bir süreç olduğunu sağlıklı bir şekilde hatırlatmaktadır.

Araştırmalar, uzunca bir süredir, hayvan filogenisi hakkındaki hipotezlerini morfolojik veriler üzerine dayandırmıştır. Biyologlar, şimdi, moleküler verileri kullanarak filogenileri yeniden oluşturmaktadır. İlave ipuçları, daha az bilinen hayvan şubeleri üzerinde yapılan çalışmalardan gelmiştir; aydınlatmaya yardım eden fosil verilerle birlikte, çeşitli gruplardaki anahtar özellikler ortaya çıkarılmıştır.

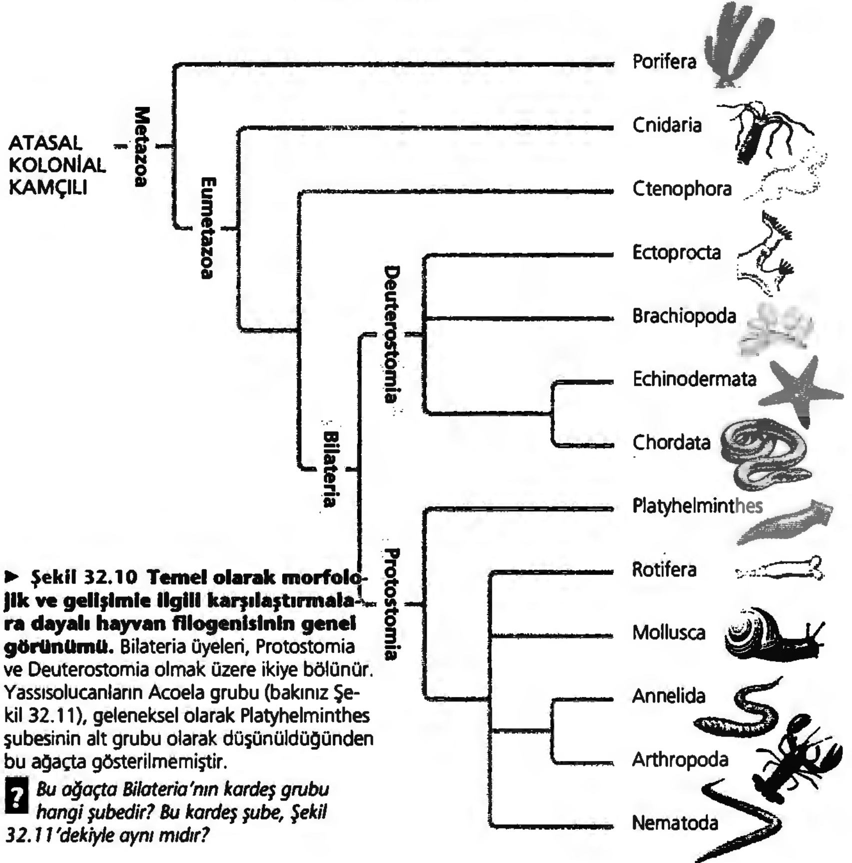
Diğer önemli bir değişiklik, kladistiğin kullanılması olmuştur (bakınız Bölüm 26). Filogenetik sistematikçiler, organizmaları kladlara, yani bir atasal tür ve ondan türemiş olan tüm taksonları içeren gruba, yerleştirmeye çalışırlar. Kladistik yöntemler esas alındığında, kladların hiyerarşik olarak daha büyük kladlar içerisine yerleştirilmesiyle filogenetik ağaç biçimlenir- sırasıyla ağacın daha ince ve daha kalın dalları şekillenir. Kladlar, kladın üyelerine özgün olan paylaşılan türemiş karakterlerden çıkarılır. Örneğin, bir klad, araştırmacıların kararlaştırdığı homolog olan anahtar anatomik ve embriyolojik benzerliklerden çıkartılabilir. DNA sekansı gibi moleküler veriler, ortak atayı anlamak için bir başka bilgi kaynağıdır. Fakat, kullanılan veriler, ister "geleneksel" morfolojik karakterler olsun ister "yeni" moleküler sekanslar ya da bunların kombinasyonu olsun, amaç aynıdır: evrimsel tarihi yeniden inşa etmek.

Hayvan sistematiğindeki tartışmalara bir anlam vermek için, esas olarak morfolojik verilere dayanan geleneksel hayvan filogenisi görüşünü (**Şekil 32.10**), büyük ölçüde moleküler verilere dayanan daha güncel görüşle karşılaştıracağız (**Şekil 32.11**).

Uzlaşılan Noktalar

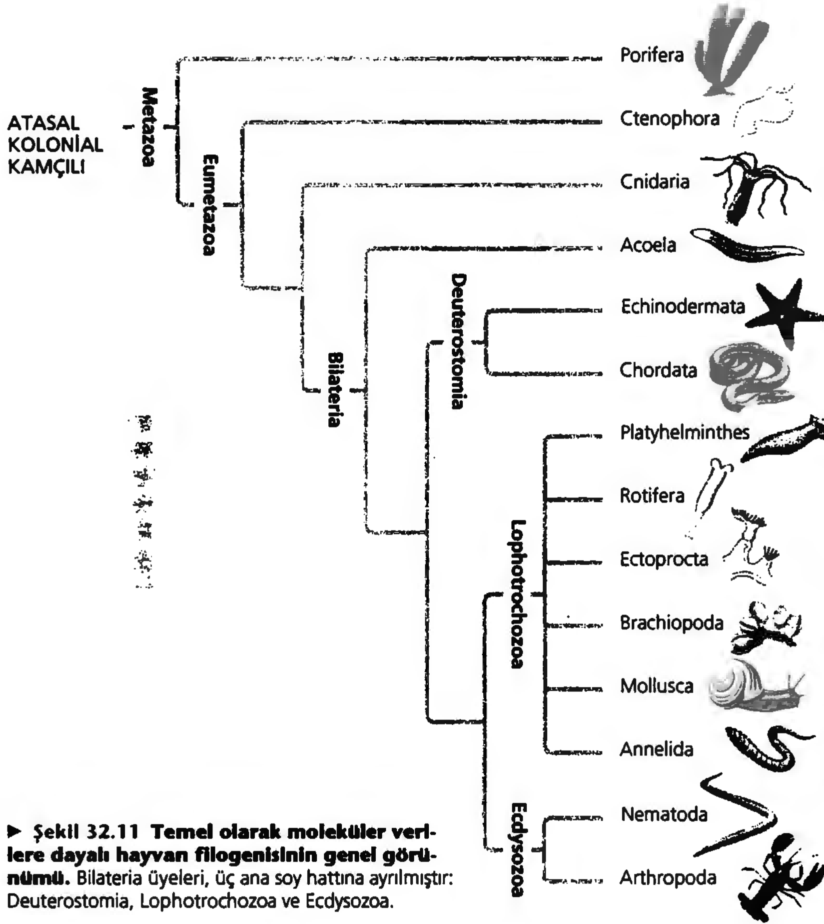
Bu iki görüş, hayvan filogenisi konusunda birkaç önemli noktada görüş birliğine varmıştır. Aşağıdaki noktaların, Şekil 32.10 ve Şekil 32.11'de nasıl yansıtılmış olduğuna dikkat ediniz.

1. **Tüm hayvanlar bir ortak atayı paylaşır.** Her iki ağaç da hayvanların monofiletik olduğuna ve Metazoa denen kladı oluşturduğuna işaret etmektedir. Yaşayan ve soyu tükenmiş tüm hayvan soy hatları, ortak bir atadan türemiştir.
2. **Süngerler, kaidede yer alan hayvanlardır.** Yaşayan taksonlar arasında süngerler (şube Porifera), her iki hayvan filogenetik ağacının kaidesinden dallanmıştır. 2009'da yayınlanmış olan morfolojik ve moleküler analizler, burada görüldüğü gibi süngerlerin monofiletik olduğuna işaret etmektedir; daha önce yapılmış olan çalışmalar, süngerlerin parafiletik olduğunu ileri sürmüştür.
3. **Eumetazoa, gerçek dokuya sahip olan hayvanların kladıdır.** Süngerler ve diğer birkaç hayvan grubu dışındaki tüm hayvanlar, **Eumetazoa** ("gerçek hayvanlar") kladına aittir. Gerçek doku, yaşayan Eumetazoa üyelerinin ortak atasında ortaya çıkmıştır. Kaidede yer alan Eumetazoa üyeleri, diploblastik olan ve genellikle radiyal simetri gösteren Ctenophora (taraklı hayvanlar) ve Cnidaria şubeleridir.
4. **Çoğu hayvan şubesi, Bilateria kladına aittir.** Bilateral simetri ve üç germ tabakasının bulunması, Bilateria kladını tanımlamaya yardım eden paylaşılan türemiş karakterdir. Bu klad, hayvan şubelerinin büyük çoğunluğunu içerir ve bunun üyeleri **Bilateria üyeleri** olarak bilinir. Kambriyen patlaması, aslında Bilateria üyelerinin hızla çeşitlenmesidir.



▶ **Şekil 32.10 Temel olarak morfolojik ve gelişimle ilgili karşılaştırmalara dayalı hayvan filogenisinin genel görünümü.** Bilateria üyeleri, Protostomia ve Deuterostomia olmak üzere ikiye bölünür. Yassısolucanların Acoela grubu (bakınız Şekil 32.11), geleneksel olarak Platyhelminthes şubesinin alt grubu olarak düşünüldüğünden bu ağaçta gösterilmemiştir.

? *Bu ağaçta Bilateria'nın kardeş grubu hangi şubedir? Bu kardeş şube, Şekil 32.11'dekiyle aynı mıdır?*



▶ **Şekil 32.11 Temel olarak moleküler verilere dayalı hayvan filogenisinin genel görünümü.** Bilateria üyeleri, üç ana soy hattına ayrılmıştır: Deuterostomia, Lophotrochozoa ve Ecdysozoa.

5. **Kordalılar ve diğer bazı şubeler, Deuterostomia kladına aittir.** *Deuterostomia* terimi, sadece, hayvanın gelişim tarzını göstermez, aynı zamanda kladın üyeleri olan omurgalıları ve diğer kordalıları da içine alır. (Ancak, hayvan filogenisi hakkındaki geleneksel ve moleküler görüşlerin, başka şubelerin de deuterostom olduğu konusunda birbiriyle uyuşmadığına dikkat ediniz).

Bilateria İçerisindeki Akrabalık İlişkilerini Çözmedeki Gelişmeler

Birçok bakımdan benzer olan morfolojik ve moleküler verilerden evrimsel akrabalık ilişkileri çıkarılmasına karşın, bazı farklılıklar da vardır. Örneğin, Şekil 32.10'daki morfolojiye dayalı ağaç Bilateria'yı deuterostomlar ve protostomlar olarak böler. Bu görüş, gelişimin bu iki tazının filogenetik modeli yansıttığını varsayar. Protostomlar içerisinde eklembacaklılar (böcekler ve kabuklular gibi), halkalı solucanlarla birlikte gruplandırılır. Her iki grup da segmentli vücuda sahiptir (ıstakozun bir eklembacaklı ve toprak solucanının bir halkalı solucan olduğunu düşünün).

Farklı bir görüş, ribozomal genler, *Hox* genleri, protein kodlayan bir düzine nükleer gen ve mitokondriyal genler üzerine dayandırılmış moleküler filogenilerden ortaya çıkmıştır. Bu çalışmalar toplu olarak, Bilateral simetrili hayvanların üç temel kladı olduğuna işaret etmektedir: Deuterostomia, Lophotrochozoa ve Ecdysozoa (bakınız Şekil 32.11). Geleneksel morfolojik görüşe zıt olarak moleküler filogeni, eklembacaklılar ve halkalı solucanların birbirine yakından akraba olmadıklarını kabul etmektedir. Şekil 32.11'de yer alan asölomat yassısolucan grubunun (Acoela), Şekil 32.10'da olmadığına dikkat ediniz. Asölomat yassısolucanlar geleneksel olarak, diğer yassısolucanlarla birlikte Platyhelminthes şubesi içerisinde sınıflandırılırlar. Ancak, yakın zamanda yapılan çalışmalar, asölomat yassısolucanların bilaterianın kaidesinde (bazalinde) yer aldığına ve Platyhelminthes şubesinin üyeleri olmadığına işaret etmektedir. Acoela'nın bazal konumu, Bilateria'nın, yaşayan asölomat yassısolucanlara benzeyen ortak bir atadan türemiş olabileceğini öngörmektedir; yani Bilateria üyeleri, basit sinir sistemine ve tek açıklı ("ağız") torba şeklinde sindirim sistemine sahip, boşaltım sistemi olmayan bir atadan türemiş olabilir.

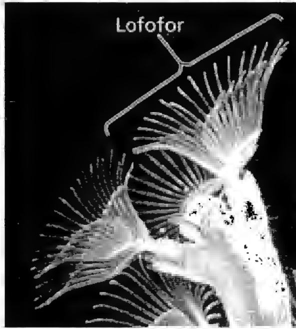
Şekil 32.11'de görüldüğü gibi, moleküler filogeni, Deusterostomia'da bulunmayan hayvan şubelerini bir takson yerine iki takson şeklinde tanımlamıştır: **Ecdysozoa** ve **Lophotorochozoa.** Ecdysozoa klad ismi, yuvarlak solucanlar, eklembacaklılar ve bizim incelememizde yer almayan diğer bazı şubeler tarafından paylaşılan özelliklere gönderme yapmaktadır. Bu hayvanlar, dış iskelet (ekzoiskelet) salgılarlar; bir ağustosböceğinin ya da cırcırböceğinin dayanıklı kılıfı, buna örnektir. Hayvan büyüdükçe deri değiştirir; bu olay sırasında eski iskelet atılır ve daha büyük olan yeni bir iskelet salgılanır. Eski dış iskeletin atılması sürecine, *ecdysis* denir (**Şekil 32.12**). İsimlendirme, bu özellik esas alınarak yapılmış olmasına karşın, klad, onun üyelerinin ortak atasını destekleyen moleküler veriler esas alına-



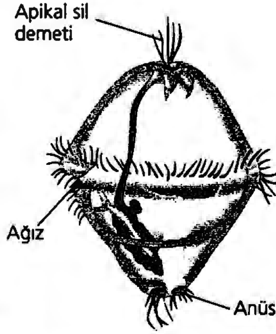
◀ **Şekil 32.12 Deri değiştirme (Ecdysis).** Deri değiştiren bu ağustosböceği, eski iskeletinden dışarı çıkma işlemini gerçekleştiriyor. Bu hayvan, şimdi, daha büyük yeni bir iskelet salgılayacak.

rak önerilmiştir. Ayrıca, deri değiştirme özelliği göstermelerine rağmen, bazı sülük türleri gibi taksonlar moleküler veriler esas alınıp bu kladdan çıkartılmıştır.

Lophotrochozoa ismi, bu klada ait olan bazı hayvanlarda gözlemlenen iki farklı özellik esas alınarak verilmiştir. Ectoprocta gibi bazı Lophotrochozoa üyeleri, **lophophore** (Yunancadan *lophos*, taç, *pherein*, taşımak demek) denen yapıyı geliştirirler; lofofor, beslenmede işlev gören silli tentaküllerin oluşturduğu taçtır (**Şekil 32.13a**). Yumuşakçaların ve halkalı solucanların da aralarında bulunduğu diğer şubelerde, bireyler, **trokofor larvası** (**Şekil 32.13b**) denen ayırt edici bir gelişim evresi geçirirler- bu nedenden dolayı da isim Lophotrochozoa olmuştur.



(a) Bir Ectoprocta üyesinin, beslenme yapısı olan lofofor



(b) Trokofor larvasının yapısı

▲ **Şekil 32.13 Lophotrochozoa üyelerinin tipik morfolojik özellikleri.**

Hayvan Sistematiğinde Gelecekteki Yönelimler

Bilimsel araştırmaların herhangi bir çalışma alanında olduğu gibi, hayvan sistematiği konusundaki çalışmalar da ilerlemektedir. Günümüzde, çoğu sistematikçi, Şekil 32.11'de gösterilen ağacın, Şekil 32.10'daki ağaçtan çok daha kuvvetlice desteklendiğini düşünmektedir. Elbette, yeni bilgiler ortaya çıktıkça, bu ağaçlarda gösterilen evrimsel akrabalık ilişkileri hakkındaki bilgilerimiz değişebilir. Araştırmacılar, çok sayıda genin büyük ölçekli analizlerini yapmaya ve hayvan şubelerinin genişçe örneklenmesi suretiyle morfolojik özelliklerin incelenmesi çalışmalarına devam etmektedir. Bu şubeler arasındaki akrabalık ilişkilerini daha iyi anlaşılması, bilim insanlarına hayvan vücut planlarındaki çeşitliliğin nasıl ortaya çıktığına ilişkin daha net bir resim verecektir. Bölüm 33 ve 34'de, oldukça çeşitlilik gösteren günümüzde var olan hayvan şubelerine ve onların evrimsel geçmişine daha yakından bakacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 32.4

1. Cnidaria üyelerinin, süngerlerin dışındaki diğer hayvanlarla daha yakın ortak atayı paylaştığına ilişkin kanıtları açıklayınız.
2. Şekil 32.10 ve 32.11'de sunulan filogenetik hipotezler, Bilateria kladı içerisindeki ana dalları yapılandırmada nasıl farklılık göstermektedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 32.11'deki filogeniye ve Şekil 25.10'daki (s.564) bilgilere dayanarak bu ifadeyi değerlendiriniz: "Kambriyen patlaması, bir değil, gerçekte üç patlamadan oluşmuştur".

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

32 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 32.1

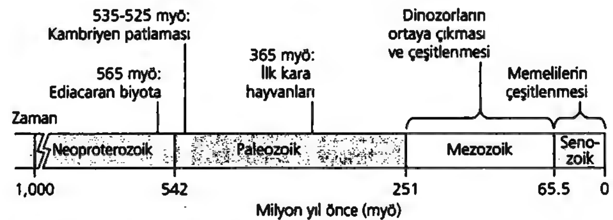
Hayvanlar, embriyonik tabakalardan gelişmiş dokuları olan, çok hücreli, heterotrof ökaryotlardır (ss. 654-656)

- Hayvanlar, besinlerini yiyen heterotroflardır.
- Hayvanlar, çok hücreli ökaryotlardır. Onların hücreleri, hücre zarı dışında yer alan kollajen ve diğer yapısal proteinlerle birbirlerine bağlanmış ve desteklenmiştir. Sinir doku ve kas doku, hayvanların anahtar özellikleridir.
- Çoğu hayvanda **blastulanın** oluşumunu **gastrulasyon** izler ve embriyonik doku tabakalarının oluşumuna yol açar. Tüm hayvanlar, vücut şeklinin gelişmesini düzenleyen *Hox* genlerine sahiptir. Evrim süreci boyunca *Hox* genleri, oldukça korunmuş olmasına karşın, hayvan morfolojisinde büyük çeşitlilik üretebilmiştir.

? *Hayvanları bitkilerden ve mantarlardan farklı kılan anahtar yolları açıklayınız..*

KAVRAM 32.2

Hayvanların tarihi yarım milyar yıldan daha fazla bir süreyi kapsar (ss. 656-658)



? *Kambriyen patlamasına ne neden olmuştur? Günümüzdeki hipotezleri açıklayınız.*

KAVRAM 32.3

Hayvanlar "vücut planları" ile tanımlanabilir (ss. 658-661)

- Hayvanlar, simetriye sahip olmayabilir ya da ışınsal ya da bilateral simetrili olabilir. Bilateral simetrili hayvanlar, dorsal ve ventral taraflara, anterior ve posterior uçlara sahiptir.

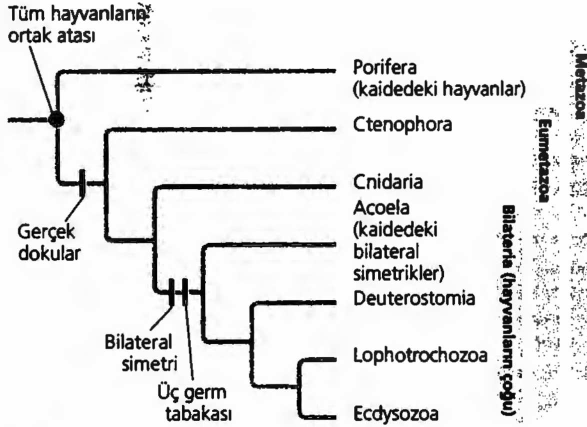
- Eumetazoa üyeleri (gerçek dokuya sahip hayvanlar) arasında, embriyolar **diploblastik** (iki germ tabakasına sahip) ya da **triploblastik** (üç germ tabakasına sahip) olabilir.
- Triploblastik hayvanlarda, vücut boşluğu mevcut olabilir ya da yoktur. Vücut boşluğu, **pseudosölom** (mezoderm ve endoderm arasında yer alır) olabilir ya da gerçek **sölomdur** (sadece mezoderm ile çevrilidir),
- **Protostom** ve **deuterostom** gelişim, çoğunlukla, segmentasyon tarzında, sölomun oluşumunda ve blastoporun akıbetinde farklılıklar gösterir.

? *Bilim insanları, evrimsel akrabalık ilişkilerini anlamaya çalışırken faydalı bilgiler sağlayan vücut planlarının dikkatlice yorumlanmasının gerekliliğini açıklayınız.*

KAVRAM 32.4

Hayvan filogenisi ile ilgili yeni görüşler, moleküler verilerden doğmaktadır (ss. 662-664)

- Bu filogenetik ağaç, hayvanların evrimindeki anahtar basamakları göstermektedir:



? *Günümüzde hayvan filogenisini yeniden oluşturmak için kullanılan verileri ve yöntemleri açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki özelliklerden hangisi hayvanlara özgüdür?
   a. Gastrulasyon.
   b. Çok hücrelilik.
   c. Eşeyli çoğalma.
   d. Kamçılı sperm.
   e. Heterotrof beslenme.
2. Süngerler ve diğer hayvan şubeleri arasındaki ayrım, temel olarak, aşağıdakilerden hangisinin varlığına ya da yokluğuna dayanır?
   a. Vücut boşluğu.
   b. Tam sindirim kanalı.
   c. Dolaşım sistemi.
   d. Gerçek dokular.
   e. Mezoderm.
3. Asölomatlar aşağıdakilerden hangisiyle karakterize edilirler.
   a. Beynin bulunmayışı.
   b. Mezodermin olmaması.
   c. Deuterostom tarzında gelişim.
   d. Sölomun, mezodermle tamamen astarlanmış olmaması.
   e. İç organları çevreleyen bir boşluğun yer almadığı katı vücut.
4. Aşağıdakilerden hangisi, Kambriyen patlamasında yer alan *en az* olası faktördür?
   a. Hayvanlar arasında av–avcı ilişkisinin ortaya çıkması
   b. Kabuk ve farklı hareket tarzları gibi çeşitli adaptasyonların birikmesi
   c. Hayvanların karaya geçmesi
   d. Gelişimle ilgili genleri düzenleyen *Hox* genlerinin ve diğer genetik değişikliklerin ortaya çıkması
   e. Hareketli hayvanların daha aktif metabolizmalarını destekleyen yeterli miktarda atmosferik oksijenin birikmesi

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

5. Şekil 32.10 ve 32.11'de gösterilmiş olan filogenetik analizler arasındaki uyuşmazlık noktası aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Hayvanlar aleminin monofililik durumu.
   b. Segmentli hayvan taksonlarının, segmentli olmayan hayvanlarla akrabalık ilişkisi.
   c. Süngerlerin kaidede yer alan hayvanlar olması.
   d. Kordalıların deuterostom olması.
   e. Bilateral simetrili hayvanların monofililik durumu.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

6. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Bir profesör, hayvan filogenisi konusunda ders vermeye başlarken "bizler hepimiz solucanız" diyor. Bu kapsamda, ne demek istemiştir?

7. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   ÇİZİNİZ Şekil 32.11'in Bilateria grubu ile ilgili kısmı, aşağıdaki tablodaki dokuz şube için yeniden çiziniz. Blastoporların akıbetlerini düşününüz: Protostom (ağız blastopordan gelişir), deuterostom (anüs blastopordan gelişir) ya da hiçbirisi (blastopor kapanır ve ağız başka bir yerden gelişir). Onun üyelerinde blastoporun akıbetine bağlı olarak, şubelere giden dalları P, D, N ile ya da bu harflerin kombinasyonuyla işaretleyiniz. Atasal blastoporun akıbeti nedir? Evrimsel süreçte, blastoporun akıbeti kaç kez değişmiştir? Açıklayınız.

Blastoporun Akıbeti	Şubeler
Protostom (P)	Platyhelminthes, Rotifera, Nematoda; çoğu Mollusca, çoğu Annelida, birkaç Arthropoda
Deuterostom (D)	Echinodermata, Chordata; çoğu Arthropoda; birkaç Mollusca; birkaç Annelida
Hiçbiri (N)	Acoela

Kaynak: Kaynak: A.Hejnol and M.Martindale, The mouth, the anus, and the blastopore-open questions about questionable openings. In *Animal Evolution: Genomes, Fossils and Trees*, eds. D.T.J. Littlewood and M.J. Telford, Oxford University Press, pp. 33-40 (2009).

8. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Geribildirim Düzenlemesi Kambriyen patlaması sırasında hayvan faunası büyük ölçüde değişmiştir; bazı gruplar çeşitlilik bakımından artış gösterirken bazılarında düşüş olmuştur. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik), biyolojik komünite düzeyinde geribildirimle düzenlenme olarak, bu olayları yorumlayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Hayvan Vücudu Planları
Aktiviteler Protostom Çeşitliliği • Hayvan Filogenetik Ağacı
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavları • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

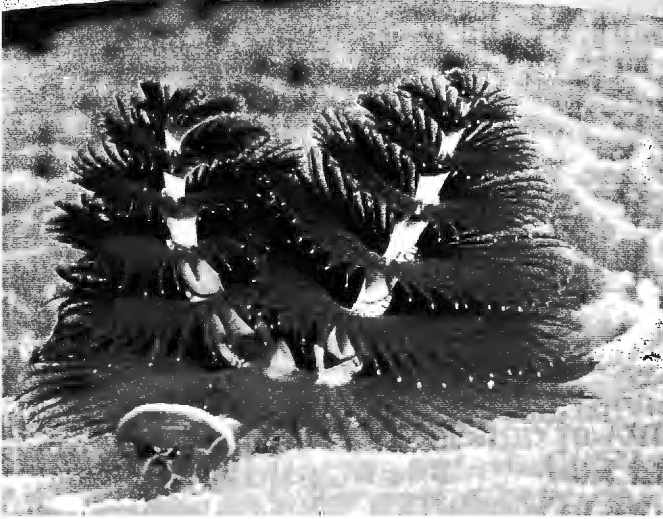
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme testleri • Toplu testler • *BioFlix* 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

33

Omurgasızlara Giriş



▲ **Şekil 33.1 Bu organizmanın kırmız renkli sarmal yapılarının işlevi nedir?**

EVRİM

ANAHTAR KAVRAMLAR

33.1 Süngerler, filogenetik ağacın kaidesinde yer alan, gerçek dokudan yoksun hayvanlardır

33.2 Cnidaria, eumetazoanın en eski şubesidir

33.3 Moleküler verilere dayanılarak tanımlanmış bir klad olan Lophotrochozoa, hayvan vücut şekli bakımından en fazla çeşitliliğe sahiptir

33.4 Ecdysozoa, tür açısından en zengin hayvan grubudur

33.5 Derisidikenliler ve kordalılar, deuterostomdur

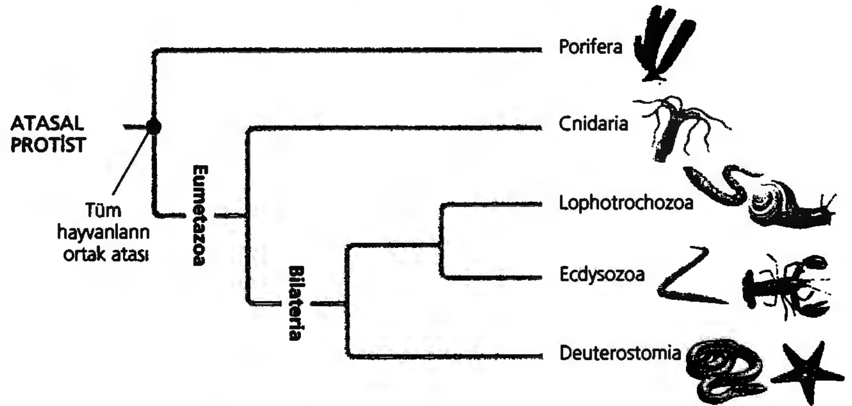
GENEL BAKIŞ

Omurgasız Canlılar

İlk bakışta, **Şekil 33.1**'de görülen organizmayı yanlışlıkla bir çeşit deniz yosunu olduğunu sanabilirsiniz. Fakat, mercan resifinin bu renkli sakini, aslında bir alg değil hayvandır. Daha doğrusu, Noel ağacı solucanı (*Spirobranchus giganteus*) olarak bilinen, bir halkalı solucan türüdür. İki tane ağaç biçimindeki sarmal yapı, tentaküllerdir; solucan bu tentakülleri, gaz değişiminde ve çevresindeki suda bulunan küçük besin partiküllerini toplamada kullanır. Tentaküller, solucan tarafından salgılanan, ve hem solucanı koruyan hem de yumuşak vücudunu destekleyen kalsiyum karbonat tüpten çıkarlar. Tentaküllerin üzerindeki ışığa duyarlı yapılar, bir avcı tarafından yaratılan gölgeyi saptayarak tentaküllerin hızlıca tüplerin içerisine çekilmesi amacıyla kaslarının kasılması için solucanı tetikler.

Noel ağacı solucanları, omurgadan yoksun **omurgasız** hayvanlardır. Omurgasızlar, bilinen hayvan türlerinin %95'ini oluşturur. Omurgasız hayvanlar, Dünya'daki hemen hemen her habitatı işgal etmiş durumdadır; derin denizlerin hidrotermal kaynaklarından salınan kaynar sularından Antarktika'nın donmuş topraklarına kadar her yere yayılmışlardır. Bu değişik ortamlara uyum, canlı formlarında çok büyük çeşitlilik yaratmıştır; bu çeşitlilik iki hücre tabakalı yassı vücuda sahip bir türden ipek ağ ören bezlere sahip, eksen spinleri olan ya da emme vantuzlu tentakülleri olan özel özelliklere sahip diğer türlere kadar uzanır. Omurgasız türleri, büyüklük bakımından da çok büyük varyasyon gösterirler; bu durum, mikroskobik organizmalardan 18 m uzunluğa (okul otobüsünün 1.5 katı uzunlukta) kadar gelişebilen organizmalara kadar değişir.

Bu bölümde **Şekil 33.2**'deki filogenetik ağacı rehber olarak kullanıp omurgasızlar dünyasında tur atacağız. Sonraki üç sayfada yer alan **Şekil 33.3**'de, omurgasızların 23 şubesi incelenecektir. Omurgasızlardaki çeşitliliğinin temsilcilerini sunmak üzere, bu şubelerin bir çoğu, daha ayrıntılı olarak bu bölümün geri kalan kısmında incelenecektir.



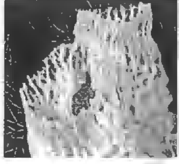
▲ **Şekil 33.2 Hayvan filogenisinin özeti.** Süngerler (Porifera şubesindeki bazal hayvanlar) ve birkaç diğer grup dışında, tüm hayvanlar dokulara sahiptir ve Eumetazoa kladı içerisinde yer alır. Çoğu hayvan, çeşitlilik gösteren Bilateria kladı içerisindedir. Burada gösterilen evrimsel ağaç, Bölüm 32'de yer alan materyalin bir özetini sunmaktadır; fakat, bazı gruplar çıkartılmıştır. Hayvanların evrimsel ilişkileriyle ilgili daha tam bir görünüm için Şekil 32.11'e bakınız.

▼ **Şekil 33.3**

İnceleme Omurgasız Hayvanlardaki Çeşitlilik

Animalia aleminin kapsadığı bilinen hayvan türü sayısı 1.3 milyon kadardır; ve toplam tür sayısının 10-20 milyon kadar olabileceği tahmin edilmektedir. Burada incelenen 23 şubenin 12 tanesi bu bölümde, Bölüm 32'de ve Bölüm 34'de daha ayrıntılı olarak tartışılmıştır; onların tanımlarının sonunda çapraz-referanslar verilmiştir.

Porifera (5.500 tür)

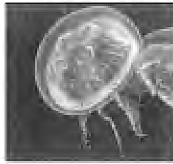


Bir sünger

Bu şubede yer alan hayvanlar, süngerlerdir. Süngerler, gerçek dokudan yoksun zemine bağlı olarak yaşayan hayvanlardır. Vücutlarının içerisindeki kanallardan geçen küçük partikülleri yakalamak suretiyle sudaki askıda kalan maddelerle beslenirler (bakınız Kavram 33.1).

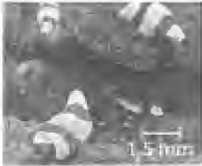
Cnidaria (10.000 tür)

Cnidaria şubesi, mercanları, denizanalarını ve hidraları kapsar. Bu hayvanlar, diploblastik, ışınsal simetrili vücut planına sahiptir; vücuttaki gastrovaskuler boşluk hem ağız hem de anüs görevini gören tek bir açıklığa sahiptir (bakınız Kavram 33.2).



Bir denizanası

Acoela (400 tür)

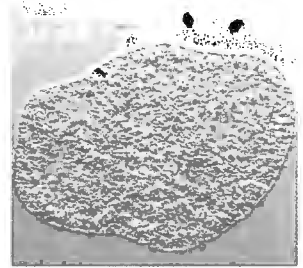


Acoel yassısolucan (LM)

Acoela grubuna ait olan yassısolucanlar, basit sinir sistemine ve torba şeklinde sindirim kanalına sahiptir; böylece, bir zamanlar Platyhelminthes şubesi içerisine yerleştirilmiştir. Ancak moleküler analizler, Acoela grubunun, Bilateria'nın üç ana kladından daha önce farklılaşarak dallanmış olan, ayrı bir soy hattı olduğuna işaret etmektedir (bakınız Kavram 32.4).

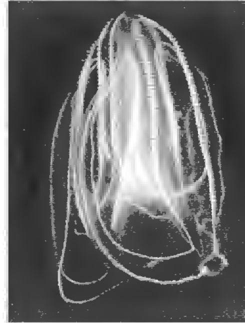
Placozoa (1 tür)

Bu şube içerisinde bilinen tek tür *Trichoplax adhaerens* olup, bu tür hayvana bile benzememektedir. Birkaç bin hücreden oluşmuş basitçe iki tabakadan meydana gelmiştir. Placozoa'nın kaidede yer alan hayvanlar olduğu düşünülmektedir; ancak, erken dönemde soy hattından dallanarak ayrılmış olan Porifera ve Cnidaria gibi hayvan gruplarıyla akrabalık ilişkisi henüz bilinmemektedir. *Trichoplax*, iki bireye bölünerek ya da çok hücreli çok sayıda bireye tomurcuklanarak çoğalabilir.



Bir Placozoa üyesi (LM)

Ctenophora (100 tür)



Taraklı hayvan

Ctenophora (taraklı hayvanlar) şubesinin, Cnidaria üyeleri gibi diploblastik ve ışınsal simetrili olması, bu iki şubenin diğer hayvanlardan çok erken dönemde dallanıp ayrıldığını önermektedir (bakınız Şekil 32.11). Taraklı hayvanlar, okyanuslardaki planktonun önemli bir kısmını oluşturur. Ayırt ettirici birçok özelliğe sahiptirler; bunlar arasında, hayvanın su içerisinde hareketini sağlayan silerden oluşmuş sekiz adet "tarak" yer alır. Küçük bir hayvan, taraklı hayvanın tentaküllerіyle temas ederse, özelleşmiş bazı hücreler patlayıp açılarak avın üzerini yapışkan ipliklerle kaplar.

Lophotrochozoa

Platyhelminthes (20.000 tür)

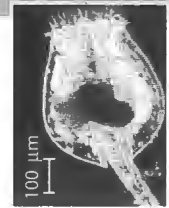


Denizel bir yassı solucan

Yassısolucanlar (şeritleri, planaryaları ve karaciğer kelebeklerini içerir), bilateral simetriktir ve duyusal yapılardan alınan bilgileri işleyen merkezi sinir sistemine sahiptirler. Vücut boşlukları ya da dolaşım için herhangi bir organları yoktur (bakınız Kavram 33.3)

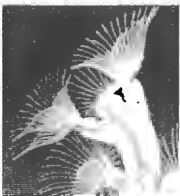
Rotifera (1.800 tür)

Rotiferler, mikroskobik boyutlarına rağmen, bir *sindirim kanalının* (ağzı ve anüsü olan sindirim kanalı) yer aldığı özelleşmiş organ sistemlerine sahiptir. Su içerisinde askıda kalan mikroorganizmalarla beslenirler (bakınız Kavram 33.3)



Bir rotifer (LM)

Ectoprocta (4.500 tür)



Ectoprocta üyeleri (Bryozoa olarak da bilinirler), sesil koloniler olarak yaşarlar ve dayanıklı bir dış iskeletle kaplanmışlardır (bakınız Kavram 33.3).

Ectoprocta üyeleri

Brachiopoda (335 tür)



Bir brakiopod

Brachiopoda üyeleri, ya da kandil kabuklular, kolaylıkla midyelerle ya da diğer yumuşakçalarla karıştırılabilir. Ancak, çoğu brakiopod üyesi, kendisini zemine tutturan özgün bir sap kısmına sahiptir; ayrıca lofofor adı verilen silli taçları vardır (bakınız Kavram 33.3).

(devam ediyor)

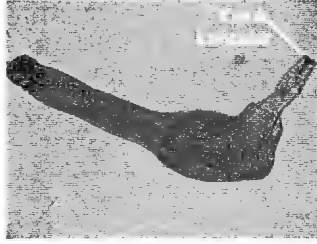
▼ **Şekil 33.3 (devam ediyor)**

İnceleme Omurgasız Hayvanlardaki Çeşitlilik

Lophotrochozoa (devam ediyor)

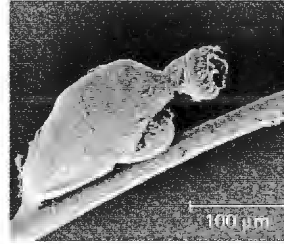
Acanthocephala (1.100 tür)

Acanthocephala üyeleri, vücutlarının ön kısmında yer alan hortumlarının üzerinde bulunan kıvrık kancalar nedeniyle dikenli-başlı solucanlar olarak isimlendirilirler. Türlerin hepsi parazittir. Bu solucanların bazıları, son konaklarına (genellikle bir omurgalıdır) ulaşma şansını artırmak için ara konaklarının (genellikle eklembacaklıdır) davranışını değiştirirler. Örneğin, Yeni Zelanda çamur yengecini enfekte eden Acanthocephala örnekleri, konaklarını kumsaldaki daha görünür alanlara gitmeye zorlarlar; zira böyle alanlarda yengeçlerin, parazitin son konağı olan kuşlar tarafından yenilme olasılığı daha yüksektir. Bazı filogenetik analizler, Acanthocephala üyelerini Rotifera içerisine yerleştirmektedir.



Bir Acanthocephala örneği (LM)

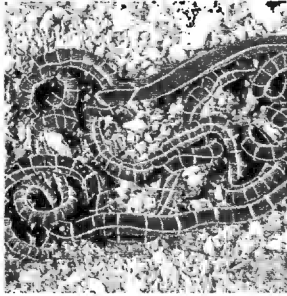
Cycliophora (1 tür)



Bir Cycliophora örneği (renkli SEM)

Bilinen tek türü olan *Symbion pandora*, 1995 yılında bir ıstakozun ağız parçaları üzerinde tespit edildi. Bu küçük vazo biçimindeki organizma, kendine özgü vücut yapı planına ve oldukça tuhaf yaşam döngüsüne sahiptir. Erkekler, henüz analarının vücudunda gelişimlerini sürdürmekte olan dişileri döllerler. Döllenmiş olan dişiler, ondan sonra ayrılarak ıstakoz üzerinde başka bir yere yerleşir ve yavrularını dışarıya salar. Yavrular, görünüşte, ıstakozu terk ederler ve tutunacakları başka bir ıstakoz ararlar.

Nemertea (900 tür)



Bir kurdele solucanı

Hortumlu solucanlar ya da kurdele solucanları olarak bilinen nemertinler, su içerisinde yüzerler ya da kumları delerek içerisinde yaşarlar; avlarını yakalamak için dışarıya doğru uzattıkları kendilerine özgün hortumları vardır. Nemertinler, yassı solucanlar gibi, gerçek sölom boşluğundan yoksundurlar. Ancak, yassı solucanların aksine, nemertinler, bir sindirim kanalına ve kanın kan damarları içerisinde dolaştığı bir kapalı dolaşım sistemine sahiptirler. Bu nedenle nemertinlerin kanı, vücut boşluğundaki sıvıdan farklıdır.

Annelida (16.500 tür)

Annelidler ya da halkalı solucanlar, vücutlarının segmentli olmasıyla diğer solucanlardan ayrılırlar. Toprak solucanları en yakından bilinen halkalı solucanlardır; fakat bu şube aslında denizlerde ve tatlısularda yaşayan türleri içermektedir (bakınız Kavram 33.3).



Bir denizel halkalı solucan

Mollusca (93.000 tür)

Yumuşakçalar (salyangozları, midyeleri, mürekkepbalıklarını ve ahtapotları içerir); birçok türde sert bir kabuk tarafından korunmuş olan yumuşak vücuda sahiptirler (bakınız Kavram 33.3).

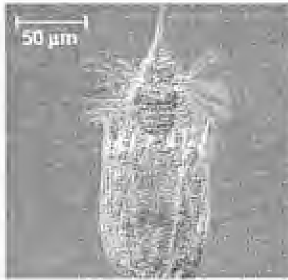


Bir ahtapot

Ecdysozoa

Loricifera (10 tür)

Loricifera üyeleri (Latincede *lorica*, korsa; *fere*, taşımak demek), derin deniz diplerinde yaşayan çok küçük hayvanlardır. Bu hayvanlar, başlarını, boyunlarını ve thoraks kısımlarını abdomeni saran altı tane plakanın oluşturduğu cep içerisine sokup çıkartabilirler. Bu hayvanların yaşam öyküleri henüz sırrını korumasına karşın en azından bazı türleri, muhtemelen bakterilerle beslenmektedir.



Bir Loricifera üyesi (LM)

Priapula (16 tür)



Bir Priapula üyesi

Priapula üyeleri, vücutlarının ön ucunda büyük ve yuvarlağımsı bir hortum taşıyan solucanlardır. (Onlar isimlerini, büyük bir penis ile sembolleştirilmiş olan Yunan bereket tanrısı Priapos'tan almıştır.) Uzunlukları 0.5mm ile 20 cm arasında değişen bu hayvanların çoğu, deniz tabanındaki sedimentleri oymaktadır. Fosil kanıtlar, bu hayvanların Kambriyen periyodu boyunca belli başlı predatörler arasında yer aldıklarına işaret etmektedir.

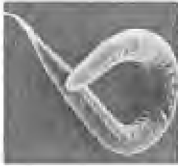
Onychophora (110 tür)



Bir kadife solucanı

Kadife solucanları olarak bilinen Onychophora üyeleri, Kambriyen patlaması sırasında ortaya çıkmıştır (bakınız Bölüm 32). Bu hayvanlar, orijinal olarak denizlerde gelişmişlerdir; fakat bazı yerlerde karalara yerleşip kolonize olmayı başarmışlardır. Günümüzde sadece nemli ormanlarda yaşarlar. Bu hayvanlar, kalınca antenlere ve çift olarak yer alan birkaç düzine kısa ve küt bacaklara sahiptir.

Nematoda (25.000 tür)

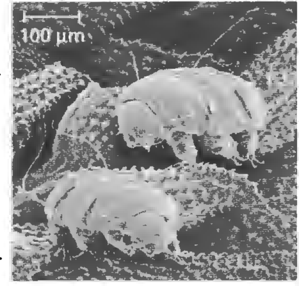


Bir yuvarlak solucan (renkli SEM)

Aynı zamanda yuvarlak solucanlar olarak da bilinen nematodlar, toprakta ve sucul habitatlarda son derece bol ve çeşitlilik gösteren hayvanlardır; birçok tür, bitki ve hayvanlarda parazittir. Bu hayvanların en ayırt ettirici özelliği, vücudu kuşatan kalın ve dayanıklı bir kutikülanın varlığıdır (bakınız Kavram 33.4).

Tardigrada (800 tür)

Tardigrada üyeleri (Latincede *tardus*, yavaş; ve *gradus*, adım demek), yuvarlak biçimlerinden, kısa ve küt bacaklarından ve ayı gibi hantal yürüyüşlerinden dolayı bazen su ayıları olarak isimlendirilirler. Bu hayvanların çoğu, 0.5 milimetreden daha küçüktür. Bazıları okyanuslarda ve tatlısularda yaşarken bazıları, bitkiler ya da hayvanlar üzerinde yaşar. Bir metrekarelik bir yosunluk alanda 2 milyon kadar tardigrad bulunabilir. Olumsuz zor koşullar, bu hayvanların dormansiye girmelerine yol açabilir; bu hayvanlar, dormant durumdayken mutlak sıfıra yakın olan -272°C gibi düşük sıcaklıklarda yaşamlarını sürdürebilir!



Bir tardigrad (renkli SEM)

Arthropoda (1.000.000 tür)

Bilinen hayvan türlerinin büyük çoğunluğu eklembacaklıdır; bunlar arasında böcekler, kabuklular ve örümcekgiller yer alır. Eklembacaklıların hepsi, segmentli dış iskelete ve eklemli üyelere sahiptir (bakınız Kavram 33.4).

Bir akrep (bir Arachnida örneği)

Deuterostomia

Hemichordata (85 tür)

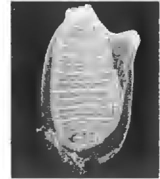


Bir palamut solucanı

Derisidikenliler ve kordalılar gibi Hemichordata üyeleri de Deuterostomia kladının üyeleridir (bakınız Bölüm 32). Hemichordata üyeleri, solungaç yarıkları ve dorsal sinir kordonu gibi bazı özellikleri kordalılarla paylaşır. Hemichordata'nın en büyük grubu, Enteropneusta ya da palamut solucanlarıdır. Palamut solucanları, denizeldir ve genellikle çamurları delerek ya da kayaların altında yaşarlar; bu hayvanlar büyüyerek 2 metreden daha fazla uzunluğa erişebilirler.

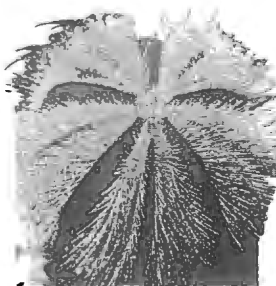
Chordata (52.000 tür)

Bilinen tüm kordalı türlerinin %90'nından fazlası, omurgaya sahiptir (ve böylece bu hayvanlar omurgalıdır). Ancak, Chordata şubesi, omurgası olmayan üç grubu da içermektedir: batraklar, tunikatlar ve Myxini üyeleri. Bu şubeyle ilgili ayrıntılı tartışma için Bölüm 34'e bakınız.



Bir tunikat

Echinodermata (7.000 tür)

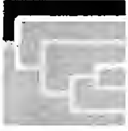


Kum dolarları, denizyıldızları, yılanyıldızları ve denizkestaneleri gibi derisidikenliler, Deuterostomia kladı içerisinde yer alan denizel hayvanlar olup ergin dönemde değil de larval dönemde bilateral simetriktirler. Derisidikenliler, vücutlarının farklı kısımlarına suyu pompalayan kanallardan oluşmuş bir iç ağı kullanarak hareket ederler ve beslenirler (bakınız Kavram 33.5).

Bir denizkestanesi

KAVRAM 33.1

Süngerler, filogenetik ağacın kaidesinde yer alan, gerçek dokudan yoksun hayvanlardır

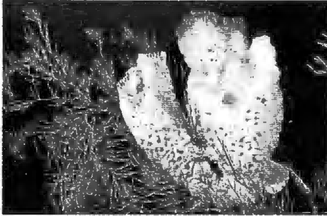


Porifera şubesindeki hayvanlar, süngerler olarak bilinirler. (Yakın zamanda yapılmış olan moleküler çalışmalar, süngerlerin monofiletik olduğuna işaret etmektedir; yani burada takip edilen filogeni üzerinde tartışmalar sürmektedir; zira bazı çalışmalar, süngerlerin parafiletik olduğunu ileri sürmektedir). En basit hayvanlar arasında yer alan süngerler, zemine bağlı olarak yaşarlar ve eski Yunanda, yanlışlıkla bitki olarak kabul edilmişlerdir. Büyüklükleri birkaç milimetreden birkaç metreye kadar değişir; tatlısularda yaşayan az sayıda tür olmasına karşın türlerin çoğu denizlerde yaşar. Süngerler, **süspansiyonla beslenicidir:** Deliklerle delinmiş torbaya benzeyen vücutlarından geçen su içerisinde bulunan askıdaki besin partiküllerini yakalayarak onlarla beslenirler. Su, vücut üzerindeki deliklerden (porlardan), **spongosöl** denen merkezi boşluğa çekilir; ve daha sonra su, **oskulum** denen büyük açıklıktan dışarı verilir (**Şekil 33.4**). Daha kompleks süngerler, katlanmış vücut duvarına sahiptir ve çoğu, dallanmış olan su kanallarına ve birkaç tane oskuluma sahiptir.

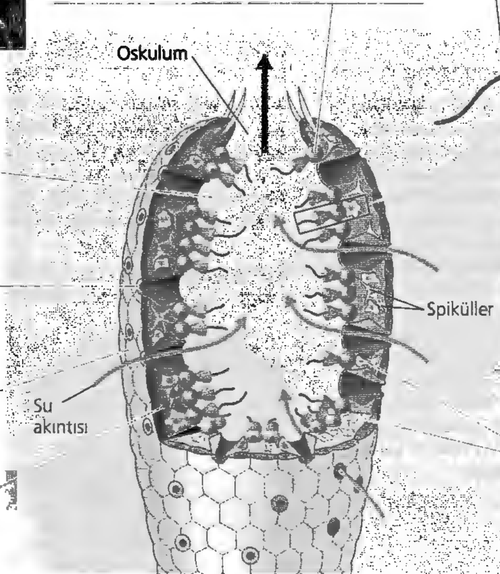
Süngerler, filogenetik ağacın kaidesinde yer alan hayvanlardır; yani hayvanların filogenetik ağacının kökünün yakınında ortaya çıkmış bir soy hattını temsil ederler. Hemen hemen diğer tüm hayvanların aksine süngerler, gerçek dokulardan yoksundur; gerçek dokular, işlevsel bir birim olarak iş gören benzer hücrelerden oluşmuş olup diğer dokulardan zarsı tabakalarla izole olmuş durumdadır. Bununla birlikte süngerlerin gövdesi, birkaç farklı hücre tipi içerir. Örneğin, spongosölün duvarı kamçılı **koanosit** hücreleriyle ya da yakalı kamçılı hücrelerle (isimlerini, kamçılarının çevresinde "yaka" oluşturan parmak benzeri uzantılardan alır) astarlanmıştır. Bu hücreler, fagositozla bakterileri ve diğer besin partiküllerini yutar. Koanositler ve choanoflagellatların hücreleri arasındaki benzerlik, hayvanların choanoflagellat benzeri bir atadan ortaya çıkmış olduğunu ileri süren moleküler kanıtları desteklemektedir (bakınız Şekil 32.3).

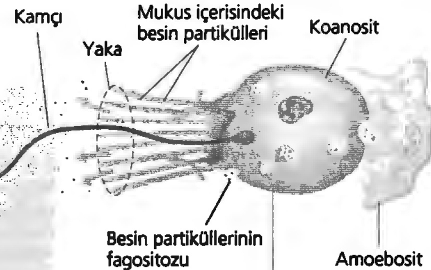
Bir süngerin gövdesi, birbirinden jelimsi bir bölge olan **mezohil** ile ayrılmış olan iki tabakadan meydana gelmiştir. Bu tabakaların her ikisi de su ile temasta olduğundan, gaz değişimi ve atıkların vücuttan uzaklaştırılması işlemleri, bu hücrelerin zarlarından difüzyonla gerçekleşir. Diğer işler, yalancıayaklarını kullanmaları nedeniyle **amoebosit** adı verilen hücreler tarafından gerçekleştirilir. Bu hücreler mezohil içerisinde hareket ederler ve birçok işlevi yerine getirirler. Örneğin, çevresindeki sudan ve koanositlerden besinleri alırlar ve onları sindirerek diğer hücrelere besin maddelerini taşırlar. Amoebositler, aynı zamanda, mezohil içerisindeki iskelet liflerini üretirler. Bazı süngerlerde bu lifler, kalsiyum karbonattan ya da silisten meydana gelmiş sivri spiküllerdir. Diğer süngerler, spongin denen proteinden yapılmış daha

▼ **Şekil 33.4 Bir süngerin anatomisi.**



Gök mavisi vazo süngeri *(Callyspongia plicifera)*





❻ Koanositlerin kamçısının hareketi, parmak şeklindeki çıkıntıların yakasından geçen suyu içeriye doğru çeker. Bu uzantıları kaplayan mukus içerisinde tutulan besin partikülleri, fagositozla yutulur; ve ya sindirilir ya da amoebositlere nakledilir.

❼ Amoebositler. Bu hücreler besinleri, süngerin vücudundaki diğer hücrelere taşıyabilir, iskelet fibrilleri (spiküller) için madde üretir ya da ihtiyaç duyulan her hangi bir hücre tipine dönüşür.

esnek lifler üretirler; kahverengi banyo süngeri olarak satılan süngerlerde bu yumuşak iskeletleri görmüş olabilirsiniz. Belki de en önemlisi olarak amoebositler, sünger hücrelerinin diğer tiplerini oluşturabilme yeteneğine sahip olmasıdır. Bu, süngerlerin fiziksel çevrelerindeki değişikliklere (örneğin su akıntılarının yönü gibi) cevap vermede biçimlerini ayarlayabilme yeteneğinde belirgin olarak bir esneklik kazandırır.

Çoğu sünger **hermafrodittir**; yani eşeyli üremede her bir birey, sperm *ve* yumurta üreterek hem erkek hem de dişi olarak işlev görür. Hemen hemen süngerlerin hepsi, sıralı hermafroditizm sergiler: Onlar, önce bir eşey daha sonra diğer eşey olarak işlev görür.

Bazı gametler, koanositlerden ya da amoebositlerden gelişir. Yumurtalar, mezohilde alıkonur; fakat, spermler su akıntısıyla süngerden dışarıya taşınır. Yakındaki bireylerden suyla sürüklenip gelen spermler sayesinde farklı bireyler arasında döllenme gerçekleşir. Döllenme, mezohilde gerçekleşir; burada zigot, kamçılı ve yüzme yeteneğine sahip olan ve ana süngerden ayrılıp su içerisinde yayılış gösteren larvaya gelişir. Larva uygun bir zemine yerleştikten sonra, zemine bağlı olarak yaşayan ergin bireye gelişir.

Süngerler, çeşitli antibiyotikler ve savunmada kullanılan diğer bileşikleri üretir. Araştırmacılar, şimdi, bu bileşikleri izole etmektedirler; bu bileşikler, insan hastalıklarıyla savaşımda kullanılmak için umut vericidir. Örneğin, deniz süngerlerinden izole edilen cribrostatin denen bileşik, *Streptococcus* bakterisinin penisiline dirençli suşlarını öldürebilmektedir. Sünger kökenli diğer bileşikler, olası anti kanser ajanlar olarak test edilmektedir.

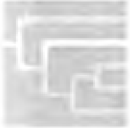
KAVRAM KONTROLÜ 33.1

1. Süngerlerin nasıl beslendiğini açıklayınız.
2. EĞER ÖYLE İSE? Bazı moleküler kanıtlar, hayvanların kardeş grubunun yakalıkamçılılar değil bir parazitik birhücreli grubu olan Mesomycetozoa olduğuna işaret etmektedir. Bu parazitler, yakalı hücrelerden yoksundur; bu hipotez doğru olabilir mi? Açıklayınız.

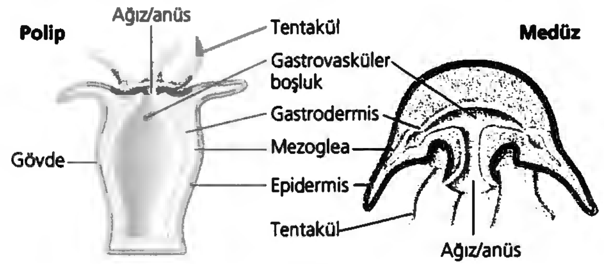
Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 33.2

Cnidaria, eumetazoanın en eski şubesidir



Süngerler ve diğer birkaç grup dışındaki tüm hayvanlar, gerçek dokuya sahip hayvanların yer aldığı Eumetazoa kladına aittir (bakınız Bölüm 32). Bu klad içerisindeki en eski soy hatlarından biri, Cnidaria şubesidir. Cnidaria şubesi, hidraların, mercanların ve denizanalarının yer aldığı, hareketli ya da zemine bağlı olarak yaşayan çok çeşitli formların yer aldığı bir şubedir. Çoğu Cnidaria üyesi, halen daha, nispeten basit, diploblastik ışınsal simetrili vücut planını sergilemektedir; bu vücut planı, günümüzden 560 milyon yıl önceki grubun erken üyelerinde mevcuttu.

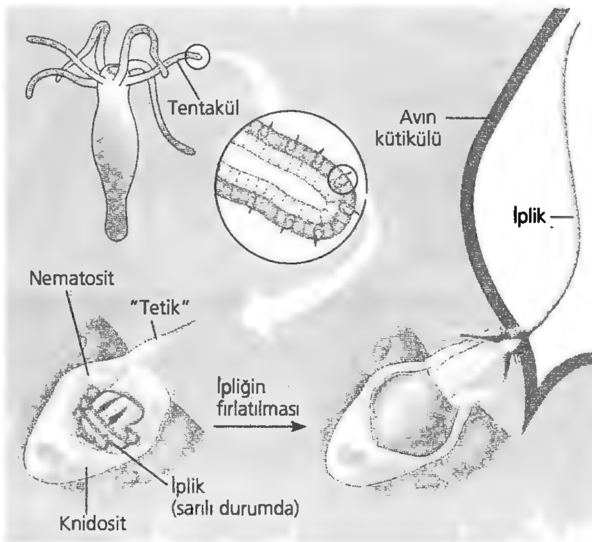


▲ **Şekil 33.5 Cnidaria üyelerinin polip ve medüz formları.** Cnidaria üyelerinin vücut duvarı, iki tabakadan oluşur: dış tabaka olan epidermis (koyu mavi; ektodermden köken almıştır) ve iç tabaka olan gastrodermis (sarı; endodermden köken almıştır). Sindirim gastrovasküler boşlukta başlar ve gastrodermal hücrelerdeki besin kofullarında tamamlanır. Gastrodermal hücrelerdeki kamçılar, gastrovasküler içeriği karıştırarak besinlerin dağıtılmasına yardım eder. Epidermis ve gastrodermis tabakaları arasında, jelatinimsi bir tabaka olan mezoglea yer alır.

Cnidaria üyelerinin temel vücut planı, sindirimin gerçekleştirildiği merkezi bölüm olan **gastrovaskuler boşluğun** yer aldığı bir kesedir. Bu boşluğa açılan tek bir delik, hem ağız hem de anüs olarak işlev görür. Bu vücut planında iki varyasyon vardır: zemine bağlı yaşayan polip ve hareketli medüz (**Şekil 33.5**). **Polipler**, silindirik formlardır; vücutlarının aboral ucuyla (ağzın zıt tarafındaki uç) zemine bağlanırlar ve avlarını beklerken tentaküllerini uzatırlar. Polip formunun örnekleri arasında, hidralar ve denizşakayıkları yer alır. **Medüz** (çoğulu, *medusae*), yassılmış, ağzı aşağıya doğru bakan bir polipi andırır. Medüz, su içerisinde hem pasif olarak sürüklenerek hem de çan şeklindeki vücudun kasılıp gevşemesiyle serbestçe hareket eder. Medüzler, serbest yüzücü formlar olan denizanalarını içerir. Denizanasının tentakülleri, aşağı doğru bakan oral yüzeyden aşağıya doğru sarkar. Bazı Cnidaria üyeleri, sadece polip formuna ve bazıları sadece medüz formuna sahiptir; diğerleri ise yaşam döngülerinde hem polip hem de medüz evrelerine sahiptir.

Cnidaria üyeleri, karnivordur; çoğunlukla, avlarını yakalayıp besinlerin sindirildiği yer olan gastrovaskuler boşluğa iletmek için ağızlarının etrafında halka şeklinde dizilmiş olan tentaküllerini kullanırlar. Enzimler, gastrovaskuler boşluğa salgılanır ve böylece, avlar parçalanarak besin maddelerince zengin bir sıvıya dönüştürülür. Daha sonra, boşluğu astarlayan hücreler, bu besin maddelerini absorblar ve sindirim işlemini tamamlar; sindirilemeyen kalıntılar, ağız/anüs yoluyla dışarıya atılır. Tentaküller, Cnidaria üyelerine özgün olan savunma ve avların yakalanmasında işlev gören **knidosit** denen hücrelerle donatılmıştır (**Şekil 33.6**). Knidositler, kapsül benzeri bir organel olan *cnidae* (Yunancadan *cnidae*, ısırmak demek) içerir; Cnidaria şubesine kendi ismini veren bu organel, dışarıya doğru patlama yeteneğine sahiptir. **Nematosit** denen özelleşmiş knitler, Cnidaria üyelerinin avlarının vücut duvarına girebilen iğneleyici iplik içerir. Knitlerin diğer çeşitleri, Cnidaria üyelerinin tentakülleriyle karşılaşan küçük avların etrafına sarılan ya da avlara yapışan uzun ipliklere sahiptir.

Cnidaria üyelerindeki kasılgan dokular ve sinirler, en basit formdadır. Epidermisin (dıştaki tabaka) ve gastrodermisin (içteki tabaka) hücreleri, kasılgan lifler şeklinde düzen-



▲ **Şekil 33.6 Bir hidranın knidositi.** Knidositin bu tipi, nematosit denen iğneleyici kapsül içerir; bu nematosit sarılmış iplik içerir. Dokunmayla ya da belirli kimyasallar ile "tetik" uyanldığında iplik dışarıya fırlatılır; avı yaralayarak zehrini enjekte eder.

lenmiş mikrofilament demetlerine sahiptir (bakınız Bölüm 6). Gastrovaskuler boşluk, kasılgan hücreler çalışırken, onlara desteklik yapan hidrostatik iskelet (bakınız Kavram 50.6) olarak iş görür. Cnidaria üyesi ağzını kapattığında, boşluğun hacmi sabit kalır ve seçilen hücrelerin kasılması hayvanın biçiminin değişmesine yol açar. Hareketler, sinir ağıyla koordine edilir. Cnidaria üyelerinin beyni yoktur; ve merkezileşmemiş sinir ağı, vücudun çevresinde yayılmış olan duyu alımıyla ilgili olan yapılarla ilişki kurmuştur. Böylece, hayvan, tüm yönlerden gelen uyarıları saptayıp cevap verebilir.

Cnidaria şubesi, dört ana klada bölünür: Hydrozoa, Scyphozoa, Cubozoa ve Anthoza **(Şekil 33.7)**.

Hydrozoa Üyeleri

Çoğu Hydrozoa üyesinin yaşam döngüsünde *Obelia*'nınkinde **(Şekil 33.8)** olduğu gibi polip ve medüz formları ardışık olarak yer alır. Polip evresi, *Obelia*'da birbirine bağlı polip kolonisinden oluşmuştur ve medüzden daha belirgindir. Tatlısularda bulunan az sayıda Cnidaria üyesi arasında yer alan ve Hydrozoa sınıfının alışılmadık üyeleri olan hidralar, sadece polip formuna sahiptir. Çevre koşulları elverişli olduğu zaman hidralar tomurcuklanmak suretiyle eşeysiz olarak çoğalırlar; tomurcuklanma olayında, vücuttan dışarıya doğru gelişen bir çıkıntı ana bireyden ayrılarak bağımsız olarak yaşamaya başlar (bakınız Şekil 13.2). Çevre koşulları elverişsiz olmaya başladığında hidralar dayanıklı zigotlar oluşturarak eşeyli ürer; bu zigotlar, çevre koşulları elverişli hale gelinceye kadar uyku halinde kalır.

Scyphozoa Üyeleri

Scyphozoa üyelerinin yaşam döngüsünde medüz evresi daha baskındır. Çoğu türün medüzleri, denizanası olarak planktonlar arasında yaşam sürer. Denizlerin kıyı kesimlerinde yaşayan çoğu Scyphozoa üyesi, yaşam döngüleri süresince küçük bir polip evresi geçirirler; fakat, açık okyanuslarda yaşayan denizanaları, genellikle sesil polip evresinden yoksundur.

Cubozoa Üyeleri

Bu hayvanların isimleri ("küp şeklinde hayvanlar" demek), Cubozoa üyelerinin, kutu-şeklinde medüz evresine sahip olduğunu çağrıştırmaktadır. Cubozoa üyeleri, Scyphozoa üyelerinden medüzlerinin kenarlarında gömülmüş olan kompleks gözlere sahip olmalarıyla da ayırt edilebilir. Aynı zamanda, göreceli olarak güçlü yüzücülerdir ve sonuçta kıyılara sınırlı kalma olasılıkları düşüktür. Çoğu Cubozoa üyeleri, tropikal okyanuslarda yaşar ve oldukça zehirli olan knidositlerle donatılmışlardır. Deniz arısı (*Chironex fleckeri*), kuzey Avustralya'nın kuzey kıyılarında yaşayan bir Cubozoa türü olup en öldürücü organizmalardan biri olarak bilinmektedir. Bu türün sokması, şiddetli ağrılara neden olur ve solunumun durmasına, kalbin durmasına ve dakikalar içerisinde ölüme yol açabilir. Ancak, deniz arılarının zehri, evrensel boyutta öldürücü değildir; deniz kaplumbağalarının buna karşı savunma mekanizmasına sahip olması, onların büyük miktarlarda Cubozoa üyelerini yemesine izin vermektedir.



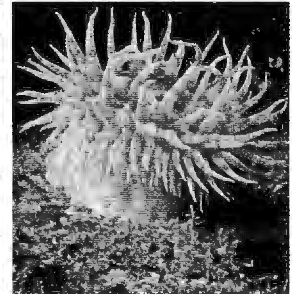
(a) Hydrozoa. Buradaki gibi bazı türler, koloni şeklindeki polip olarak yaşarlar.



(b) Scyphozoa. Birçok denizanası, ışık çıkartma özelliğine sahiptir. Nematosit taşıyan tentaküller tarafından yakalanan yiyecekler, ağza taşınmak için özelleşmiş ağız kollarına (nematositlerden yoksundur) nakledilir.

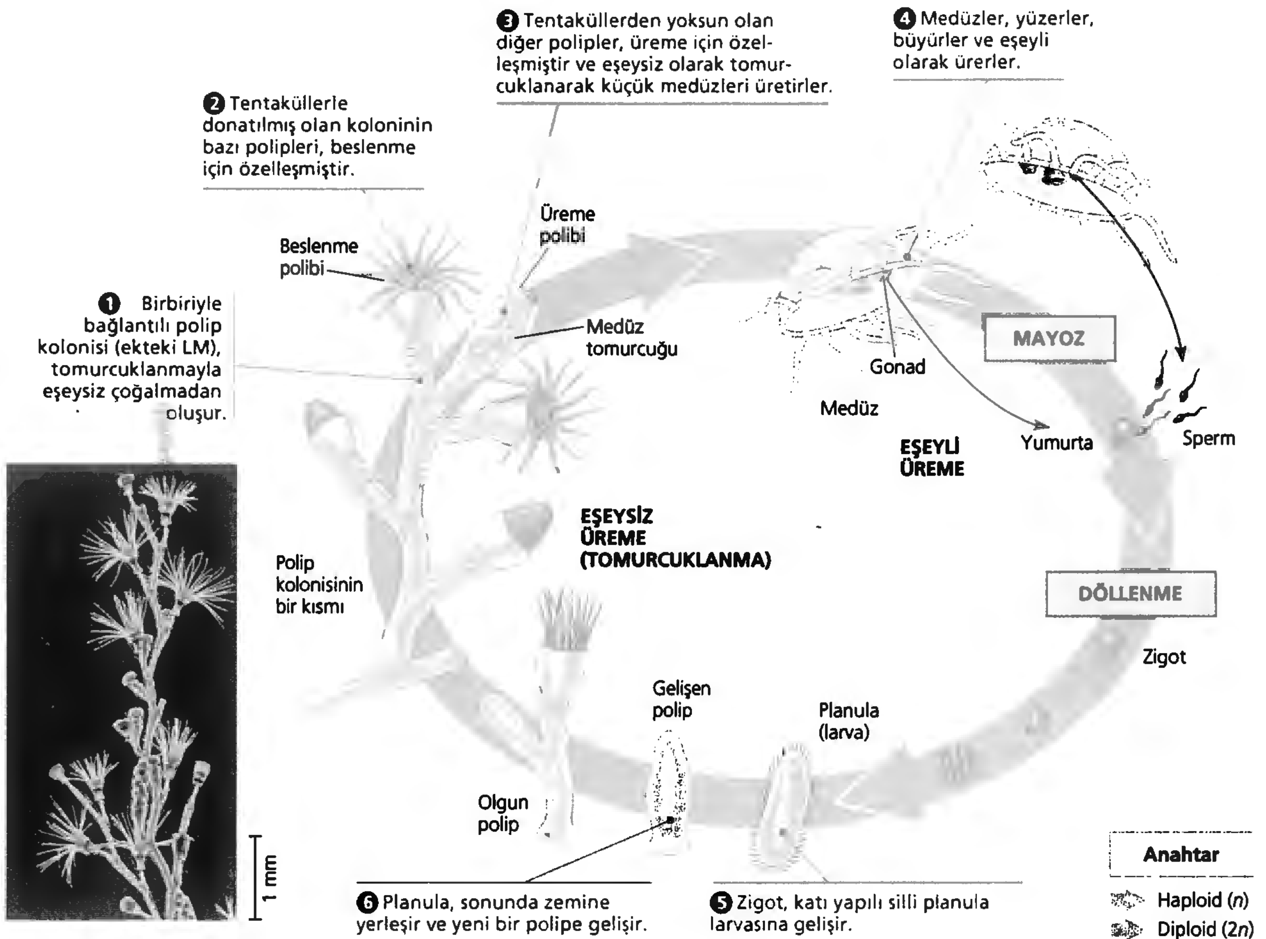


(c) Cubozoa. Çok bilinen örneği denizarısıdır (*Chironex fleckeri*). Bunun zehri, kobra zehrinden daha tehlikeli olup balıkları ve daha büyük avları kontrol altına alabilir.



(d) Anthozoa. Denizşakayıkları ve diğer Anthozoa üyeleri, sadece polip formundadır. Birçok Anthozoa üyesi, fotosentetik algler ile simbiyotik ilişki oluşturur.

▲ **Şekil 33.6 Cnidaria üyeleri.**



▲ **Şekil 33.8 Bir Hydrozoa üyesi olan *Obelia*'nın yaşam döngüsü.** Polip eşeysiz çoğalır, medüz ise yumurta ve sperm üreterek eşeyli ürer. Bu iki evre, biri diğerini meydana getirmek üzere birbirini izler. Bunu, bitkilerde ve bazı alglerde görülen döl almaşı olayı ile karıştırmayınız. *Obelia*'da polip ve medüz diploid organizmalardır. Hayvanlarda tipik olarak sadece gametler haploittir. Buna zıt olarak, bitkiler, çok hücreli haploid döle ve çok hücreli diploid döle sahiptir.

EĞER ÖYLE İSE? *Farz edelim ki Obelia medüzü ve gametler haploittir, fakat diğer tüm evreler diploittir. Bu durum onun gerçek yaşam döngüsü hakkındaki görüşün ne şekilde değiştirilmesini gerektirecektir?*

Anthozoa Üyeleri

Denizşakayıkları (bakınız Şekil 33.7d) ve mercanlar, Anthozoa kladına ("çiçek hayvanlar" demek) aittir. Bu Cnidaria üyelerinin sadece polip formu vardır. Mercanlar, tek başına yaşarlar ya da koloni oluştururlar, çoğunlukla da algler ile simbiyoz oluştururlar (bakınız Bölüm 28). Birçok tür, kalsiyum karbonattan sert dış iskelet salgılar. Her bir polip dölü, daha önceki dölün iskelet kalıntıları üzerine kurulur ve türün karakteristiği olan "kayalar" inşa edilir. Bizim mercan olarak isimlendirdiğimiz, bu hayvanların iskeletleridir.

Tropikal karasal alanlardaki yağmur ormanları neyse, tropikal denizlerdeki mercan resifleri de odur: Birçok türe habitat oluşturmaktadır. Maalesef, bu resifler tehlikeli bir hızda tahrip edilmektedir. Kirlenme ve aşırı balık avlanması, ana tehlikelerdir; küresel ısınma, dar bir deniz suyu sıcaklığı aralığında yaşam süren mercanların yaşadıkları denizlerde su sıcaklığının yükselmesi bu hayvanların ölmesine katkı yapabilir.

KAVRAM KONTROLÜ 33.2

1. Cnidaria üyelerinin polip ve medüz formlarını karşılaştırınız.
2. Cnidaria'ya ismini veren iğneleyici hücrelerin yapı ve işlevini açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Kavram 25.3'de (ss.518-519) okuduğunuz gibi, birçok yeni hayvan vücut planı, Kambriyen patlaması sırasında ve onun ardından ortaya çıkmıştır. Cnidaria üyeleri, 560 milyon yıl önceki Cnidaria üyelerinde bulunan aynı diploblastik, ışınsal simetrili vücut planını korumaktadır. Onun için, Cnidaria üyeleri, daha az başarılı mıdır ya da diğer hayvanlara göre "daha az" mı evrimleşmiştir? Açıklayınız. (Bakınız Kavram 25.6, ss.529-530).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 33.3

Moleküler verilere dayanılarak tanımlanmış bir klad olan Lophotrochozoa, hayvan vücut şekli bakımından en fazla çeşitliliğe sahiptir



Bilateria kladına ait olan hayvan türlerinin büyük çoğunluğu, bilateral simetri ve triploblastik gelişim sergiler (bakınız Bölüm 32). Bilateria üyelerinin çoğu, aynı zamanda, iki açıklıklı (ağız ve anüs) sindirim kanalına ve söloma sahiptir. Bilateria üyelerinin evrimsel sıralaması, aktif araştırma konusuyken, yaşayan Bilateria üyelerinin en yakın ortak atası, muhtemelen geç Proterozoik zamanda (575 milyon yıl önce) mevcuttu. Bilateria'nın ana gruplarının çoğuna, ilk olarak, Kambriyen patlaması sırasındaki fosil kayıtlar içerisinde rastlanmaktadır.

Bölüm 32'de okuduğunuz gibi, moleküler kanıtlar, bilateral simetrik hayvanların üç ana kladının olduğuna işaret etmektedir: Lophotrochozoa, Ecdysozoa ve Deuterostomia. Bu bölüm, bu kladlardan ilki olan Lophotrochozoa üzerine yoğunlaşacaktır. Kavram 33.4 ve 33.5'de diğer iki klad incelenecektir.

Lophotrochozoa kladı, moleküler veriler esas alınarak tanımlanmış olmasına karşın, ismi, bazı üyelerinin sahip olduğu özellikten gelmektedir. Bazı Lophotrochozoa üyeleri, *lophophor* (*lofofor*) denen bir yapı geliştirir; lofofor, beslenmede işlev gören silli tentaküllerin oluşturduğu bir taçtır; diğer başka üyeler ise ayırt edici bir evre olan *trokofor larvasına* sahiptirler (bakınız Şekil 32.13). Grubun diğer üyeleri, bu özelliklerin hiçbirisine sahip değildir. Gerçi, vücut planı bakımından Lophotrochozoa üyeleri en fazla çeşitlilik gösteren Bilateria kladı olsa da, diğer birkaç özgün morfolojik özellik, grup içerisinde geniş ölçüde paylaşılmaktadır. Yapıdaki bu çeşitlilik, grup içerisinde sınıflandırılan şube sayısına yansımaktadır: Lophotrochozoa, 18 şube içermektedir; bu sayı, Bilateria içerisindeki diğer kladlardaki sayının iki katından daha fazladır.

Şimdi altı farklı Lophotrochozoa şubesini inceleyeceğiz: yassısolucanlar, rotiferler, Ectoprocta, Brachiopoda, yumuşakçalar ve halkalı solucanlar.

Yassısolucanlar

Yassısolucanlar (şube Platyhelminthes) denizlerde, tatlısularda ve nemli karasal habitatlarda yaşar. Serbest yaşayan çok sayıda türe ilave olarak yassısolucanlar, karaciğer kelebekleri ve şerit solucanlar gibi çok sayıda parazitik türe sahiptir. Yassısolucanlara bu ismin verilmesinin nedeni sırt ve karın yönünde yassılmış vücutlarının ince oluşudur (dorsoventral olarak yassılmışlardır); *platyhelminth* "yassı solucan" anlamına gelir. (*Solucan* kelimesinin taksonomik bir isim olmadığına; fakat, uzun ve ince vücutlu hayvanlar için kullanılan genel bir terim olduğuna dikkat ediniz). En küçük yassısolucanlar, nerdeyse mikroskobik olan serbest yaşayan türlerdir; ancak bazı bağırsak şeritlerinin uzunluğu 20 metreyi aşar.

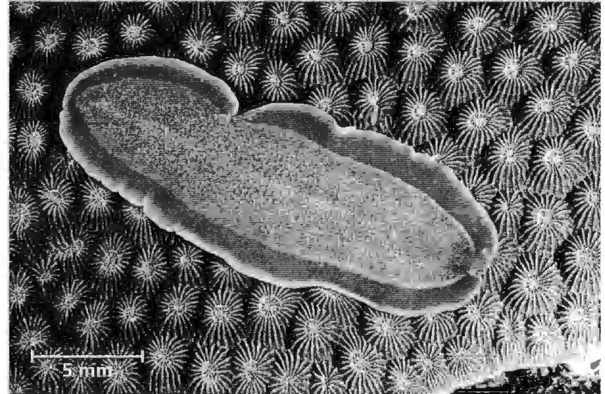
Yassısolucanlar, triploblastik gelişim geçirmelerine karşın asölomattırlar (vücut boşluğundan yoksun hayvanlardır). Onların yassı biçimi, hücrelerini çevredeki ve bağırsak içerisindeki suya yakın hale getirir. Suya bu yakınlık nedeniyle, vücut yüzeyinden difüzyonla gaz değişimi ve azotlu atıkların (amonyak) atılması gerçekleştirilebilmektedir. Yassısolucanların gaz değişimi için özelleşmiş organları yoktur; ve nispeten basit olan boşaltım sistemleri, temel olarak, çevreleriyle ozmotik dengenin korunmasında işlev görür. Bu sistem, **protonefridyumlardan** oluşmuştur; protonefridyumlar, sıvının, dışarıya açılan dallanmış kanallar boyunca hareket ettirilmesini sağlayan *alev hücrelerinden* ve bunların bağlandığı tübül ağından oluşmuştur (bakınız Şekil 44.11). Yassısolucanların çoğu, tek açıklıklı gastrovaskuler boşluğa sahiptir. Yassısolucanlar, dolaşım sisteminden yoksun olmasına karşın, gastrovaskuler boşluklarının ince dalları, besinleri hayvanın hücrelerine doğrudan dağıtır.

Yassısolucanlar evrimsel geçmişinin erken dönemlerinde, Catenulida ve Rhabditophora olmak üzere iki soy hattına ayrılmıştır. Catenulida, çoğunluğu tatlısu habitatlarında yaşayan 100 civarında yassısolucan türünden oluşmuş küçük bir kladdır. Catenulida üyeleri, tipik olarak, posterior uçlarının tomurcuklanmasıyla eşeysiz olarak çoğalırlar. Yavrular, çoğunlukla, ebeveyninden ayrılmadan önce kendi tomurcuklarını üretirler; böylece, genetik olarak özdeş olan iki - dört bireyden oluşmuş bir zincir meydana gelir- bu nedenle gayri resmi isimleri "zincir solucanlarıdır".

Diğer eski yassısolucan soy hattı olan Rhabditophora, 20.000 civarında tatlısu ve deniz türünü içeren çeşitlilik gösteren bir kladdır; bunların bir örneği **Şekil 33.9**'da görülmektedir. Bu kladın serbest yaşayan ve parazitik olan üyeleri üzerinde yoğunlaşarak, bu grubu daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Serbest Yaşayan Türler

Serbest yaşayan Rhabditophora üyeleri, tatlısu ve deniz habitatlarında genişçe yayılış gösteren önemli avcı ve leş yiyici türlerdir. Bu grubun en iyi bilinen üyeleri, yaygın olarak **planaryalar** olarak bilinen *Dugesia* cinsindeki tatlısu türleridir. Kirli olmayan küçük göllerde ve akarsularda bol miktarda rastlanan planaryalar, daha küçük hayvanları avlarlar ya da ölü hayvanlar üzerinde beslenirler. Planaryalar, vent-



▲ **Şekil 33.9 Serbest yaşayan bir denizel yassısolucan.**

ral tarafta yer alan silleri kullanarak, salgıladıkları mukus tabakası üzerinde kayarak hareket ederler. Bazı diğer Rhabditophora türleri su içerisinde yüzerken, aynı zamanda kaslarını da kullanarak dalgalanma hareketi yapar.

Planaryaların başı, ışığı algılayan bir çift göz beneği ile donatılmıştır; başın yanlarında yer alan kulakçıklar, asıl olarak, özgül kimyasalları algılamada işlev görür. Planaryaların sinir sistemi, Cnidaria üyelerinin sinir ağlarına göre daha merkezileşmiş ve daha komplekstir (**Şekil 33.10**). Deneyler, planaryaların, uyarılara karşı cevaplarını değiştirmeyi öğrenebildiğini göstermiştir.

Bazı planaryalar, bölünerek eşeysiz olarak çoğalabilir. Ana birey, yaklaşık olarak orta bölgesinden büzülüp daralarak baş ucu ve kuyruk ucu taraflarına ayrılır; daha sonra her bir yarı, kaybolan kısımlarını yeniler. Eşeyli üreme de olur. Planaryalar hermafrodit olmalarına karşın eşler çiftleşerek karşılıklı döllenme gerçekleştirir.

▼ **Şekil 33.10 Bir planaryanın anatomisi.**

Sindirim, gastrovasküler boşluğu astarlayan hücrelerin içerisinde tamamlanır; gastrovasküler boşluk üç dallı olup her bir dal daha ince dallara ayrılarak kapsamlı bir yüzey alanı sağlar.

Farinks. Ağız, vücudun karın tarafında yer alır. Farinks, beslenmeyle ilgili olarak ağızdan dışarıya uzatılabilir.

Sindirilemeyen atıklar, ağızdan dışarıya verilir.

Gastrovasküler boşluk

Ağız

Göz benekleri

Gangliyonlar. Solucanın ön ucunda, yani uyarıların alınacağı ana kaynağın yakınında bir çift gangliyon yer almıştır; bu gangliyonlar fazla sayıda sinir hücresinin bir araya gelerek oluşturdukları kümedir.

Ventral sinir şeritleri. Gangliyonlardan çıkan bir çift ventral sinir şeridi, vücut boyunca uzanır.

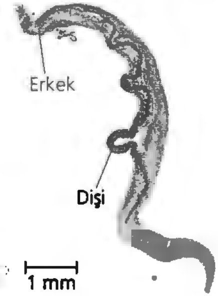
Parazitik Türler

Rhabditophora üyelerinin yarıdan fazlası, diğer hayvanların vücudu içerisinde ya da üzerinde parazitik olarak yaşarlar. Çoğu, konak hayvanın iç organlarına ya da yüzeyine tutunmak için vantuzlara sahiptir. Birçok türde bulunan dayanıklı vücut örtüsü, parazitlerin konağın içerisinde korunmasına yardım eder. Üreme organları, bu solucanların nerdeyse tüm iç kısımlarını doldurur. Şimdi, parazitik Rhabditophora üyelerinin ekolojik ve ekonomik bakımdan önemli olan iki grubunu, yani Trematoda'yı ve bağırsak şeritlerini inceleyeceğiz.

Trematoda üyeleri Grup olarak Trematoda üyeleri, genişçe bir konak grubunu enfekte eder; ve çoğu, eşeyli ve eşeysiz üremenin birbirini izlediği karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. Birçok trematod türü, son konağı enfekte etmeden önce içinde larvaların geliştiği ara konağa gereksinim duyar; son konakta (genellikle bir omurgalı hayvandır) ergin solucan yaşar. Örneğin, insanları enfekte eden trematodlar, yaşam döngülerinin bir kısmını salyangozlarda geçirir (**Şekil 33.11**). Dünyada 200 milyon insan kan kelebekleriyle (*Schistosoma*) enfekte durumdadır ve schistosomiazisten muzdariptir; bu hastalığın belirtileri arasında, vücut ağrıları, anemi ve ishal yer alır.

Farklı konaklar içerisinde yaşama, Trematoda üyelerinin, serbest yaşayan hayvanların karşılaşmadığı koşullarla karşılaşmasına neden olur ve farklı gereksinimlere yol açar. Örneğin kan kelebeği, hem salyangozun hem de insanın bağışık sisteminden kurtulmalıdır. Kan kelebekleri, konağının yüzey pro-

❶ Olgun kankelebekleri, insanın bağırsak kan damarları içerisinde yaşar. Sağdaki görüntüde (LM) görüldüğü gibi, dişi kankelebeği, daha iri olan erkeğin vücudunda yer alan bir oluk içerisine kendisini uydurur.



❷ Kankelebekleri, konak olarak kullandıkları insanın bünyesinde eşeyli olarak çoğalır. Döllenmiş yumurtalar, dışkı içerisinde konağı terk eder.

❸ Eğer insan dışkısı, bir göle yada diğer su kaynaklarına ulaşırsa, yumurtalar silli larvaya gelişir. Bu larvalar, arakonak olan salyangozu enfekte eder.

❹ Salyangoz içerisinde eşeysiz üreme ile başka bir tipte hareketli larva meydana gelir; bu larva konak olan salyangozu terk eder.

Konak olan salyangoz

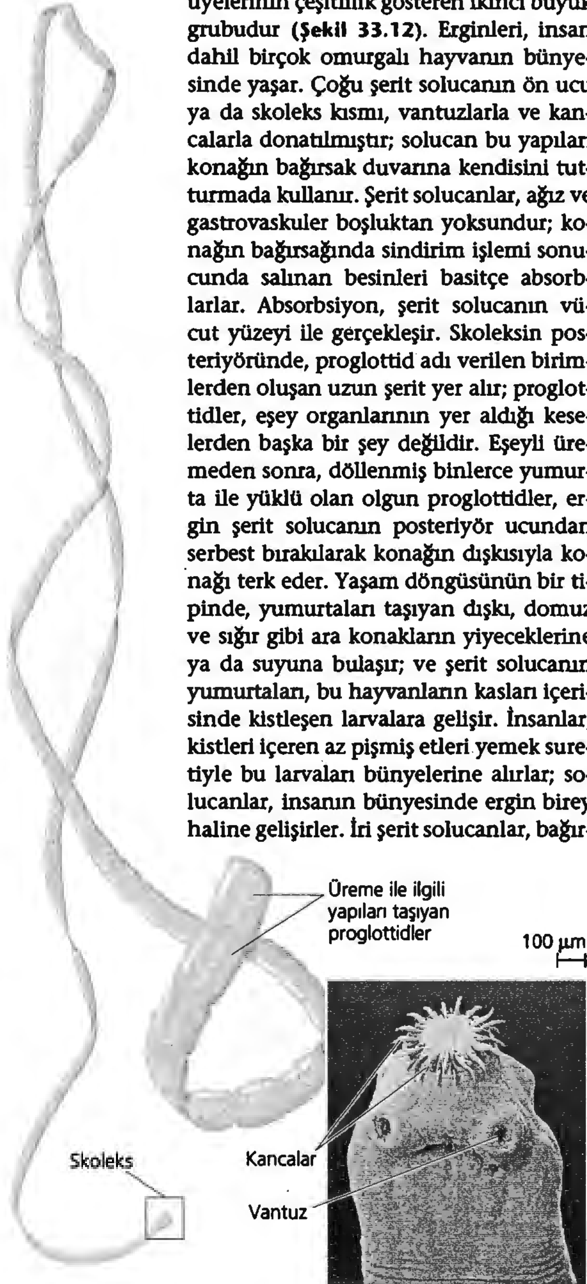
❺ Bu larvalar, insan dışkısıyla kontamine olmuş sulu arazilerde çalışan insan derisini delerek kan damarları içerisine girer.

▲ **Şekil 33.11 Bir kankelebeğinin (*Schistosoma mansoni*) yaşam döngüsü..**

EĞER ÖYLE İSE? *Salyangozlar alg yerler; alglerin gelişimi, gübreler içerisinde bulunan besin maddeleri tarafından uyarılır. Sulama sularının gübrelerle kontaminasyonu, şistozomiyazisin ortaya çıkmasını nasıl etkileyecektir? Açıklayınız.*

teinlerini taklit etmek suretiyle, kendilerini konağın bağışık sisteminden kısmen gizler. Aynı zamanda, parazitlerin salgıladıkları moleküller, konağın bağışık sistemi üzerinde değişiklik yaratarak onların varlığına göz yummasını sağlar. Bu savunmalar öylesine etkindir ki bireysel kan kelebekleri, insanın bünyesinde 40 yıldan daha fazla yaşayabilir.

Şerit solucanlar Şerit solucanlar, parazitik Rhabditophora üyelerinin çeşitlilik gösteren ikinci büyük grubudur (**Şekil 33.12**). Erginleri, insan dahil birçok omurgalı hayvanın bünyesinde yaşar. Çoğu şerit solucanın ön ucu ya da skoleks kısmı, vantuzlarla ve kancalarla donatılmıştır; solucan bu yapıları konağın bağırsak duvarına kendisini tutturmada kullanır. Şerit solucanlar, ağız ve gastrovaskuler boşluktan yoksundur; konağın bağırsağında sindirim işlemi sonucunda salınan besinleri basitçe absorblarlar. Absorbsiyon, şerit solucanın vücut yüzeyi ile gerçekleşir. Skoleksin posteriyöründe, proglottid adı verilen birimlerden oluşan uzun şerit yer alır; proglottidler, eşey organlarının yer aldığı keselerden başka bir şey değildir. Eşeyli üremeden sonra, döllenmiş binlerce yumurta ile yüklü olan olgun proglottidler, ergin şerit solucanın posteriyör ucundan serbest bırakılarak konağın dışkısıyla konağı terk eder. Yaşam döngüsünün bir tipinde, yumurtaları taşıyan dışkı, domuz ve sığır gibi ara konakların yiyeceklerine ya da suyuna bulaşır; ve şerit solucanın yumurtaları, bu hayvanların kasları içerisinde kistleşen larvalara gelişir. İnsanlar, kistleri içeren az pişmiş etleri yemek suretiyle bu larvaları bünyelerine alırlar; solucanlar, insanın bünyesinde ergin birey haline gelişirler. İri şerit solucanlar, bağırsağı tıkayabilir ve konak olan bireyden yetersiz beslenmeye neden olacak kadar, besin sömürebilir. Doktorlar, bu ergin solucanları öldürmek için hastalara ağız yoluyla niclosamide denen ilacı vermektedir.



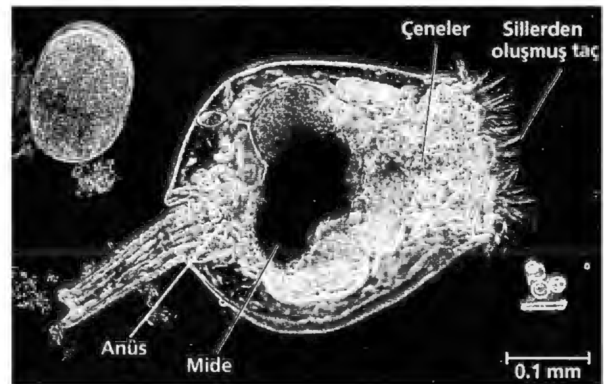
▲ **Şekil 33.12 Bir bağırsak şeridinin anatomisi.** Araya sokulmuş olan ilave resim, skoleksin büyütülmüş resmidir (renkli SEM).

Rotiferler

Rotiferler (şube Rotifera), tatlısularda, denizlerde ve nemli topraklardaki habitatlarda yaşayan küçük hayvanlardır. Rotiferlerin büyüklükleri, 50 µm-2.0 mm arasında değişir; birçok birhücreliden daha küçük olmalarına karşın rotiferler, çok hücrelidir ve özelleşmiş organ sistemleri vardır (**Şekil 33.13**). Gastrovaskuler boşluğu olan Cnidaria ve yassısolucanların aksine, rotiferler **tam sindirim kanalına** sahiptir; sindirim kanalının ayrı ağzı ve anüsü vardır. İç organlar, mezodermle tamamıyla astarlanmamış bir vücut boşluğu olan pseudosölom içerisinde uzanır (bakınız ŞEKİL 32.8b). Pseudosölom içerisindeki sıvı, hidrostatik iskelet olarak hizmet eder. Rotiferlerin vücut hareketi, vücut içerisindeki sıvıyı dolaştırır ve sıvı içerisindeki besinleri de dağıtır.

Latinceden gelen *rotifer* kelimesi, "dönen-tekerlek" anlamına gelmektedir. Su girdabı yaratılarak, ağız içerisine su akışı sağlayan silli taca gönderme yapmaktadır. Ağzın posteriyöründe, sindirim kanalının farinks adı verilen ve çeneleri (trofi) taşıyan bölgesi yer alır; çeneler, çoğunlukla su içerisinde asılı durumda bulunan mikroorganizmaları ve yiyecekleri öğütür. Sindirim, daha sonra, sindirim kanalı boyunca tamamlanır. Çoğu diğer Bilateria üyeleri aynı zamanda sindirim kanalına sahiptir; sindirim kanalı, çok çeşitli besin partiküllerini kademe kademe sindirebilme yeteneği verir.

Rotiferler, alışık olmadık bir üreme şekline sahiptir. Bazı türler, yalnız dişi bireylerden oluşmuştur ve bu dişi bireyler **partenogenez** adı verilen bir tip eşeysiz üreme yoluyla döllenmemiş yumurtalardan daha fazla sayıda dişi birey meydana getirir. Diğer bazı omurgasızlar (örneğin, yaprak bitleri ve bazı arılar) ve hatta bazı omurgalılar (örneğin bazı kertenkeleler ve bazı balıklar) da bu yolla üreyebilir. Partenogenez yoluyla dişi bireylerin üretilebilmesine ilave olarak bazı rotiferler, belirli koşullar altında, örneğin populasyondaki yoğunluk artığında, eşeyli olarak da üreyebilir. Bu olduğu za-



▲ **Şekil 33.13 Bir rotifer.** Bazı birhücrelilerden daha küçük olan bu pseudosölomat hayvanlar, anatomik olarak genellikle yassısolucanlardan daha komplekstir (LM).

man, dişi birey iki tip yumurta üretir. Yumurtaların bir tipi dişi bireylere gelişir; diğer tipi ise, erkek bireylere gelişir. Bazı durumlarda, erkekler beslenmez ve sadece yumurtaları döllemeye yetecek kadar yaşam sürer. Döllenmiş yumurtalar, yıllarca dormant (uyku) durumda kalabilme yeteneğine sahip dayanıklı embriyolara gelişir. Embriyolar dormant durumdan çıktıktan sonra yeni dişi kuşağa gelişir; bu dişi bireyler, koşullar tekrar eşeyli üremenin gerektirdiği duruma gelinceye kadar partenogenetik olarak çoğalırlar.

Birçok rotifer türünün erkeksiz yaşam sürmesi şaşırtıcıdır. Hayvanların ve bitkilerin büyük çoğunluğu, en azından bazı zamanlarda eşeyli olarak çoğalır; ve eşeyli üremenin eşeysiz üremeye karşı üstün yanları vardır (bakınız Kavram 46.1). Örneğin, eşeysiz çoğalan türler zararlı mutasyonları, eşeyli çoğalan türlere göre genomlarında daha hızlı biriktirme eğilimindedirler. Sonuç olarak, eşeysiz tür, düşük oranda türleşme ve yüksek oranda yok olma deneyimi yaşayabilir.

Bu alışılmadık grubu araştırmak için araştırmacılar, rotiferlerin eşeysiz çoğalan kladı olan Bdelloidea'yı çalışmaktadır. Bdelloid rotiferlerin 360 civarında türü bilinmektedir; ve bunların hepsi erkek birey olmaksızın partenogenezle çoğalmaktadır. Fosil bilimciler, 35 milyon yıllık amberler içerisinde korunmuş bdelloid rotiferler keşfetmiştir; bu fosillerin morfolojisi, sadece dişi bireylere benzerlik göstermektedir, erkelerin varlığına ilişkin kanıt yoktur. Bilim insanları, Bdelloidlerin DNA'sını eşeyli üreyen en yakın rotifer akrabalarınınkiyle karşılaştırdıklarında, bdelloidlerin 100 milyon yıldır eşeysiz çoğaldıkları sonucuna varmıştır. Bu hayvanların, uzun süreli eşeysiz üremeye karşı genel kurallara uymamayı nasıl başardığı konusu bilinmezliğini korumaktadır.

Lofoforlu Hayvanlar: Ectoprocta ve Brachiopoda

Ectoprocta ve Brachiopoda şubeleri içerisindeki bilateral simetrili hayvanlar, Lofoforlu hayvanlar olarak bilinir. Bu hayvanlar, ağzın etrafında dizilen silli tentaküllerden oluşmuş taç şeklinde bir yapı olan *lofofora* sahiptirler (bakınız Şekil 32.13a). Siller suyu ağza doğu sürüklerken tentaküller askıdaki besin partiküllerini yakalar. Diğer benzerlikler, U-harfi şeklindeki sindirim kanalının varlığı ve belirgin bir baş kısmının olmayışıdır; bunlar, bu organizmaların zemine bağlı yaşam biçimini yansıtmaktadır. Vücut boşluğuna sahip olmayan yassısolucanlar ve pseudosöloma sahip olan rotiferlere zıt olarak lofoforlu hayvanlar, tamamıyla mezodermle astarlanmış olan gerçek söloma sahiptir (bakınız Şekil 32.8a).

Ectoprocta üyeleri (Yunancadan *ecto*, dış taraf ve *procta*, anüs demek) koloni oluşturan hayvanlardır ve yüzeysel olarak yosun yığınlarına benzerlik gösterirler (gerçi, onların yaygın ismi "yosun hayvanlar" anlamında olan Bryozoa'dır). Çoğu türünde, koloni, sert bir **ekzoiskeletle** (dış iskeletle) kuşatılmıştır; iskelet, delikli olup bu deliklerden hayvanlar lofoforlarını dışarıya uzatır (**Şekil 33.14a**). Ectoprocta üyelerinin çoğu, denizlerde yaşar; denizlerde en geniş yayılış gösteren ve en fazla sayıda bulunan sesil hayvanlardır. Bazı türler, resif inşa edici önemli türlerdir. Ectoprocta üyeleri, göllerde ve nehirlerde de yaşarlar. Tatlısu türlerinden olan *Pectinatella magnifica* kolonileri, su içerisindeki kütükler ya da kayalar üzerinde gelişir; ve 10 cm den daha büyük çapa sahip jelatinimsi, top şeklinde kütleye gelişebilir.



(a) Sarmaşık gibi görünen bu hayvan (*Plumatella repens*), koloni oluşturan lofoforlu Ectoprocta üyesidir.



(b) Bu kandil kabuklu (*Terebratulina retusa*), menteşeli kabuğa sahiptir. Kabuğun iki paçası, dorsal ve ventral konumludur.

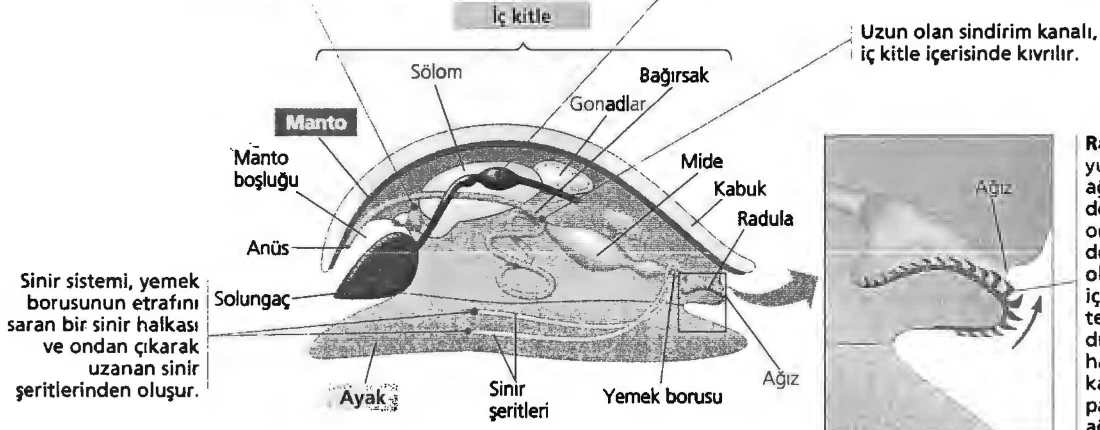
▲ **Şekil 33.14 Lofoforlu hayvanlar.**

Brachiopoda ya da kandil kabuklular, yüzeysel olarak midyelere ya da iki kabuklu diğer yumuşakçalara benzerlik gösterir; fakat, brakiopod kabuğunun iki yarısı, midyelerdeki gibi hayvanın lateral taraflarında değil hayvanın dorsal ve ventral kısımlarında yer alır (**Şekil 33.14b**). Kandil kabukluların hepsi denizlerde yaşar. Çoğu, bir sap aracılığıyla kendisini zemine bağlayarak yaşam sürer; hayvan, kabuğunu hafifçe açarak kabuklar ve lofofor arasında su akışını sağlar. Günümüzde yaşayan brakiopodlar, geçmişte türce çok daha zengin olan brakiopod faunasının kalıntılarıdır; zira brakiopodların Paleozoik ve Mezozoik zamanlara ait 30.000 kadar fosil türü mevcuttur. *Lingula* cinsi içerisinde yer alan türler gibi günümüzde yaşayan bazı brakiopodlar, 400 milyon yıl önce yaşamış türlerin fosilleriyle hemen hemen özdeş gözükmektedir.

Mollusca (Yumuşakçalar)

Salyangozlar ve sümüklüböcekler, istiridyeler, midyeler, ahtapotlar ve mürekkepbalıklarının hepsi yumuşakçadır (şube Mollusca). Bilinen 93.000 türünün olması, onları hayvanlar aleminin ikinci en fazla çeşitlilik gösteren şubesi yapar (daha sonra tartışılacak olan eklembacaklıların ardından). Yumuşakçaların çoğu denizel olmasına karşın kabaca 8.000 tür tatlısularda, salyangozların ve sümüklüböceklerin 28.000 türü karasal ortamlarda yaşar. Mollusca şubesinde yer alan hayvanların hepsi yumuşak vücutludur (Latinceden *molluscus*, yumuşak demektir); ve çoğu, kalsiyum karbonattan yapılmış sert koruyucu kabuk salgılar. Sümüklüböcekler, mürekkepbalıkları ve ahtapotlar, indirgenmiş iç kabuğa sahiptir ya da evrimsel süreç içerisinde kabuk tamamen ortadan kalkmıştır.

Farklı görünüşlerine rağmen, yumuşakçaların hepsi benzer vücut planına sahiptir (**Şekil 33.15**, sonraki sayfada). Yumuşakçalar sölomattır ve vücutları üç ana kısma sahiptir: genellikle hareket için kullanılan kaslı **ayak**, iç organları içine alan **visseral kitle**, visseral kitleyi örten ve kabuğu (eğer varsa) salgılayan doku kıvrımı olan **manto**. Çoğu yumuşakçada manto, visseral kitleden daha öteye uzanarak içi su ile dolu bir odacık olan **manto boşluğunu** meydana getirir; manto boşluğunda solungaçlar, anüs ve boşaltım delikleri yer alır. Yumuşakçaların çoğu, **radula** adı verilen, şerit şeklindeki törpüleyici organlarını kullanarak yiyeceklerini törpülemek suretiyle beslenir.



▲ **Şekil 33.15 Bir yumuşakçanın temel vücut planı.**

Yumuşakçaların çoğu ayrı eşeylidir ve gonatları (ovaryumlar ya da testisler) visseral kitle içerisinde yer alır. Bununla birlikte birçok salyangoz, hermafrodittir. Birçok denizel yumuşakçanın yaşam döngüsünde trokofor (bakınız Şekil 32.13b) adı verilen silli larva yer alır; bu larva aynı zamanda, bazı denizel halkalı solucanların ve bazı diğer Lophotrochozoa üyelerinin de karakteristiğidir.

Yumuşakçaların temel vücut planı, şubenin yedi ya da sekiz kladında (uzmanlar sayı üzerinde anlaşamamaktadır) çeşitli şekillerde değişikliğe uğramıştır. Bu kladlardan biz burada, dördünü inceleyeceğiz: Polyplacophora (kitonlar), Gastropoda (salyangozlar ve sümüklüböcekler), Bivalvia (midyeler, istiridyeler ve diğer iki kabuklular) ve Cephalopoda (mürekkepbalıkları, ahtapotlar ve odacıklı nautiluslar). Daha sonra, bazı yumuşakça gruplarının karşı karşıya kaldıkları tehlikeler üzerine odaklanacağız.

Kitonlar

Kitonlar, oval biçimli vücuda ve sekiz dorsal plakadan oluşmuş kabuğa sahiptirler (**Şekil 33.16**). Bununla birlikte kitonların vücutları segmentsizdir. Sular alçaldığı zaman, deniz kıyısında, kayalara sıkıca tutunmuş kitonları bulabilirsiniz. El ile kitonu tutunduğu yerden ayırmaya çalıştığınızda, ayağıyla nasıl iyi bir şekilde tutunduğuna şaşıracaksınız; zira ayakları emici bir vantuz gibi kayanın yüzeyine sıkıca tutunur. Bu kaslı ayağı kullanarak kiton, kayanın yüzeyinde yavaş sürünebilir. Kitonlar radulalarını, kayaların üzerindeki algleri kazımak için kullanırlar.

Gastropoda Üyeleri

Yumuşakçaların yaşayan türlerinin yaklaşık olarak dörtte üçü Gastropoda'ya aittir. Gastropoda üyelerinin çoğu denizeldir; fakat, aynı zamanda çok sayıda tatlısu türü de vardır. Yine bazı Gastropoda üyeleri, karasal ortamda yaşamaya uyum sağlamıştır; salyangozlar ve sümüklüböcekler, çöllerden yağmur ormanlarına kadar değişen habitatlarda yaşam sürerler.



▲ **Şekil 33.16 Bir kiton.** Polyplacophora kladı içerisinde yer alan yumuşakçaların karakteristiği olan sekiz plakalı kabuğa dikkat ediniz.

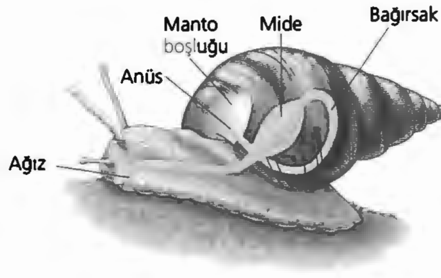


(a) Kara salyangozu



(b) Deniz sümüklüböceği. Bu hayvanlar evrimsel süreçte kabuklarını kaybetmiştir.

▲ **Şekil 33.17 Gastropoda üyeleri.**



▲ **Şekil 33.18 Gastropoda'da torsiyonun sonuçları.** Torsiyon (iç kitlenin bükülmesi) nedeniyle embriyonik gelişim sırasında sindirim kanalı kıvrılır ve anüs hayvanın ön ucunun yakınına gelir.

Gastropoda üyeleri, **torsion** olarak bilinen ayırt ettirici gelişimsel süreci geçirirler. Gastropoda üyelerinin embriyosu gelişirken, iç kitlesi 180º dönerek hayvanın anüsünün ve manto boşluğunun, başın yukarısına yerleşmesine neden olur (**Şekil 33.18**). Torsiyondan sonra, bilateral olan bazı organlar büyüklük bakımından indirgenebilirken bazıları vücudun bir tarafında tamamen kaybolabilir. Torsiyon, ayrı bir gelişimsel olay olan kıvrılmış kabuğun oluşumuyla karıştırılmamalıdır.

Gastropoda üyelerinin çoğu, hayvanın tehlike anında içine çekilebildiği tek parçalı, spiral kabuğa sahiptir. Kabuk, çoğunlukla koniktir; fakat, *Haliotis* cinsinde ve denizkulaklarında kabuk biraz yassılmıştır. Gastropoda üyelerinin çoğu belirgin bir başa ve başa bağlı tentaküllerin ucunda yer alan gözlere sahiptir. Salyangozlar, uzun ayaklarının dalgalanma hareketi sayesinde ya da siller vasıtasıyla yavaş yavaş hareket eder; ve çoğunlukla arkalarında sümüksü bir iz bırakırlar. Çoğu, algler ya da bitkiler üzerinden beslenirken radulalarını kullanır. Bununla birlikte bazı gruplar avcıdır; ve diğer yumuşakçaların kabuğunda delikler açmak için ya da diğer hayvanların dokusunu yırtmak için radulaları değişikliğe uğramıştır. Conidae familyasına ait salyangozlarda radulanın dişleri, avı kontrol altına almada kullanılan zehir okları olarak iş görür (Conidae familyasına ait salyangozlar ve onların zehirleri hakkında daha fazla bilgi edinmek için Bölüm 7'de sayfa 850-851'de Baldemora Olivera ile yapılan röportajı okuyunuz).

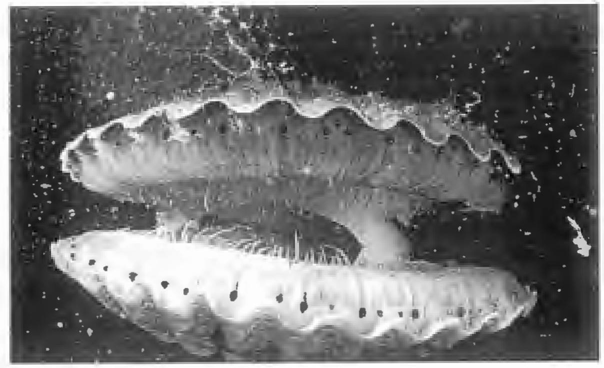
Karasal salyangozlar, çoğu sucul salyangozda bulunan tipik solungaçlardan yoksundur. Solungaçların yerine, manto boşluğunun astarı, akciğer olarak işlev görür ve hava ile gaz değişimi yapar.

Bivalvia

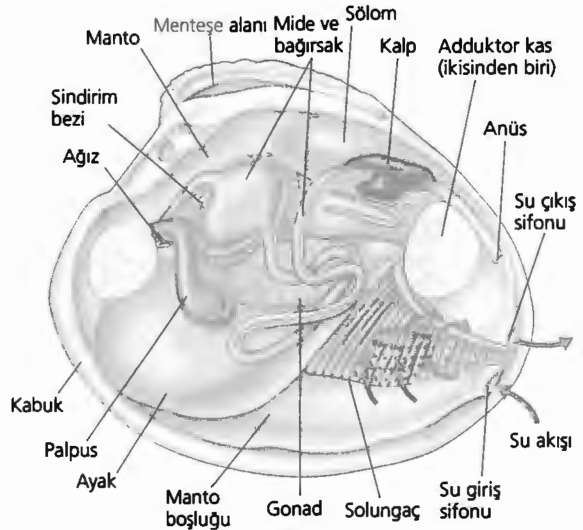
Bivalvia kladına ait yumuşakçaların hepsi sucul olup midye, istiridye, tarak midyesi gibi hayvanların çok sayıda türünü içerir. Bivalvia üyelerinde kabuk iki parçaya bölünmüştür (**Şekil 33.19**). Kabuğun bu iki parçası, orta-dorsal kısımda birbirine menteşelenmiştir ve güçlü adductor kaslar, kabuğun iki yarısını sıkıca çekerek yumuşak vücutlu hayvanı korur. Bivalvia üyelerinin belirgin bir baş kısmı yoktur ve radula kaybedilmiştir. Bazı Bivalvia üyeleri, mantolarının dış kenarı boyunca dizilmiş gözlere ve duyu tentaküllerine sahiptir.

Bivalvia grubuna ait hayvanların manto boşluğu, hem beslenmede hem de gaz değiştirmede kullanılan solungaçlar içerir (**Şekil 33.20**). Bivalvia üyelerinin çoğu, süspansiyon-yiyicidir. Bu hayvanlar, solungaçları kaplayan mukus içerisinde çok küçük yiyecek partiküllerini yakalarlar; daha sonra siller, bu partikülleri ağza nakleder. Bir giriş sifonundan su, manto boşluğuna girer, solungaçlar üzerinden geçer ve daha sonra çıkış sifonundan çıkarak manto boşluğunu terk eder.

Süspansiyon-yiyici olmaları çoğu Bivalvia mensubunu, daha ziyade bir yerde sabit kalarak yaşam sürmeye yöneltmiştir. Sesil adi midyeler, kendilerini kayalara, iskelelere, botlara ve diğer hayvanların kabuklarına bağlayan kuvvetli iplikler salgılarlar. Bununla birlikte midyeler, kaslı ayaklarını tutunma aracı olarak kullanarak kum ya da çamur içerisinde kendilerini çekebilirler. Tarak midyeleri, kabuklarını çırpmak suretiyle denizin tabanında kayarak hareket edebilir; tarak midyelerinin kabukları, hediyelik eşya dükkanlarında mekanik sahte diş olarak satılmaktadır.



▲ **Şekil 33.19 Bir midye.** Bu tarak midyesi, menteşeli kabuğunun iki yarısı arasında sıralanmış çok sayıda göze (koyu mavi noktalar) sahiptir.



▲ **Şekil 33.20 Bir midyenin anatomisi.** Giriş sifonundan geçen su içerisinde asılı durumda bulunan besin partikülleri, solungaçlar tarafından toplanır, siller ve palpuslar aracılığıyla ağza iletilir.

Cephalopoda

Kafadanbacaklılar, aktif denizel avcılardır (**Şekil 33.21**). Bu hayvanlar avlarını yakalamada tentaküllerini kullanırlar ve daha sonra gaga şeklindeki çeneleriyle avlarını ısırarak tükürüklerindeki mevcut olan zehir ile avı hareketsiz hale getirirler. Kafadanbacaklıların ayağı, değişikliğe uğrayarak kaslı bir su çıkış sifonuna ve tentakül kısımlarına dönüşmüştür. Mürekkepbalığı, manto boşluğuna çektiği suyu, su çıkış sifonundan dışarıya fışkırtarak çok hızlı bir şekilde hareket eder; ve sifonu farklı yönlerde sivrilterek hareketinin yönünü idare eder. Ahtapotlar, avcılardan kaçmak için benzer mekanizmaları kullanır.

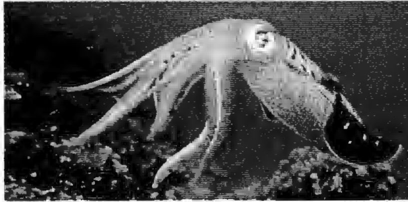
Manto, kafadanbacaklıların iç kitlesini örter; fakat, kabuk genellikle indirgenmiştir ve içte yer alır (çoğu türde) ya da tamamen ortadan kalkmıştır (bazı sübyelerde ve bazı ahtapotlarda). Dış kabuğa sahip odacıklı nautilus adı verilen kafadanbacaklıların küçük bir grubu, günümüzde yaşamını sürdürmektedir.

Kafadanbacaklılar, yumuşakçalar içerisinde *kapalı dolaşım sistemine* sahip olan yegane hayvanlar olup, kan, vücut boşluğundaki sıvıdan ayrılmıştır. Bu hayvanlar aynı zamanda kompleks beyne ve çok iyi gelişmiş duyu organlarına sahiptir. Öğrenme yeteneği ve daha karmaşık durumda sergilenen davranışlar, büyük bir olasılıkla, midye gibi az yer değiştiren hayvanlara göre hızlı hareket eden avcılar için daha önemlidir.

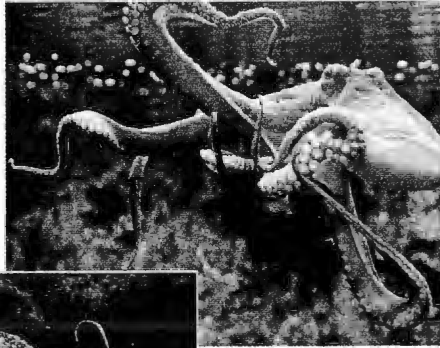
Ahtapotların ve mürekkepbalıklarının ataları, büyük bir olasılıkla predatör yaşam süren kabuklu yumuşakçalardı; daha sonraki evrimsel süreçte kabuk yitirilmiştir. Bazıları, araba tekerleği kadar büyük olabilen **ammonit** adı verilen kafadanbacaklılar, yüz milyonlarca yıl öncesine kadar denizlerin baskın predatör (avcı) omurgasızlarıydı, bu hayvanlar Kretase periyodunun sonunda, 65.5 milyon yıl önce (bakınız Tablo25.1) kitlesel olarak ortadan kalktılar.

Mürekkepbalığı türlerinin çoğu 75 cm'den daha kısadır; fakat, bazıları önemli derecede büyüktür. Dev mürekkepbalığı *Architeuthis dux*, manto boyu 2.25 m ve toplam uzunluğu 18 m olmak üzere uzun süreden beri bilinen en büyük mürekkepbalığıydı. Ancak, 2003 yılında Antarktika yakınlarında, çok nadir bir tür olan *Mesonychoteuthis hamiltoni*'nin bir örneği yakalandı; bunun manto uzunluğu 2.5 metreydi. Bazı biyologlar, bu örneğin genç bir bireye ait olduğunu ve bu türün ergin bireylerinin iki kat daha büyük olabileceğini tahmin etmektedir. Tentaküllerinin üzerinde büyük vantuzlara ve küçük dişlere sahip olan *A. dux* türünün aksine, *M. hamiltoni* türünün tentaküllerinin ucunda, avına ölümcül yaralar verebilen iki sıra halinde keskin kancalar vardır.

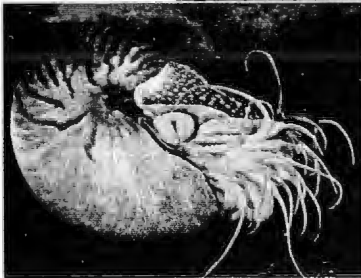
A. dux ve *M. hamiltoni* türlerinin, zamanlarının çoğunu, derin okyanuslarda geçirmeleri olasıdır; zira orada büyük balıklar üzerinden beslenebilirler. Her iki dev mürekkepbalığının kalıntılarına, sperm balinalarının midelerinde rastlanmıştır; büyük olasılıkla sperm balinaları onların yegane doğal avcısıdır. Bilim insanları, 2005 yılında, 900 m derinlikte kancalarıyla saldırı yaparken fotoğraflamak suretiyle *A. dux* türüyle ilgili doğadaki ilk gözlemi kaydetti. *M. hamiltoni* türü, doğada henüz gözlenememiştir. Genel olarak, bu denizel devler, omurgasız yaşamının büyük sırları arasında kalmaya devam edecektir.



◄ Mürekkepbalıkları, gaga benzeri çeneleri ve iyi gelişmiş gözleri olan hızlı hareket eden karnivorlardır.



► Ahtapotlar, en zeki omurgasızlar arasında yer alırlar.



◄ Odacıklı kabuğa sahip nautiluslar, dış kabuğa sahip yegane kafadanbacaklılardır

▲ **Şekil 33.21 Cephalopoda üyeleri.**

Tatlısu ve Karasal Yumuşakçaları Korumak

Son 400 yılda türlerin yok olma hızının dramatik olarak artmış olması, insanların neden olduğu bir altıncı kitlesel yok oluşun devam etmekte olduğu konusunda endişeleri artırmaktadır (bakınız Bölüm 25). Tehlike altında olan birçok takson arasında yumuşakçalar, kaydedilmiş en fazla soyu tükenme olayıyla anılan hayvan grubu olmaları nedeniyle şüpheli bir hayvan grubudur (**Şekil 33.22**).

Yumuşakçalardaki yok olma tehlikesi, özellikle iki grupta, yani tatlısu midyelerinde ve karasal salyangozlarda şiddetlidir. Doğal inci yapabilen (bir midye ya da istiridyenin kabuğu ile manto arasına bir kum tanesi ya da tahrik edici diğer küçük bir şey girdiğinde bunun etrafına parlak madde salgılanarak mücevher olan inci meydana gelir) tatlısu midyelerinin bir grubu olan inci midyeleri, dünyanın en tehlike altındaki hayvanları arasındadır. Bir zamanlar Kuzey Amerika'da yaşadığı bilinen 300 ince midyesi türünün kabaca %10'u son 100 yıl içerisinde ortadan kalkmıştır, geride kalan türlerin üçte ikisinden fazlası tehlike altındadır. Şekil 33.22'deki salyangozlar gibi karasal Gastropoda üyelerinin durumu iyi değildir. Pasifik adası kara salyangozlarının yüzlerce türü, 1800 yılından beri ortadan kalkmıştır. Sonuçta, Pasifik adası kara salyangozlarının %50'sinden daha fazlası ya ortadan kalkmıştır ya da yok olma tehlikesinin eli kulağındadır.

Tatlısu ve karasal yumuşakçaların karşı karşıya kaldıkları tehlikeler arasında habitat kayıpları, kirlilik, ortama insanlar tarafından sokulan yerli olmayan türlerin yarattığı rekabet ya da avlanma baskısı yer almaktadır. Bu yumuşakçaları korumak için çok mu geç kalındı? Bazı yerlerde, su kirliliğini azaltılması ve barajlardan salınan su miktarını değiştirilmesi, inci midyesi populasyonlarının çarpıcı bir şekilde eski durumuna dönmesine yol açmıştır. Böyle sonuçlar, düzeltici önlemlerle tehlike altındaki diğer yumuşakça türlerinin de yeniden canlandırılabileceği konusunda ümit vermektedir.

▼ Şekil 33.22

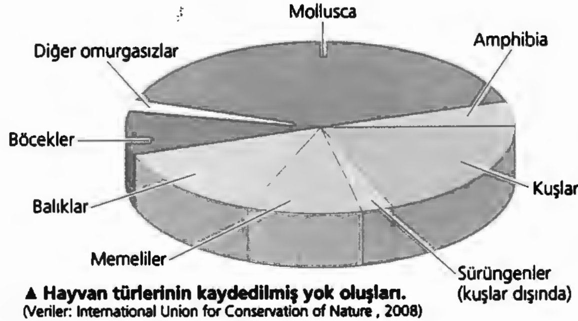
ETKİ

Yumuşakçalar: Sessiz Yok Oluş



▲ Tehlike altındaki bir Pasifik adası kara salyangozu, *Partula suturalis*

Beklenmedik şekilde ortadan kalkma olaylarının büyük bir kısmı yumuşakçalara aittir ve hayvan türlerinin belgelenmiş tüm ortadan kalkma olaylarının %40'ı yumuşakçalara aittir. Bu ortadan kalkma olayları, habitatların yok olmasından, kirlilikten, ortama yeni türlerin sokulmasından, aşırı avlanmadan ve diğer insan faaliyetlerinden kaynaklanmaktadır. Örneğin, birçok inci midyesi populasyonu, bu hayvanların kabuklarının düğme yapımında ve diğer eşyaların yapımında kullanmak suretiyle aşırı şekilde avlanmaları nedeniyle yok olmaya sürüklenmiştir. Bu ve diğer tatlısu midyelerinin günümüzde arta kalan populasyonları, kirlenme ve ortama sokulan yabancı türler nedeniyle yok olma tehlikesiyle karşı karşıyadır. Yukarıda resmi verilmiş tür gibi karasal salyangozlar, benzer tehlikelere karşı oldukça duyarlıdır ve dünyanın en tehlike altındaki hayvan grupları arasındadır.



▲ **Hayvan türlerinin kaydedilmiş yok oluşları.** (Veriler: International Union for Conservation of Nature, 2008)



▲ Düğme yapmak üzere öldürülmüş olan inci midyeleri kümesi üzerindeki işçiler (yaklaşık 1919)

NEDEN ÖNEMLİ Yumuşakçaların yok oluşları, biyoçeşitliliğin geri dönüşümsüz kaybını ve diğer canlıların da büyük ölçüde tehlike altında olduğunu göstermektedir. Örneğin karasal salyangozlar, besin maddeleri döngüsünde anahtar rol oynarken tatlısu midyelerinin süzme faaliyetleri sayesinde akarsuların, nehirlerin ve göllerin suları temizlenir.

İLAVE OKUMA C. Lydeard et al., The global decline of nonmarine mollusks, *Bioscience* 54:321-330 (2004).

BAĞLANTI KUR Tatlısu midyeleri beslenirler ve fotosentez yapan protistlerin ve bakterilerin bolluklarını indirgeyebilirler. Bu durumda, tatlısu midyelerinin ortadan kalkması, sucul komüniteleri, zayıf mı yoksa güçlü bir şekilde mi etkileyecektir (bakınız Kavram 28.7, s. 597)? Açıklayınız.



◄ **Şekil 33.23 Bir poliket.** Derin denizlerdeki sıcak su kaynakları çevresinde, deniz tabanında yaşayan *Hesiolyra bergi*.

Halkalı Solucanlar

Annelida, "küçük halkalar" anlamına gelir; halkalı solucanların vücudu, birleşmiş halkalardan oluşmuş bir diziyi andırır. Halkalı solucanlar, denizlerde, birçok tatlısu habitatında ve nemli topraklar içerisinde yaşayan segmentli solucanlardır. Halkalı solucanlar, sölom boşluğuna sahip hayvanlardır ve uzunlukları 1 mm den başlayıp Avustralya'nın dev toprak solucanında 3 metreden daha fazla olabilir.

Annelida şubesi, iki ana gruba bölünebilir: Polychaeta (poliketler) ve Oligochaeta (toprak solucanları ve onların akrabaları, ve sülükler). Son zamanlarda yapılan bazı filogenetik analizler, Oligochaeta üyelerinin gerçekte Polychaeta'nın bir alt grubu olduğuna işaret etmektedir. Ancak, bu görüşün tartışmalı durumu devam ettiğinden poliketleri ve oligoketleri ayrı olarak tartışacağız.

Polychaeta

Poliketlerin her bir segmenti (Yunanca *poly*, çok, *chaitē*, uzun kıl demek), parapodium ("ayağın yanında") denen bir çift kabartı şeklinde ya da kürek şeklinde yapı taşır; bu yapılar harekette kullanılır (**Şekil 33.23**). Her bir parapod, kitinden yapılmış çok sayıda kıl ya da seta taşır. Poliketlerin çoğunda, parapodlar, bol miktarda kan damarlarıyla donatılmıştır ve solungaç olarak işlev görürler.

Poliketler, çeşitlilik gösteren oldukça büyük bir gruptur ve çoğu denizlerde yaşar. Birkaç tür, planktonlar arasında sürüklenir ve yüzer; birçoğu deniz tabanı üzerinde sürünür ya da delikler açar; bazıları da tüplerin içerisinde yaşar. Yelpaze solucanları gibi tüp içerisinde yaşayan bazı türler, kum taneciklerini ve kırılmış kabukları mukusla karıştırarak tüp inşa ederler. Noel ağacı solucanı (bakınız Şekil 33.1) gibi diğer türler, sadece kendi salgılarını kullanarak tüp inşa eder.

Oligochaeta

Oligochaeta üyeleri (*oligo*, az sayıda ve *chaitē*, uzun kıl demek), isimlerini sahip oldukları nispeten seyrek olan setalarından alırlar (segment başına poliketlerdekinden daha az seta taşırlar). Moleküler veriler, bu segmentli solucanların toprak solucanlarını ve onların sucul akrabalarıyla birlikte sülükleri de kapsayan, çeşitlilik gösteren bir kladı oluşturduğuna işaret etmektedir.

Toprak solucanları Toprak solucanları yediği toprağı, sindirim kanalı boyunca ilerletirken, gerekli besin maddelerini

Her segment uzunlamasına kaslarla çevrelenmiştir; uzunlamasına kasları ise halka kaslar çevreler. Toprak solucanları, hareket ederken bu iki kas takımının kasılmasını koordine eder (bakınız Şekil 50.35). Bu kaslar çalışırken, sıkıştırılamayan sölom sıvısı üzerine dayanır; bu sıvı , hidrostatik iskelet olarak iş görür.

Sölom. Toprak solucanının sölomu septumlarla bölünmüştür.

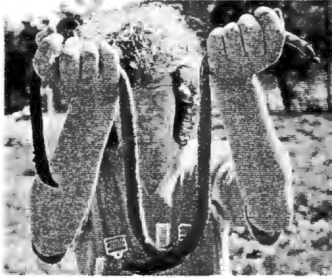
Metanefridyum. Solucanın her segmenti, metanefridyum denen bir çift boşaltım tüpü içerir; metanefridyum, nefrostom denen ve söloma açılan silli huniye sahiptir. Metanefridyumlar, kandan ve sölom sıvısından aldıkları atıkları, boşaltım deliklerinden dışarı atar.

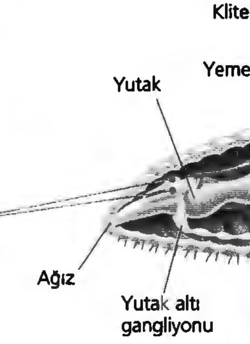
İç yapıların çoğu, toprak solucanının her segmentinde tekrarlanmıştır.



Setalar. Her segment dört çift seta taşır; bu setalar, toprağı delerken tutunma sağlayan kıllardır.

Torak solucanının solunum organı olan derisinde küçük kan damarları yoğun olarak bulunur. Kan, oksijen taşıyan hemoglobin içerir.


Dev Australya toprak solucanı



Beyin gangliyonları. Toprak solucanı sinir sistemi, yutağın ön tarafında ve yukarıda konumlanmış beyin benzeri bir çift serebral gangliyona sahiptir. Yutağı çevreleyen sinir halkası, yutak altı gangliyonuna bağlanır; bu gangliyon, posteriyöre doğru uzanan sinir şeritleriyle birleşir.

Damar ağı şeklindeki dolaşım sistemi kapalı tiptedir. Dorsal ve ventral kan damarları, segmental damar çiftleriyle birbirine bağlanır. Dorsal damar ve yemek borusunu saran beş çift damar, kas yapısındadır ve kanı dolaşım sistemine pompalar.

Segmental dizilim gösteren gangliyonlara sahip ventral sinir şeritleri. Sinir şeritleri, septumları delerek sindirim kanalı ve uzun kan damarları gibi, hayvanın uzunluğu boyunca uzanır.

▲ **Şekil 33.24 Bir oligoket olan toprak solucanının anatomisi.**

topraktan elde eder. Sindirilmemiş maddeler, sindirim kanalına salgılanan mukus ile karıştırılmış olarak anüsten dışarıya atılır. Çiftçiler toprak solucanlarına değer verirler; çünkü, bu hayvanlar toprağı işlerler ve gübrelemek suretiyle toprağın yapısını iyileştirirler. (Charles Darwin, İngiltere'de 0.4 hektarlık (1 acre) bir tarım arazisinin yaklaşık 50.000 toprak solucanı içerdiği ve bu hayvanların yılda 18 ton dışkı oluşturduğunu tahmin etmişti).

Halkalı solucanların temsilcisi olarak, bir toprak solucanının anatomi turu, **Şekil 33.24**'de gösterilmiştir. Toprak solucanları hermafrodittir; fakat, karşılıklı-döllenme gerçekleştirirler. İki toprak solucanı, sperm alış-verişi yapabilmek için yan yana uzanarak çiftleşirler; daha sonra birbirlerinden ayrılırlar. Karşı bireyden alınan sperm hücreleri, özel bir organ içerisinde geçici olarak depolanır; klitellum ise mukus kokon salgılar. Bu kokon, solucanın üzerinde kaydırılırken önce yumurtaları ve daha sonra da depolanmış spermleri içine toplar. Daha sonra, kokon, solucanın başından sıyrılarak çıkar ve embriyo gelişirken toprak içerisinde bekler. Bazı toprak solucanları, parçalara bölünmeyi izleyen rejenerasyon olayı sayesinde, eşeysiz olarak da çoğalabilir.



► **Şekil 33.25 Sülük.** Hemşire, bu hastanın yaralı parmağındaki hematomdan (incinme nedeniyle içeride anormal kan birikmesi) kanı boşaltmak için bu tıbbi sülüğü (*Hirudo medicinalis*) kullandı.

Sülükler Sülüklerin çoğunluğu tatlısularda yaşar; fakat, denizlerde yaşayan ve karasal ortamlarda nemli vejetasyon içerisinde yaşayan sülük türleri de vardır. Sülüklerin boyu 1-30 cm arasında değişir. Sülüklerin birçoğu, diğer omurgasızlar üzerinde predatör olarak beslenir; fakat, bazı sülükler, insanın da yer aldığı diğer hayvanlara geçici olarak tutunarak onlardan kan emen parazitlerdir (**Şekil 33.25**). Bazı parazitik türler, konağın derisini delmek için bıçak şeklindeki çenelerini kullanır; diğer bazı türler ise, enzim salgılayarak konağın derisini sindirmek suretiyle delik açar. Sülük anestetik madde salgıladığı için, konak ekseriyetle bu saldırıdan habersiz kalır. Yara açıldıktan sonra, sülük, konağın kanının pıhtılaşmasını önleyen, hirudin adı verilen bir diğer kimyasal madde salgılar. Daha sonra parazit, kendisinin alabileceği kadar, çoğunlukla kendi ağırlığının on katı kadar kan emer. Bu şekilde beslendikten sonra, bir sülük, herhangi bir şey yemeden aylarca dayanabilir.

Sülükler, 20. yüzyıla kadar, hekimler tarafından damar tıkanıklıklarının tedavisinde sıklıkla kullanılırdı. Günümüzde sülükler, bazı yaralanmaların ya da ameliyatların ardından dokularda biriken kanın drene edilmesinde kullanılmaktadır. Araştırmacılar, aynı zamanda, saflaştırılmış hirudin maddesinin ameliyatlar sırasında ya da kalp hastalıkları sonucunda oluşan istenmedik kan pıhtılarının çözülmesindeki potansiyel kullanımını incelemektedir. Rekombinant DNA teknikleri kullanılarak hirudin maddesinin birkaç formu geliştirilmiştir; bunlardan ikisi, klinik kullanım için yakın zamanda onay almıştır.

Lophotrochozoa, bünyesinde yer alan Rotifera, Ectoprocta, Mollusca ve Annelida şubeleri gibi şubeler tarafından sergilenen oldukça değişik vücut planlarının görüldüğü bir gruptur. Bundan sonra, Dünya'da tür sayısı bakımından baskın durumda olan Ecdysozoa grubundaki çeşitliliği inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 33.3

1. Sölom, ağız, sindirim kanalı ya da boşaltım sistemi olmaksızın şerit solucanların yaşamlarını nasıl sürdürebildiklerini açıklayınız.
2. Annelid anatomisi, "tüp içerisinde tüp" şeklinde tanımlanabilir. Açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Salyangozlardaki yumuşakça ayağının ve kafadanbacaklılardaki su çıkış sifonunun değişiklik taşıyan soy örneğini (bakınız Kavram 22.2, ss.457-460) nasıl temsil ettiğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 33.4

Ecdysozoa, tür açısından en zengin hayvan grubudur

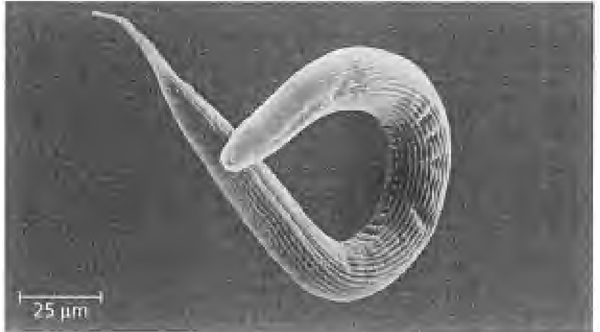


Ecdysozoa kladı, moleküler kanıtlar esas alınarak tanımlanmış olmalarına karşın, büyüdüklerinde dış kısımlarındaki kılıfı (**kütikül**) atan hayvanları kapsar; gerçekte, bu grubun ismi, *ecdysis* ya da **deri değiştirme** denen olaydan gelmektedir. Ecdysozoa, sekiz hayvan şubesinden meydana gelmiştir ve bilinen diğer tüm hayvanlar, birhücreliler, mantarlar ve bitki gruplarının içerdiği türlerin toplamından daha fazla sayıda tür içerir. Biz burada, Ecdysozoa'nın iki en büyük şubesini, yani tüm hayvan grupları arasında en başarılı ve en kalabalık olan yuvarlak solucanlar ve eklembacaklılar şubelerini inceleyeceğiz.

Nematoda (Yuvarlak Solucanlar)

Hayvanların en geniş yayılış gösteren grupları arasında yer alan nematodlar (şube Nematoda) ya da yuvarlak solucanlar, çoğu sucul habitatlarda, nemli topraklarda, nemli bitki dokularının içerisinde, hayvanların dokularında ve vücut sıvıları içerisinde bulunur. Halkalı solucanlara zıt olarak, yuvarlak solucanların vücudu, segmentli değildir. Yuvarlak solucanların silindirik olan vücutlarının uzunlukları, 1 mm'den daha kısa olabileceği gibi bir metreden daha uzun da olabilir; vücut posteriyör uçta oldukça ince bir uç şeklinde daralır, anteriyör (baş) uç ise daha küttür (**Şekil 33.26**). Nematodların vücudu, oldukça dayanıklı kütikül ile (bir tip dış iskelet) örtülüdür; solucan büyüdüğü zaman, periyodik olarak eski kütikül atılır, yerine yeni ve daha büyüğü salgılanır. Yuvarlak solucanların dolaşım sistemleri olmamasına karşın sindirim kanalı tamdır. Besinler, yalancı vücut boşluğunda yer alan sıvı vasıtasıyla vücutta taşınır. Yuvarlak solucanların kaslarının hepsi uzunlamasına kastır; bu kasların kasılması, kıvrılma hareketini doğurur.

Yuvarlak solucanlar iç döllenme yaparak genellikle eşeyli çoğalır. Çoğu türde eşeyler ayrıdır ve dişi bireyler genellikle erkeklerden daha büyüktür. Bir dişi birey günde 100.000 ya da daha fazla sayıda döllenmiş yumurta (zigot) bırakabilir. Çoğu türün zigotları, olumsuz çevre koşullarında yaşamlarını sürdürebilecek dayanıklı hücrelerden oluşmuştur.

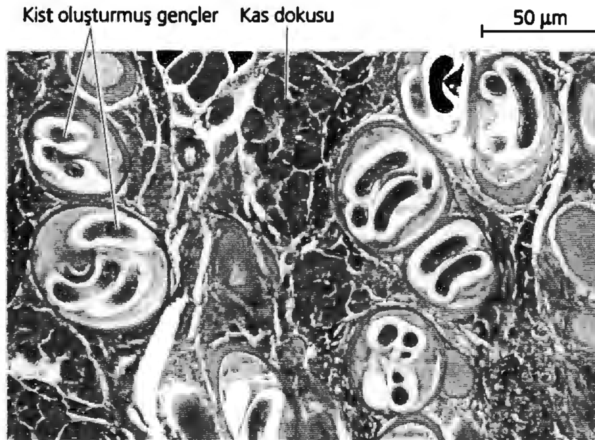


▲ **Şekil 33.26 Serbest yaşayan bir yuvarlak solucan.** (renkli SEM).

Yuvarlak solucanlar çok büyük sayılarda, nemli topraklarda, göllerin ve okyanusların dibindeki bozunmakta olan organik maddeler içerisinde yaşar. Nematodların 25.000 kadar türü bilinmesine karşın belki de gerçek sayı bunun 20 katıdır. Denebilir ki Dünyada nematodlar dışında hiçbir şey ve hiçbir organizma kalmasa, nematodlar gezegenin ana hatlarını ve onun özelliklerinin birçoğunu halen daha devam ettirecektir. Serbest yaşayan bu yuvarlak solucanlar, maddelerin ayrıştırılmasında ve madde döngüsünde önemli rol oynarlar; fakat, bu türlerin çoğu hakkında çok az şey bilinmektedir. Bununla birlikte toprak nematodlarının bir türü olan *Caenorhabditis elegans*, çok iyi çalışılmıştır ve biyolojide model deney hayvanı olmuştur (bakınız Bölüm 47). *C. elegans* üzerinde devam eden çalışmalar, diğer bulguların yanında, insanların yaşlanmasında yer alan mekanizmaların bazılarını açığa çıkarmıştır.

Nematoda şubesi, bitki paraziti olan birçok tür içerir; bu türlerin bazıları, bitki köklerine saldıran önemli zirai zararlılardır. Yuvarlak solucanların diğer bazı türleri hayvanlarda parazittir. Bu türlerden bazıları da zirai bitkilerin kökleri üzerinde beslenen böcek larvalarına saldırarak insanlara yarar sağlar. Diğer taraftan, insan, en az 50 nematod türüne konaklık yapar; bunlar arasında kıl kurdunu ve kancalı kurdu sayabiliriz. Çok bilinen bir nematod, trişinozise neden olan *Trichinella spiralis*'tir (**Şekil 33.27**). İnsanlar, bu nematodu, yeterince pişmemiş enfekte domuz eti yemekle ya da içerisinde juvenil solucan kistlerini taşıyan diğer etleri (ayı ya da mors gibi yabanıl av eti) yemekle bünyelerine alırlar. İnsanın bağırsağı içerisinde, juveniller, eşeysel olarak olgun bireylere gelişirler. Dişi bireyler bağırsak kaslarını delerler ve daha fazla sayıda juvenil üretmeye başlarlar; bu juveniller de vücudu delerek ya da lenf damarları içerisinde yollarına devam ederek iskelet kaslarını da içine alan diğer organlarda kist oluştururlar.

Parazitik nematodlar kendilerine, konaklarının bazı hücresel fonksiyonlarını başka tarafa yönlendirme yeteneği veren olağanüstü moleküler alet takımına sahiptirler ve böylece konaklarının bağışıklık sistemlerinden kaçarlar. Bazı türler, konakları olan bitkiye kök hücrelerinin gelişimini uyarıcı molekülleri enjekte eder; bu kök hücreleri daha sonra parazite besin sağlar. Hayvanları enfekte eden *Trichinella*, kendisine ev sahipliği yapacak hücrelerin yeterince elastik olmasını sağlayan proteinlerden sorumlu kas hücrelerindeki özgül genlerin ifade edilmesini kontrol etmektedir. Ayrıca, enfekte olmuş kas hücreleri, nematoda besin sağlayacak olan yeni kan damarlarının gelişmesini öngören sinyaller salar.



▲ **Şekil 33.27 Parazitik nematod olan *Trichinella spiralis* türünün, insan kas dokusu içerisinde kist oluşturmuş genç bireyleri** (LM).

Arthropoda (Eklembacaklılar)

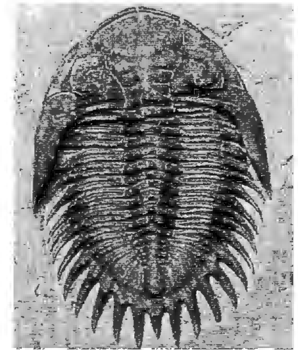
Zoologlar, Dünya'da yaklaşık bir kentilyon (10^{18}) eklembacaklının yaşadığını tahmin etmektedir. Büyük çoğunluğu böcek olan, 1 milyondan daha fazla sayıda eklembacaklı türü tanımlanmıştır. Gerçektende, bilinen her üç türden ikisi eklembacaklıdır ve biyosferin hemen hemen her çeşit habitatında bulunabilen Arthropoda şubesinin üyeleridir. Tür çeşitliliği, yayılış ve salt sayı ölçüt olarak ele alındığında eklembacaklıları, tüm hayvan şubeleri içerisinde en başarılı şube olarak kabul etmek gerekir.

Eklembacaklıların Kökeni

Biyologlar, **eklembacaklıların** başarısının onların vücut planıyla – segmentli vücut, sert dış iskelet ve eklemli üyeler (*arthropod* "eklemli bacak" demek)- ilişkili olduğunu varsaymaktadır. Bu vücut planına sahip olan en ilk fosillerin Kambriyen patlamasına ait olması (535-525 milyon yıl önce), eklembacaklıların en az bu kadar yıl eski olduğuna işaret etmektedir.

Eklembacaklılar ile birlikte, Kambriyen patlamasının fosil kayıtları, *lobopodların* birçok türünü içermektedir; eklembacaklılar, soyu tükenmiş olan bu gruptan evrimleşmiş olabilir. *Hallucigenia* (bakınız Şekil 25.4) gibi lobopodlar, segmentli vücuda sahiptir; fakat onların vücut segmentlerinin çoğu birbirinin kopyasıdır. Trilobitler gibi ilkin eklembacaklılar, aynı zamanda, segmentten segmente küçük varyasyonlar göstermekteydi (**Şekil 33.28**). Eklembacaklılar evrimleşmeye devam ettikçe, segmentlerde kaynaşma ve sayılarında azalma eğilimi ortaya çıkmıştır; üyeler, değişik işlevler için özelleşmeye başlamıştır. Bu evrimsel değişiklikler, sadece büyük bir çeşitlenme ile sonuçlanmamış aynı zamanda, farklı vücut bölgeleri arasında iş bölümünün ortaya çıkmasına izin veren etkin bir vücut planının gelişmesini de sağlamıştır.

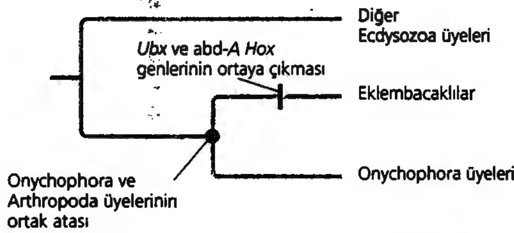
▶ **Şekil 33.28 Bir trilobit fosili.** Trilobitler, Paleozoik çağın sığ denizlerinin yaygın sakinleriydi; fakat yaklaşık 250 milyon yıl önce Permiyen dönemindeki büyük yok oluşla ortadan kalkmışlardır. Fosil bilimciler, 4000 civarında trilobit türü tanımlamıştır.



▼ **Şekil 33.29** SORGULAMA

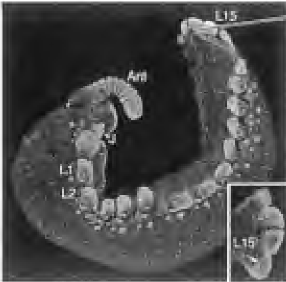
Eklembacaklı vücut planı, yeni *Hox* genleri nedeniyle mi ortaya çıktı?

DENEY Çok başarılı olan eklembacaklıların vücut planı nasıl ortaya çıktı? Bir hipotez, eklembacaklılarda bulunan alışılmadık iki *Hox* geninin (gen duplikasyonu olayıyla) ortaya çıkmasından kaynaklandığını ileri sürmektedir. Bunlar *Ultrabithorax* (*Ubx*) ve *abdominal-A* (*abd-A*) isimli genlerdir. Madison'daki Wisconsin Üniversitesinden Sean Carroll ve çalışma arkadaşları, çalışmalarını eklembacaklılara yakından akraba bir omurgasız grubu olan Onychophora üyelerine yönlendirdi. Yaşayan birçok eklembacaklının aksine Onychophora üyeleri, çoğu vücut segmentleri birbirinin aynı olan vücut planına sahiptir. Böylece, Carroll ve arkadaşları, eğer *Ubx* ve *abd-A* genlerinin ortaya çıkması eklembacaklılardaki vücut segmenti çeşitliliğinin evrimini yönetmişse, bu genlerin muhtemelen, evrimsel ağaçta eklembacaklı dalının dallandığı zamanda ortaya çıkmış olacağı çıkarımını yaptılar.



Bu hipoteze göre, *Ubx* ve *abd-A* genleri eklembacaklıların ve Onychophora üyelerinin ortak atasında mevcut değildir; onun için Onychophora üyeleri bu genlere sahip olmamalıdır. Bu durumun olup olmadığını araştırmak için Carroll ve arkadaşları, bir Onychophora üyesi olan *Acanthokara kaputensis*'in *Hox* genlerini inceledi.

BULGULAR Bir Onychophora üyesi olan *Acanthokara kaputensis*, tüm eklembacaklılardaki *Ubx* ve *abd-A* genlerini içeren *Hox* genlerine sahiptir.



Kırmızı kısımlar Onychophora embriyosunda *Ubx* ve *abd-A* genlerinin ifade edildiği vücut bölgelerine işaret etmektedir. (Alt köşedeki resim bu alanı büyütülmüş olarak göstermektedir)

Ant = Anten
J = Çeneler
L1–L15 = Vücut segmentleri

SONUÇ Onychophora türü olan *A. kaputensis*, eklembacaklılardaki *Hox* genlerine sahiptir; eklembacaklılardaki vücut segmenti çeşitliliğinin evrimi, yeni *Hox* genlerinin ortaya çıkmasıyla ilişkili olmaması gerekir.

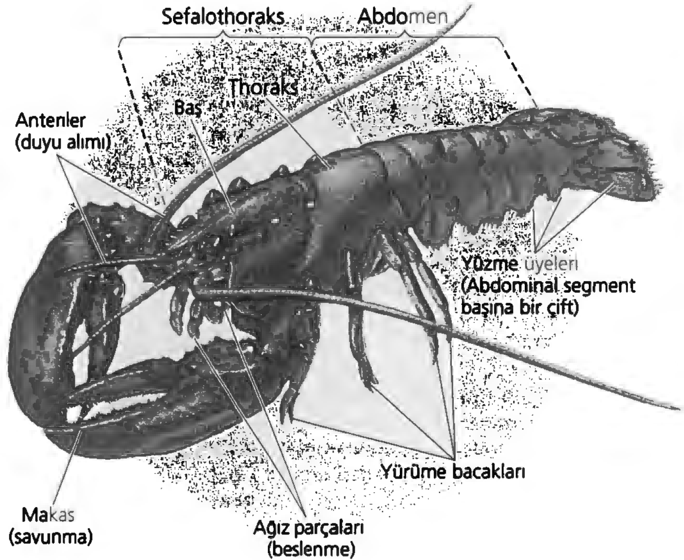
KAYNAK J. K. Grenier, S. Carroll, et al., Evolution of the entire arthropod *Hox* genes, set predated the origin and radiation of the onychophoran /arthropod clade, *Current Biology* 7:547-553 (1997).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer Carroll ve arkadaşları, *A. kaputensis*, türünün *Ubx* ve *abd-A Hox* genlerine sahip olmasaydı, onların kararını nasıl etkileyecekti? Açıklayınız.

Hangi genetik değişiklikler, eklembacaklı vücut planının kompleksliğinde artışa yol açmıştır? Eklembacaklılar bugün, her ikisi de segmentasyonu etkileyen alışılmadık iki *Hox* genine sahiptir. Araştırmacılar, bu genlerin, eklembacaklılarda artan vücut segmenti çeşitliliğinin evrimini yönetip yönetmediğini test etmek için, eklembacaklıların yakın akrabası olan Onychophora üyelerindeki (bakınız Şekil 33.3) *Hox* genleri üzerinde çalışmaktadır (**Şekil 33.29**). Bu sonuçlar, eklembacaklılardaki vücut planı çeşitliliğinin, yeni *Hox* genlerinin kazanılmasından doğmadığına işaret etmektedir. Bunun yerine, eklembacaklılardaki vücut segmenti çeşitliliğinin evrimleşmesi, mevcut *Hox* genlerinin işleyişinin düzenlenmesi ya da sekansındaki değişikliklerle yönlendirilmiş olabilir. (*Hox* genleri gibi gelişimle ilgili genlerin işleyişinin düzenlenmesinde ya da sekansında ortaya çıkan değişikliklerin, vücut biçiminde değişikliklere nasıl yol açtığını tartışmak için Bölüm 25'e bakınız).

Eklembacaklıların Genel Özellikleri

Evrimleşme sürecinde eklembacaklıların üyeleri, yürümeye, beslenmeye, duyu alınmasına, üremeye ve savunmaya özelleşmek suretiyle değişikliklere uğramıştır. Değişikliğe uğramış olan bu üyeler, köken almış oldukları üyeler gibi eklemlidir ve çiftler halindedirler. **Şekil 33.30**, bir ıstakozun çeşitli üyelerini ve diğer eklembacaklı özelliklerini göstermektedir.



▲ **Şekil 33.30 Bir eklembacaklının dış anatomisi.** Eklembacaklıların ayırt edici özelliklerinin birçoğu, bir ıstakozun üstten görünümünde görülmektedir; ıstakoz aynı zamanda kabuklulara özgü özellikler de sergilenmektedir. Vücut segmentlidir; Fakat, bu özellik sadece abdomen kısmında belirgin olarak görülmektedir. Üyeler (antenler, makas, ağız parçaları, yürüme bacakları ve yüzme üyeleri) eklemlidir. Baş, her biri hareketli sap üzerine yerleşmiş olan ve çift olarak bulunan bileşik (çok mercekli) gözlere sahiptir. Üyeler dahil tüm vücut, dış iskeletle örtülüdür.

Kırkayakların aksine çiyanlar, karnivordur. Çiyanların gövde kısmının her bir segmenti, bir çift yürüme bacağı taşır (bakınız Şekil 33.34b). Çiyanlar, en önde yer alan gövde segmentinde, avlarını felç etmede ve kendilerini savunmada kullandıkları zehir tırnaklarına sahiptir.

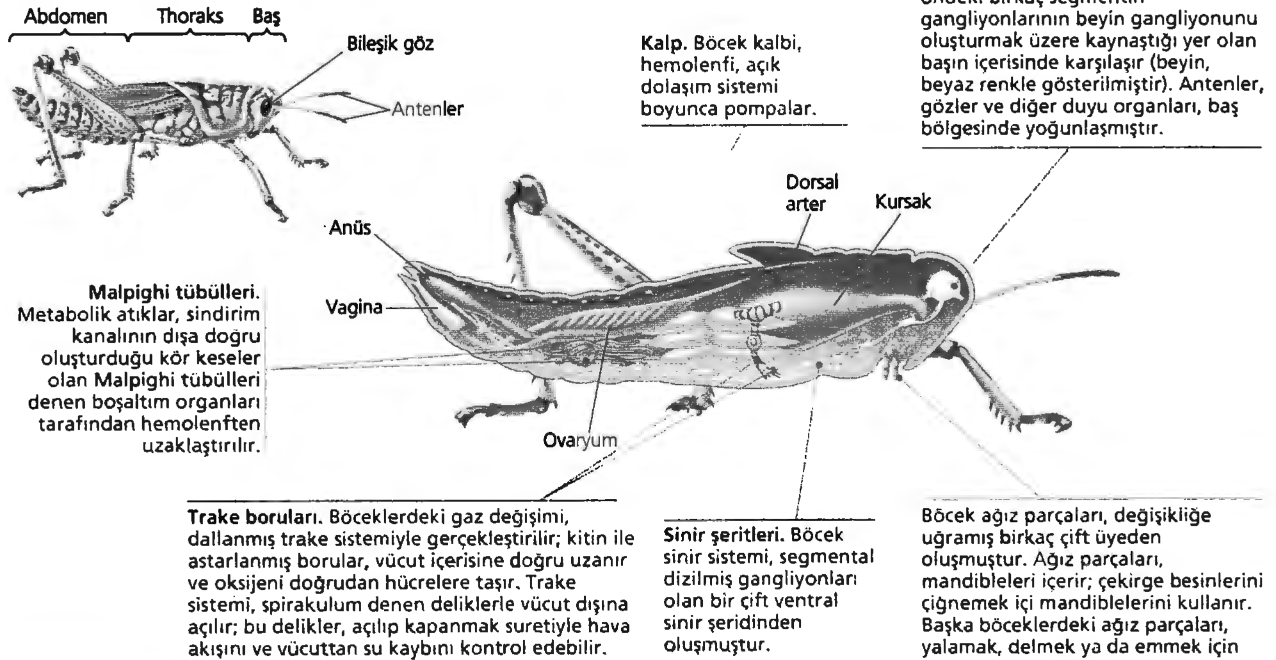
Böcekler

Böcekler ve onların akrabaları (altşube Hexapoda), diğer tüm canlıların sahip olduğu toplam tür sayısından daha fazla sayıda türe sahiptir. Böcekler, hemen hemen her çeşit karasal habitatta ve tatlısularda yaşarlar; uçan böcekler havayı da işgal eder. Böcekler, denizlerde çok nadirdir ya da bulunmaz; denizlerin baskın eklembacaklı grubu, kabuklulardır. Bir böceğin iç anatomisi, **Şekil 33.35**'de vurgulandığı gibi birkaç kompleks organ sistemi içermektedir.

En eski böcek fosilleri, yaklaşık 416 milyon yıl önce başlayan Devoniyen periyodu ile yaşlandırılmaktadır. Bununla birlikte Karbonifer ve Permiyen periyodları boyunca, uçma özelliğinin gelişmesi, böcek çeşitliliğinde bir patlamaya neden olmuştur. Çeşitli böceklerin ağız parçalarıyla ilgili fosil kayıtlar, açık tohumlular üzerinde ve Karbonifer dönemine ait diğer bitkiler üzerinde beslenmeye özelleşmenin de böceklerin uyumsal dallanmasında katkıları olduğuna işaret etmektedir. Daha sonra, böceklerin çeşitliliğindeki ana artış, orta Kretase periyodu boyunca (yaklaşık 90 milyon yıl önce) çiçekli bitkilerin evrimsel açılımı tarafından uyarılmıştır. Kretase periyodundaki kitlesel yok oluş ile böcek ve bitki çeşitliliği azalmış olmasına rağmen, her iki grup da bunu izleyen 65 milyon yıllık sürede yeniden sıçrama yapmıştır. Çalışmalar, belirli böcek gruplarındaki çeşitliliğindeki artışın, onların üzerinden beslendikleri çiçekli bitkilerin yayılmasıyla ilişkili olduğuna işaret etmektedir.

Uçma, böceklerin büyük başarısında, açıkça anahtar özelliktir. Uçabilen bir hayvan, predatörlerinden (avcılarından) kaçabilir, yiyecek besin ve eş bulabilir ve zeminde sürünerek hareket eden hayvanlara göre çok daha hızlı bir şekilde yeni habitatlara yayılabilir. Böceklerin çoğu, göğüs bölgesinin sırt kısmından çıkan bir ya da iki çift kanada sahiptir (**Şekil 33.36**). Kanatlar, kütikülün dışarıya doğru uzantısı olduğu için gerçek üye değildir; yürüme bacakları kopartılan böcekler, bacaklar olmadan da uçabilirler. Bu duruma zıt olarak, kuşlar ve yarasalar gibi uçan omurgalı hayvanlarda, iki çift yürüme bacaklarından bir çifti kanat şeklinde değişikliğe uğramıştır; bu hayvanlar, uçmalarına karşın zeminde oldukça hantaldırlar.

Böceklerin kanatları, ilk önce, vücuda dışarıdan ısı absorblamaya yardım etmek üzere, kütikülün dışarıya doğru çıkıntı oluşturmasıyla ortaya çıkmış olabilir; bundan kısa bir süre sonrada uçmada işlev gören organlara dönüşmüştür. Diğer hipotezler, kanatların, hayvanların ağaç üzerinden zemine doğru havada süzülme hareketi yapmasına izin verdiğini, ya da sucul böceklerde, solungaç olarak işlev gördüğünü önermektedir. Bir diğer varsayım da, kanatların uçma işlevini yapmadan daha önce, yüzmede işlev gördüğünü ileri sürmektedir.



▲ **Şekil 33.35 Bir böcek olan çekirgenin anatomisi.**

▶ **Şekil 33.36 Uğurböceği uçarken.**

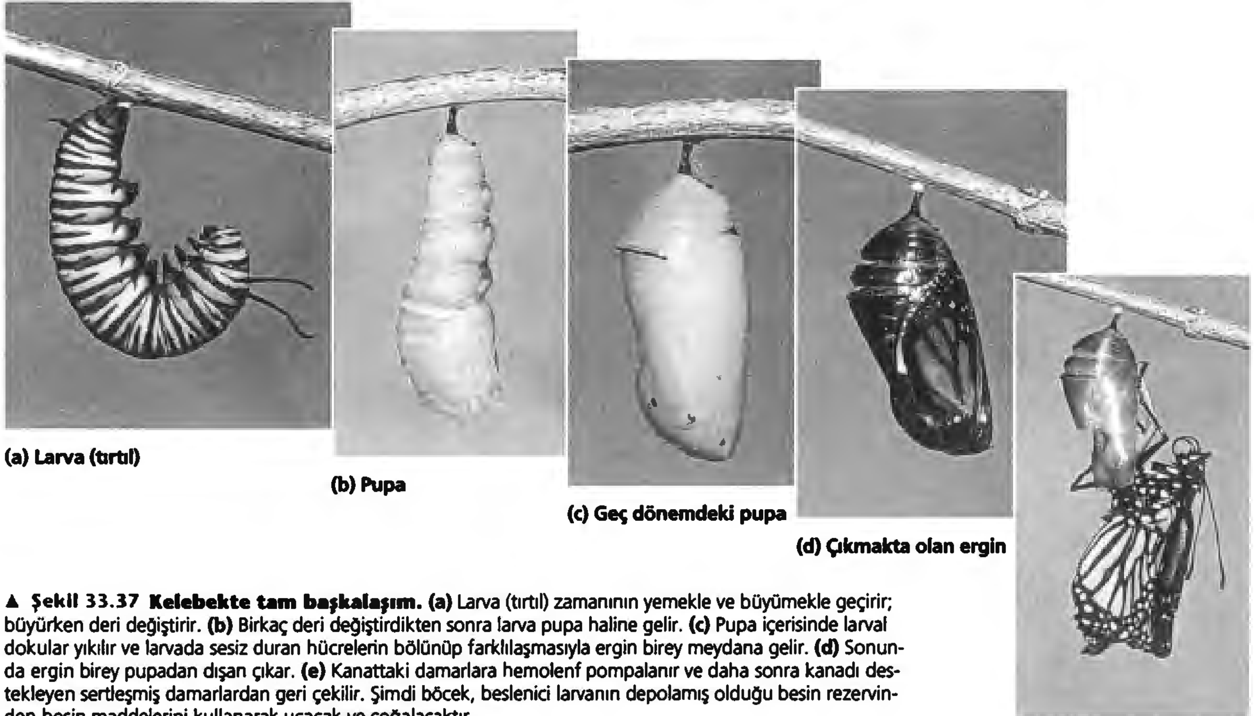


Morfolojik ve moleküler veriler, kanatların böceklerde sadece bir kez ortaya çıktığına işaret etmektedir. Birbirine benzer iki çift kanada sahip olan helikopter böcekleri, uçabilen ilk böcekler arasında yer almaktaydı. Helikopter böceklerinden daha sonra ortaya çıkmış diğer birçok böcek takımı, uçuş ekipmanlarını değiştirmiştir. Örneğin, bal arılarında ve eşekarılarında kanatlar, birbirine kenetlenerek tek bir çift gibi hareket eder. Fakat, kelebeklerin kanatları benzer tarzda hareket eder; çünkü, ön kanat çifti, arka kanat çiftinin üzerine biner. Kınkanatlılarda, arka kanatlar uçmada işlev görür; ön kanatlar, ise böcek zemindeyken ya da delik delerken, arka kanatları korumak için bir kılıf oluşturmak üzere değişikliğe uğramıştır.

Böceklerin çoğu, gelişimlerinde başkalaşım geçirir. Çekirgelerde ve diğer bazı böcek gruplarında görülen **tam olmayan başkalaşım** olayında, genç bireyler (nimf denir) erginlere benzerlik gösterir; fakat, daha küçüktürler, farklı vücut oranlarına sahiptirler ve kanatları yoktur. Bir seri deri değiştirme olayı gerçekleştiren hayvan, her deri değiştirmenin ardından ergine daha çok benzerlik gösterir: Son deri değişimi ile tam büyüklüğüne ulaşır, kanatları oluşur ve eşeysel olarak olgunlaşır. **Tam başkalaşım** geçiren böcekler, kurtçuk ya da tırtıl olarak bilinen ve hem büyüme için hem de beslenme için özelleşmiş olan larval evrelere sahiptir. Larval evre, yayılma ve üreme için özelleşmiş olan ergin evreden tamamıyla farklı görünüşe sahiptir. Larval evreden ergine değişim (metamorfoz), pupa evresi süresince gerçekleşir (**Şekil 33.37**).

Böceklerde, genellikle eşeyli üreme görülür; erkek ve dişi bireyler ayrıdır. Ergin bireyler bir araya gelir ve aynı türün üyelerini, sunulan parlak renklerle (kelebeklerde), sesle (çekirgelerde) ya da kokuyla (güve kelebeklerinde) tanırlar. Döllenme genellikle iç döllenme şeklindedir. Çoğu türde, sperm hücreleri kopulasyon zamanında dişi bireyin vajinası içerisine doğrudan boşaltılır; diğer bazı türlerde ise erkek, dişinin dış kısmına sperm paketini yapıştırır ve dişi spermleri oradan alır. Spermler, dişinin vücudu içerisinde yer alan spermateka içerisinde depolanır; depolanmış spermler genellikle, çok sayıda yumurtayı döllemek için yeterlidir. Birçok böcek, ömür boyu sadece bir defa çiftleşir. Çiftleşmenin ardından, dişi bireyler yumurtalarını uygun besin kaynakları üzerine bırakır; böylece, gelecek kuşak (döl), yumurtadan çıkar çıkmaz mevcut besin üzerinde beslenmeye başlar.

Böcekler, 30'dan daha fazla sayıda takım içerisinde sınıflandırılır; bunlardan 8 tanesi **Şekil 33.38**'de verilmiştir.



▲ **Şekil 33.37 Kelebekte tam başkalaşım. (a)** Larva (tırtıl) zamanının yemekle ve büyümekle geçirir; büyürken deri değiştirir. **(b)** Birkaç deri değiştirdikten sonra larva pupa haline gelir. **(c)** Pupa içerisinde larval dokular yıkılır ve larvada sesiz duran hücrelerin bölünüp farklılaşmasıyla ergin birey meydana gelir. **(d)** Sonunda ergin birey pupadan dışarı çıkar. **(e)** Kanattaki damarlara hemolenf pompalanır ve daha sonra kanadı destekleyen sertleşmiş damarlardan geri çekilir. Şimdi böcek, beslenici larvanın depolamış olduğu besin rezervinden besin maddelerini kullanarak uçacak ve çoğalacaktır.

▼ Şekil 33.38

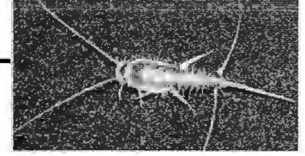
İnceleme Böcek Çeşitliliği

Böceklerin 30'dan fazla takımı olmasına karşın, burada sadece 8 tanesi üzerinde duracağız. Kanatsız böceklerin erken dallanan iki grubu kılkuyruklar (Archaeognatha) ve gribalıkçıllar (Thysanura). Burada tartışılan diğer gruplar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri tartışmalıdır; onun için ağaç üzerinde gösterilmemiştir.



Archaeognatha (kılkuyruklar; 350 tür)

Bu kanatsız küçük böcekler, yassılaşmış vücuda ve indirgenmiş gözlere sahiptir. Yaprak döküntüleri arasında ya da ağaç kabuklarının altında yaşarlar. Aynı zamanda binaları istila edip zararlı konuma gelebilirler.

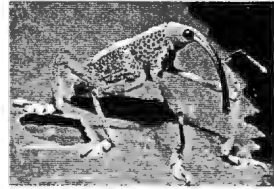


Thysanura (gribalıkçıllar; 450 tür)

Bu kanatsız küçük böcekler, yassılaşmış vücuda ve indirgenmiş gözlere sahiptir. Yaprak döküntüleri arasında ya da ağaç kabuklarının altında yaşarlar. Aynı zamanda binaları istila edip zararlı konuma gelebilirler.

Kanatlı böcekler(birçok böcek takımı)

Tam başkalaşım



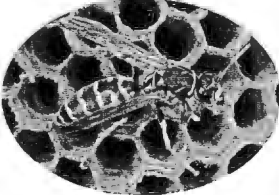
Coleoptera (kınkanatlılar; 350.000 tür)

Bu erkek, buğday biti (*Rhiastus lasternus*) gibi kınkanatlılar, türce en zengin böcek takımını oluşturur. Bir çifti kalın ve sert diğer çifti zarsı olan iki çift kanada sahiptirler. Zırh şeklinde dış iskeletleri vardır ve ağız parçaları ısırmaya ve çiğnemeye uyum sağlamıştır.



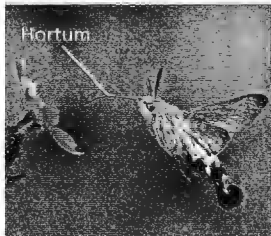
Diptera (151.000 tür)

Sinekler, bir çift kanada sahiptir; ikinci çifti halter denen denge organına dönüşmüştür. Ağız parçaları, emmeye, delmeye ya da yalamaya uyum sağlamıştır. Sinekler ve sivrisinekler, en iyi bilinen Diptera örnekleridir; predatör, parazit ya da leş yiyici olarak yaşarlar. Diğer birçok böcek gibi, bu kırmızı tırtıl sineği (*Adejeania vexatrix*), geniş açılı görüş sağlayan ve hızlı hareketleri çabucak fark eden çok iyi gelişmiş bileşik gözlere sahiptir.



Hymenoptera (125.000 tür)

Karıncaları, arıları ve yaban arılarını içeren Hymenoptera üyeleri, oldukça sosyal böceklerdir. İki çift zarsı kanatlara, hareketli başa, çiğneyici ya da emici ağız parçalarına sahiptir. Birçok türün dişi bireyleri, posteriyör kısmında iğneye sahiptir. Bu Avrupa eşekarısı (*Polistes dominulus*) gibi pek çok tür, yuva yapar.

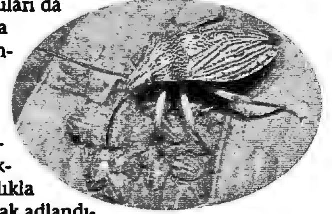


Lepidoptera (120.000 tür)

Kelebekler ve güveler, pullarla kaplı iki çift kanada sahiptir. Beslenmek için, kolibri güve kelebeğinin (*Macroglossum stellatarum*) bu fotoğrafında görüldüğü gibi hortumunu çözerek uzatır. Bu kelebek ismini, çiçekten beslenirken havada sallanıp durabilme yeteneğinden almıştır. Çoğu kelebek nektar üzerinden beslenir; fakat bazı türler, hayvanların kanı ya da gözyaşı gibi diğer maddeler üzerinde beslenir.

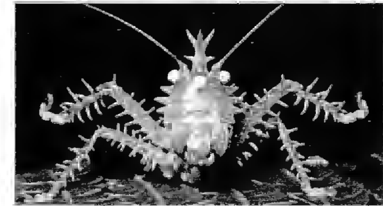
Tam olmayan başkalaşım

Hemiptera (85.000 tür)



Gerçek tahtakuruları da denen Hemiptera üyeleri, yatak tahtakurularını, süneleri ve yırtıcı tahtakurularını kapsar. (Diğer takımlardaki böcekler, bazen yanlışlıkla tahtakurusu olarak adlandırılır). Hemiptera üyeleri, bir çifti kısmen derimsi ve diğer çifti zarsı olan iki çift kanada sahiptir. Delici ve emici ağız parçalarına sahiptirler ve tam olmayan başkalaşım geçirirler; ergin bireyin bu görüntüsünde görüldüğü gibi süneler, yavrularını (nimflerini) korurlar.

Orthoptera (13.000 tür)



Çekirgeler, cırcırböcekleri ve onların akrabaları, çoğunlukla herbivordur. Sıçramaya uyum sağlamak üzere büyük araka bacaklara sahiptirler, iki çift kanatları (bir çifti derimsi, bir çifti zarsı) ve ısırıcı ya da çiğneyici ağız parçaları vardır. İsmi mızraklı çekirge (*Cophiphora* sp.) olan bu hayvan, korkutucu gösteri yapmaya mükemmel uyum yapmış yüze ve bacaklara sahiptir. Erkek çekirgeler, yaygın olarak, arka bacaklar üzerindeki kabartılar gibi vücut kısımlarını birbirlerine sürtmek suretiyle kur yapma sesi çıkartırlar.

Böcekler gibi oldukça kalabalık, çeşitli ve geniş yayılış gösteren hayvanlar, insanları da içine alan diğer tüm karasal organizmaların yaşamını etkileyerek sınırlandırır. Böcekler çok fazla miktarda bitkisel madde tüketirler, predatör, parazit ve ayrıştırıcı olarak anahtar rol oynarlar; kertenkeleler, kemirgenler ve kuşlar gibi daha büyük hayvanlar için vazgeçilmez besin kaynağı oluştururlar. İnsanlar, bal arılarına, sineklere ve meyve bahçelerimizdeki ve ürünlerimizi oluşturan bitkilerin tozlaşmasını sağlayan diğer birçok böceğe bağımlıyız. Ayrıca, dünyanın pek çok yerindeki insanlar, önemli protein kaynağı olarak böcekleri yemektedir. Diğer taraftan, böcekler, Afrika uyku hastalığı (*Trypanosoma* taşıyan çeçe sinekleriyle yayılır; bakınız Şekil 28.6) ve sıtma (*Plasmodium* taşıyan sivrisinekler tarafından yayılır; bakınız Şekil 28.10) gibi hastalıkları içine alan birçok hastalığın taşıyıcısıdır.

Ayrıca böcekler, yiyecek için insanla rekabet ederler. Örneğin, Afrika'nın bazı bölgelerinde, böcekler, ürünün %75'lik kısmını elde ederler. Amerika Birleşik Devletleri'nde çiftçiler ürün kayıplarını en aza indirgemek için her yıl milyarlarca dolarlık pestisit kullanırlar; pestisitler, ürünler üzerine yoğun dozlarda püskürtülen, icat edilmiş en öldürücü zehirlerdir. Böceklerin ve böceklerin eklembacaklı akrabalarının üstünlüğüne meydan okuma ile ilgili insanoğlunun vermiş olduğu savaş, henüz galibiyetle sonuçlanmamıştır. Cornell Üniversitesi'nden Thomas Eisner'in belirttiği gibi: "Böcekler, Dünyayı miras olarak almayacaktır. Onlar şu anda ona sahiptir. Onun için biz, kiracı olarak onlarla barış içinde yaşamalıyız."

Crustacea (Kabuklular)

Böcekler ve Arachnida grubu karasal ortamlarda yayılırken kabuklular, denizel ve tatlısu ortamlarında kalmışlardır. Kabuklular (altşube Crustacea), tipik olarak oldukça özelleşmiş üyelere sahiptir. Örneğin, ıstakozlar ve kerevitler, 19 çift üyeye sahiptir (bakınız Şekil 33.30). Kabuklular, en önde yer alan iki çift antenle sahip olan yegane eklembacaklılardır. Üyelerin üç çifti ya da daha fazlası, sert mandibleleri de içeren ağız parçaları şeklinde değişikliğe uğramıştır. Yürüme bacakları, thoraks (göğüs) kısmında yer alır ve böceklerin aksine kabuklular, abdomen (karın) kısmında da üye taşır. Kaybedilen bir üye, bir sonraki deri değişiminde yeniden meydana getirilebilir.

Küçük vücutlu kabuklular, gaz değişimini, kütikülün ince kısımlarından gerçekleştirebilir; fakat, daha büyük türler solungaca sahiptir. Azotlu atıklar da difüzyonla kütikülün ince kısımlarından dışarıya atılır; fakat, bir çift bez, hemolenfin tuz dengesini ayarlar.

Çoğu kabukluda, eşeyler ayrıdır. Istakozlarda ve kerevitlerde, erkek birey, çiftleşme sırasında dişinin üreme deliğine sperm aktarmak için özelleşmiş bir çift üye kullanır. Sucul kabukluların çoğu, bir ya da daha fazla sayıda, yüzücü larval evre geçirir.

Kabukluların en büyük gruplarından biri olan (yaklaşık 11.000 türe sahip) **İsopoda**, karasal, tatlısu ve denizel türlere sahiptir. Bazıları, derin okyanusların zemininde çok sayıda bireyle temsil edilir. Karasal İsopoda üyeleri arasında tespihböcekleri yer alır; tespihböcekleri, nemli kütüklerin ve yaprakların altında yaygın olarak bulunur.

Istakozlar, kerevitler, yengeçler ve karidesler **Decapoda** adı verilen gruba aittirler ve nispeten iri vücuda sahiptirler (**Şekil 33.39a**). Decapoda üyelerinin dış iskeleti, kalsiyum karbonat ile sertleştirilmiştir; sefalothoraksın dorsal tarafını örten kısım, karapas adı verilen bir zırh meydana getirir. Decapoda mensuplarının çoğu denizeldir. Bununla birlikte kerevitler tatlısularda ve bazı tropikal yengeçler karada yaşarlar.

Küçük vücutlu kabuklular, denizel ve tatlısu plankton komünitelerinin önemli üyeleridir. Planktonik kabuklular, **Copepoda**'nın birçok türünü içeriri; kopepotlar, tüm hayvanlar içerisinde, en fazla bireyle temsil edilen gruplar arasında yer alır. Bazı kopepotlar, algler üzerinden beslenir; bazıları predatör olup diğer küçük hayvanları (daha küçük kopepotlar dahil!) yerler. Kopepodlar, yoğunluk bakımından karidese benzeyen krill ile rekabet eder; kriller 5 cm uzunluğa kadar büyüyebilir (**Şekil 33.39b**). Balen balinalarının (mavi balinalar, kambur sırtlı balinalar ve sağ balinalar) temel besin kaynağı olan krill, günümüzde insanlar tarafından büyük miktarlarda avlanarak besin ve zirai gübre üretiminde kullanılmaktadır. Birçok iri vücutlu kabuklunun larvaları da planktoniktir.

Birkaç parazitik tür dışında kaz boyunlu midyeler, kütikülleri kalsiyum karbonatla sertleştirilerek midye kabu-



(a) Hayalet yengeçler, dünya genelinde kumlu okyanus sahillerinde yaşarlar. Esasen gececildirler (nokturnal); gündüzlerini kazmış oldukları delikler içine sığınarak geçirirler.



(b) Krill olarak bilinen ve bazı balinalar tarafından büyük miktarlarda tüketilen planktonik Crustacea üyesi.



(c) Bu kaz midyelerinin kabuklarından dışarıya doğru uzatılan eklemli üyeleri, su içerisindeki organizmaları ve organik molekülleri yakalar.

▲ Şekil 33.39 **Kabuklular.**

ğu şeklini almış bir yere bağlı yaşayan kabuklulardır (**Şekil 33.39c**). Bu hayvanlar kendilerini kayalara, tekne gövdelerine, kazıklara ve su altında kalan diğer yüzeylere bağlarlar. Onların doğal yapıştırıcıları, sentetik yapıştırıcılar kadar kuvvetlidir. Bu hayvanlar, üyelerini kabuklarından dışarıya doğru uzatarak sudan besin maddelerini süzerler. Doğa bilimciler, bu hayvanların larvalarının diğer kabukluların larvalarına benzer olduğunu keşfettikleri 1800'lü yıllara kadar kaz boyunlu midyeler, kabuklu olarak tanımlanmamıştı. Bu hayvanlarda, özgün özelliklerin olağanüstü karışımı ve kabuklulardaki homolojilerin bulunması, Charles Darwin'e evrim teorisini geliştirirken ilham vermiştir.

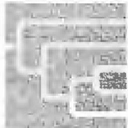
KAVRAM KONTROLÜ 33.4

1. Yuvarlak solucan ve halkalı solucan vücut planı birbirinden nasıl farklıdır?
2. Böceklerin karasal ortamlarda başarılı olmasını sağlayan iki adaptasyonu açıklayınız.
3. Aşağıya ve yukarıya doğru hareket eden memeli çenelerine zıt olarak, eklembacaklıların ağız parçaları yanlara doğru hareket eder. Eklembacaklıların ağız parçalarının kökeni bakımından eklembacaklılardaki bu özelliği açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Geleneksel olarak, halkalı solucanlar ve eklembacaklılar , segmentli vücuda sahip olmaları nedeniyle yakın akraba olarak görülürler. Ancak, DNA sekansı verileri, halkalı solucanların bir kladа (Lophotrochozoa) ve eklembacaklıların başka bir klada (Ecdysozoa) ait olduğuna işaret etmektedir. Geleneksel ve moleküler hipotezler, vücut segmentasyonunu kontrol eden *Hox* genlerinin ifade edilmesi çalışılarak test edilebilir mi? (bakınız Kavram 21.6, ss. 488-493)? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 33.5

Derisidikenliler ve kordalılar, deuterostomdur



Denizyıldızlarının, denizkestanelerinin ve diğer derisidikenlilerin (şube Echinodermata), ilk bakışta, omurgalılarla (omurgası olan hayvanlar) ve Chordata şubesinin diğer üyeleriyle çok az ortak yanları olduğu sanılır. Ancak, DNA kanıtları, derisidikenlilerin ve kordalıların yakından akraba olduklarına ve her iki şubenin de bilateral simetrili hayvanların Deuterostomia kladına ait olduğuna işaret etmektedir. Derisidikenliler ve kordalılar, aynı zamanda, anüsün blastopordan gelişmesi ve radiyal segmentasyon gibi deuterostom gelişimin karakteristik özelliklerini paylaşırlar (bakınız Şekil 32.9). Bununla birlikte, Bölüm 32'de tartışıldığı gibi, üyeleri deuterostom gelişim özelliklerine sahip bazı hayvan şubeleri – Ectoprocta ve Brachiopoda- Deuterostomia kladına ait değildir. Bu nedenle, ismine rağmen, Deuterostomia kladı, gelişimsel benzerliklere göre değil, esas olarak DNA benzerliklerine göre tanımlanmıştır.

Derisidikenliler

Denizyıldızları ve **Echinodermata** (Yunancada *echin* dikenli, ve *derma*, deri demek) şubesine ait diğer hayvanların çoğu, sesil ya da yavaş hareket eden denizel hayvanlardır. İnce epidermis, sert kalker plakalardan meydana gelen iç iskeleti örter. Derisidikenlilerin çoğu, iskelete ait şişkinliklere ve dikenlere sahiptir. Derisidikenlilere özgü olan **su-damar sistemi**, **tüp ayak** denen uzantılara dallanan ve içinde sıvı bulunan kanal ağından oluşmuştur; tüp ayaklar, harekette, beslenmede ve gaz değişiminde işlev görür (**Şekil 33.40**). Derisidikenlilerin eşeyli üremesi, genellikle, erkek ve dişi bireylerin gametlerini deniz suyuna bırakmasını gerektirir.

Çoğu derisidikenlilerin ergin bireylerinin iç ve dış kısımları, bir merkezden çıkarak ışınsal olarak dağılım gösterir; genellikle beş ışınlı simetri vardır. Ancak, Derisidikenlilerin larvaları bilateral simetriye sahiptir. Ayrıca, ergin derisidikenlilerin simetrileri, gerçek ışınsal simetri değildir. Örneğin, bir denizyıldızının su-damar sisteminin açıklığı (madreporit) merkezde değil, denizyıldızının bir tarafına doğru kaymıştır.

Yaşayan derisidikenliler, beş klada bölünmüştür.

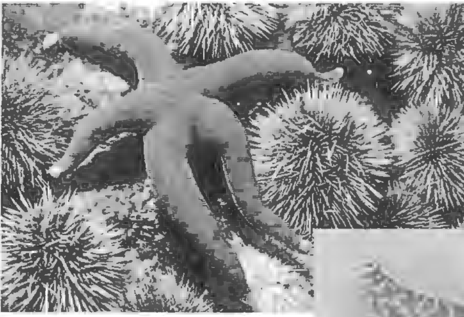
Asteroidea: Denizyıldızları ve Denizpapatyaları

Denizyıldızları, merkezi diskten çıkarak ışınsal olarak uzanan kollara sahiptir; kolların alt yüzeyi, tüp ayakları taşır. Kas faaliyeti ve kimyasal etkileşimlerin kombinasyonu ile tüp ayaklar substrata tutunabilir ya da ayrılabilir. Denizyıldızları, kayalara sıkıca tutunur ya da yüzeyde yavaşça sürünür; sürünme sırasında tüp ayaklarını uzatarak zemini kavrar, bırakır, uzatır, tekrar kavrar. Tüp ayaklar, emme vantuzunu andıran yassılaşmış disklere sahiptir; zemine sıkıca tutunma işlemi vantuzdan değil yapışkan kimyasallardan kaynaklanmaktadır (bakınız Şekil 33.40).

Denizyıldızları tüp ayaklarını, midye ve istiridye gibi avları yakalamada da kullanır. Denizyıldızı kollarıyla, kabuğu kapalı durumdaki midyeyi kavrayarak tüp ayaklarıyla midyeye sıkıca tutunur. Daha sonra denizyıldızı, midesinin içini dışına döndürerek ağızdan dışarıya çıkarır ve midyenin kabukları arasındaki dar aralığa yerleştirir. Denizyıldızının sindirim sistemi, özsu salgılayarak yumuşakçanın kendi kabuğu içerisindeki yumuşak vücudunu sindirmeye başlar. Mide, daha sonra, denizyıldızının vücudu içerisine geri çekilir ve yumuşakçanın (sıvılaştırılmış) vücudunun sindirim işlemi tamamlanır. Denizyıldızının, bu şekilde, sindirim işlemini vücut dışında gerçekleştirmesi kendisine, ağızdan geçemeyecek kadar büyük olan midyeleri ve diğer türleri besin olarak tüketme yeteneği vermektedir.

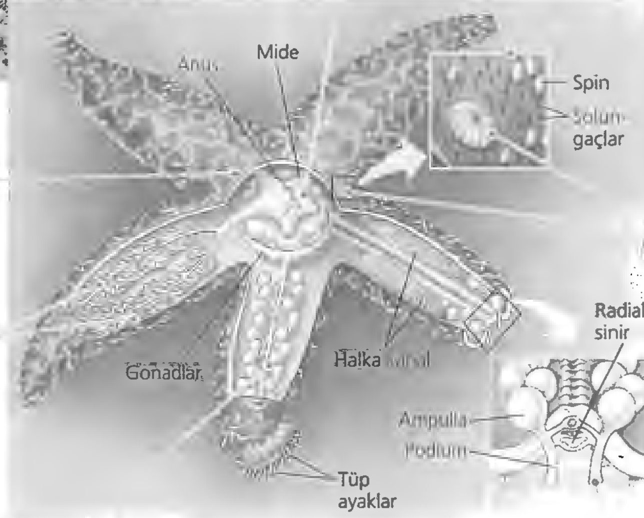
Denizyıldızları ve diğer bazı derisidikenliler, önemli rejenerasyon yeteneğine sahiptirler. Denizyıldızları, kaybedilen kollarını yenileyebilirler; hatta bir cinsin üyeleri, bağlı olduğu merkezi disk kısmını almak kaydıyla tek bir koldan, tüm vücudu yeniden oluşturabilmektedir.

Denizyıldızlarının ait olduğu Asteroidea kladı, *Denizpapatyaları* denen ve vücutlarında kolları olmayan küçük bir grubu da içerir. 1986 yılında keşfedilen denizpapatyalarının sadece üç türü bilinmektedir; bu türlerin hepsi su altında kalmış olan odunlar üzerinde yaşarlar. Bir denizpapatyasının vücudu, tipik olarak disk şeklindedir; beşli organizasyona sahiptir ve çapları santimetreden daha küçüktür (**Şekil 33.41**). Vücudun kenarı, küçük dikenlerle çevrilmiştir. Denizpapatyaları, vücutlarını çevreleyen zardan besinlerini absorblarlar.



Kısa bir sindirim kanalı, merkezi diskin altındaki ağızdan diskin üstündeki anüse uzanır.

Denizyıldızının yüzeyi, avcılara karşı savunmaya yardım eden spinlerle örtülüdür; aynı zamanda burada yer alan küçük solungaçlar, gaz değişimini gerçekleştirir.



Merkezi disk. Merkezi disk, bir sinir halkasına ve halkadan çıkıp kollara doğru ışınsal olarak uzanan sinir şeritlerine sahiptir.

Sindirim bezleri sindirim sıvılarını salgılar ve besinlerin emilmesine ve depolanmasına yardım eder.

Madreporit. Su damar sistemine madreporit aracılığıyla çevredeki suyun giriş çıkışı sağlanabilir.

Radiyal kanal. Su damar sistemi, merkezi diskteki halka kanal ve beş tane radiyal kanaldan oluşmuştur; radiyal kanalların her biri, kolun tüm uzunluğu boyunca yer alan oluk içerisinde uzanır. Her radiyal kanaldan dallanmalarla, kas yapısında içi boş yüzlerce tüp ayak oluşmuştur. Tüp ayakların içerisi sıvı ile doludur.

Her bir tüp ayak, ampul şeklinde bir ampulla ve podium (ayak kısmı) denen kısımlardan oluşmuştur. Ampulla sıkıştırıldığında su podium içerisine girmeye zorlanır; ayak uzar ve substrata temas eder. Daha sonra ayağın bazal kısmından yapışkan kimyasallar salgılanarak ayağı zemine tutundurur. Tüp ayakları yapıştığı yerden ayırmak için, ayrılmayı sağlayan kimyasallar salgılanır ve podiumdaki kaslar kasılarak suyun tekrar geriye ampulla içerisine girmesi için zorlar ve podium kısalır. Denizyıldızı hareket ettiğinde, zemin üzerinde yapışkan materyalden oluşmuş gözlemlenebilir nitelikte "ayak izi" bırakır.

▲ **Şekil 33.40 Bir derisidikenli olan denizyıldızının anatomisi.**

► **Şekil 33.41 Denizpapatyası (klad Asteroidea)**

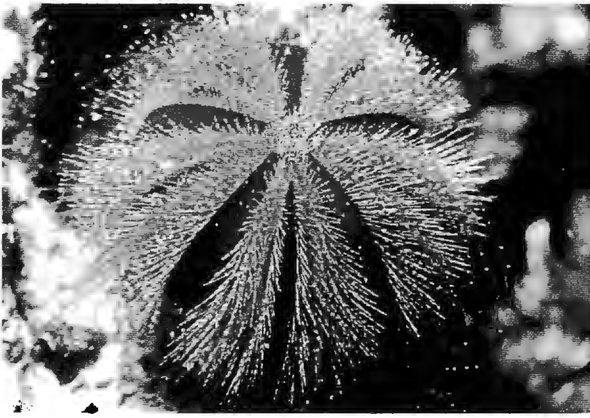


Ophiuroidea: Yılanyıldızları

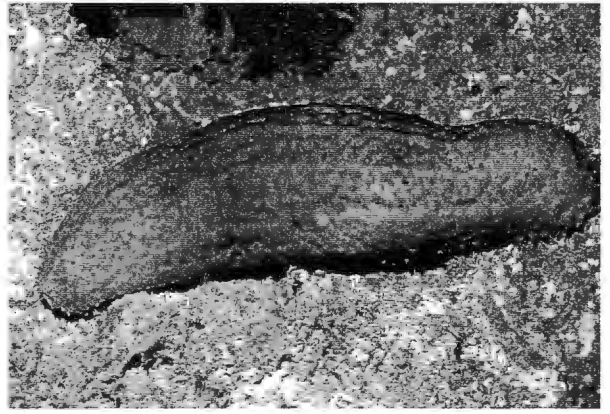
Yılanyıldızları, çok belirgin merkezi bir diske ve uzun, esnek kollara sahiptir (**Şekil 33.42**). Yılanyıldızları, esas olarak, kollarının yılan benzeri kıvrılma hareketiyle hareket eder. Yılanyıldızlarının tüp ayakları, denizyıldızlarının tüp ayaklarında bulunan yassılaşmış diskten yoksundur; fakat, yapışkan madde salgılarlar. Bu nedenle, denizyıldızları ve diğer derisidikenliler gibi yılanyıldızları da tüp ayaklarını zemine tutunmada kullanabilirler. Bazı türler, süspansiyonla beslenir; bazıları da predatördür ya da leş yiyicidir.



▲ **Şekil 33.42 Yılanyıldızı (klad Ophiuroidea).**



▲ **Şekil 33.43 Denizkestanesi (klad Echinoidea).**



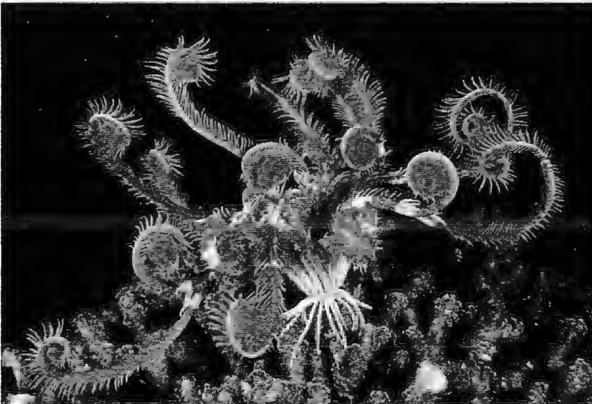
▲ **Şekil 33.45 Denizhıyarı (klad Holothuroidea).**

Echinoidea: Denizkestaneleri ve Kumdolarları

Denizkestanelerinin ve kumdolarlarının kolları yoktur; fakat, yavaş hareketlerinde işlev gören, beş sıra halinde dizilmiş tüp ayakları vardır. Denizkestaneleri, korumaya ve harekete yardımcı olan uzun dikenlerini hareket ettiren kaslara da sahiptir (**Şekil 33.43**). Denizkestanesinin ağzı, denizlerdeki yosunları yemeye uyum sağlamış oldukça kompleks, çene benzeri yapılarla çevrilmiştir. Denizkestanelerinin vücudu hemen hemen küre şeklindedir; oysa, kumdolarlarının vücudu yassı disk şeklindedir.

Crinoidea: Denizzambakları ve Tüyyıldızlar

Denizzambakları, bir sap aracılığı ile zemine tutunarak yaşarlar; tüyyıldızlar ise, uzun ve esnek kollarını kullanmak suretiyle sürünerek hareket eder. Her iki grup da süspansiyonla beslenirken kollarını kullanırlar. Yukarıya doğru bakan ağzın etrafında halka şeklinde dizilmiş olan kollar, substrattan uzaktır (**Şekil 33.44**). Crinoidea, eski bir grup olup evrimsel olarak pek fazla değişim geçirmemiştir; 500 milyon yıllık fosil denizzambakları, kladın günümüzde yaşayan üyelerine son derece benzerdir.



▲ **Şekil 33.44 Tüyyıldız (klad Crinoidea).**

Holothuroidea: Denizhıyarları

Dikkatli bir inceleme yapılmazsa, denizhıyarlarının diğer derisidikenlilere çok fazla benzerlik göstermediği sonucuna varılır. Denizhıyarları diken taşımaz ve iç iskeletleri oldukça fazla indirgenmiştir. Denizhıyarlarının vücudu, ağız-anüs ekseni boyunca uzayarak kendilerini isimlendiren vücut biçimini almıştır; ayrıca bu vücut şekli, denizhıyarlarının, denizyıldızları ve denizkestaneleri ile olan akrabalık ilişkilerini maskelemiştir (**Şekil 33.45**). Bununla birlikte, yakın bir inceleme, derisidikenlilerde bulunan su-damar sisteminin ve beş sıra halinde dizilmiş tüp ayakların denizhıyarlarında da varlığını ortaya koyar. Ağzın etrafında yer alan tüp ayakların bazıları, beslenmede işlev gören tentaküllere gelişmiştir.

Kordalılar

Chordata şubesi, omurgasızlara ait iki altşube ile Myxini ve omurgalı hayvanlardan oluşmuştur. Kordalılar, segmentli vücuda sahip bilateral simetrili sölomlu hayvanlardır. Derisidikenliler ve kordalılar arasındaki yakın akrabalık ilişkisinin olması, bir şubenin diğerinden evrimleşmiş olduğu demek değildir. Gerçekte, derisidikenliler ve kordalılar, 500 milyon yıl önce birbirlerinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Biz Bölüm 34'de, omurgalı hayvanların geçmişi üzerine odaklanarak, kordalıların filogenisini izleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 33.5

1. Denizyıldızının tüp ayakları, substrata nasıl tutunur?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir böcek türü olan *Drosophila melanogaster* ve bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans* belirgin model organizmalardır. İnsan ve diğer omurgalılar hakkında çıkarımlar yapmak için bu türler en uygun omurgasızlar mıdır? Açıklayınız.
3 **BAĞLANTI KUR** Derisidikenlilerin çeşitliliği ve özelliklerinin, yaşam birliğini, canlı çeşitliliğini ve organizmalar ile çevreleri arasındaki eşleşmeyi nasıl resmettiğini açıklayınız (bakınız Kavram 22.2, ss.455-460).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

Aşağıda yer alan tablo, bu bölümde incelenmiş olan hayvan gruplarını özetlemektedir.

Seçilmiş hayvan Şubeleri

Anahtar Kavram	Klad	Şube	Tanımlamalar
Kavram 33.1 Süngerler, filogenetik ağacın kaidesinde yer alan, gerçek dokudan yoksun hayvanlardır (ss. 670-671) ? *Doku ve organlar olmadığına göre, süngerler gaz değişimini, besinlerin taşınmasını ve atıkların atılmasını nasıl başarmaktadır?*	Metazoa	Porifera (süngerler)	Gerçek doku yok; koanositlere (bakterileri ve diğer küçük besin partiküllerini sindiren yakalı-kamçılı hücreler) sahipler
Kavram 33.2 Cnidaria, eumetazoanın en eski şubesidir (ss. 671-673) ? *Cnidaria üyelerinin vücut planını ve vücut planındaki iki ana varyasyonu açıklayınız.*	Metazoa, Eumetazoa	Cnidaria (hidralar, denizanaları, denizşakayıkları, mercanlar)	Özelleşmiş hücreler (knidositler) içerisinde iğneleyici özgün yapıların (nematositler) bulunması; diploblastik; ışınsal simetrik; gastrovaskuler boşluk (tek açıklıklı sindirim odacığı)
Kavram 33.3 Moleküler verilere dayanılarak tanımlanmış bir klad olan Lophotrochozoa, hayvan vücut şekli bakımından en fazla çeşitliliğe sahiptir (ss. 674-683) ? *Lophotrochozoa kladı, üyelerinin tümü tarafından paylaşılan özgün morfolojik özellikler tarafından mı biraraya getirilmiştir? Açıklayınız.*	Metazoa, Eumetazoa, Bilateria, Lophotrochozoa	Platyhelminthes (yassısolucanlar)	Dorsoventral olarak yassılmış, segmentsiz asölomatlar; gastrovaskuler boşluk ya da sindirim kanalı yok
		Rotifera (rotiferler)	Sindirim kanalına sahip (ağzı ve anüsü olan sindirim kanalı) pseudosölomlular; farinkste çeneler (trofi) var; baş kısmında silli taç var
		Lofoforlular: Ectoprocta, Brachiopoda	Lofoforlu (silli tentaküller taşıyan beslenme yapısı) sölomatlar
		Mollusca (midye, salyangoz, mürekkepbalığı)	Üç ana vücut bölümüne sahip (kaslı ayak, iç kitle, manto) sölomatlar, sölom indirgenmiştir, çoğu kalsiyum karbonattan yapılmış sert kabuğa sahiptir.
		Annelida (halkalı solucanlar)	Segmentli vücut duvarına ve iç organlara (sindirim kanalı segmentsizdir) sahip sölomatlar
Kavram 33.4 Ecdysozoa, tür açısından en zengin hayvan grubudur (ss. 683-692) ? *Yuvarlak solucanların ve eklembacaklıların ekolojik rollerini tanımlayınız.*	Metazoa, Eumetazoa, Bilateria, Ecdysozoa	Nematoda (yuvarlak solucanlar)	İki ucu sivrilmiş, silindirik, segmentsiz vücutlu, pseudosölomatlar; dolaşım sistemi yok; deri değiştirir
		Arthropoda (kabuklular, böcekler, örümcekler)	Vücutları segmenti, üyeleri eklemli sölomatlar; dış iskeletleri, protein ve kitinden yapılmıştır
Kavram 33.5 Derisidikenliler ve kordalılar, deuterostomdur (ss. 683-692) ? *Derisidikenliler ve kordalılar yakından akraba olduklarını ve 500 milyon yıl önce birbirlerinden bağımsız olarak ortaya çıkmış olduklarını okudunuz. Bu ifadelerin her ikisinin de nasıl doğru olabildiğini açıklayınız*	Metazoa, Eumetazoa, Bilateria, Deuterostomia	Echinodermata (denizyıldızları, denizkestaneleri)	Larvaları bilateral simetrik, erginleri beşli ışınsal simetrili sölomatlar, özgün su-damar sistemi, iç iskelet
		Chordata (batrak, tulumlular, omurgalılar)	Notokordlu sölomatlar; dorsal, içi boş sinir kordonu, farinjeal yarıklar; post anal kuyruk (bakınız Bölüm 34)

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Karasal salyangoz, midye ve ahtapot, aşağıdaki özelliklerden hangisini paylaşırlar?
   a. Manto
   b. Radula
   c. Solungaç
   d. Embriyonik torsiyon
   e. Belirgin baş

2. Segmentli vücuda sahip olan hayvanlar ile karakterize edilen şube aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Cnidaria
   b. Platyhelminthes
   c. Porifera
   d. Arthropoda
   e. Mollusca

3. Derisidikenlilerin su-damar sistemi,
   a. vücut hücrelerine besin maddelerini taşıyan dolaşım sistemi olarak işlev görür.
   b. harekette, beslenmede ve gaz değişiminde işlev görür
   c. ergin bireyler ışınsal simetrili anatomiye sahip olsa bile, bilateral organizasyona sahiptir.
   d. süspansiyonla hayvanın beslenebilmesi için hayvanın vücudunda suyu hareket ettirir.
   e. yassı solucanların gastrovasküler boşluğuna analogtur.

4. Şubeler ile ilgili olarak verilen aşağıdaki kombinasyonlardan hangisi *doğru değildir?*
   a. Echinodermata— larva döneminde bilateral simetrik, sölom mevcut
   b. Nematoda—yuvarlak solucanlar, pseudosölomat
   c. Cnidaria—ışınsal simetri, polip ve medüz formları
   d. Platyhelminthes—yassı solucanlar, gastrovasküler boşluk, asölomat
   e. Porifera—gastrovasküler boşluk, sölom mevcut

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

5. Şekil 33.2'de verilen filogenetik ağaca göre, hangi ana klad eumetazoanın en yakın ortak atasından dallanmıştır?
   a. Porifera ve Cnidaria
   b. Lophotrochozoa ve Ecdysozoa
   c. Cnidaria ve Bilateria
   d. Rotifera ve Deuterostomia
   e. Deuterostomia ve Bilateria

6. **BAĞLANTI KUR** Şekil 33.8'de 4.basamakta gösterilmiş olan iki medüzün bir polip kolonisi tarafından üretildiğini varsayınız. Kavram 12.1 (ss.229-230) ve Kavram 13.4'ü (ss.257-260) tekarar gözden geçiriniz, daha sonra da aşağıdaki cümlenin doğru ya da yanlış olup olmadığını değerlendirmek için mitoz ve mayoz konusundaki bilgileriniz kullanınız. Eğer doğru değilse, doğru nedeni sağlayan yanıtı seçiniz.

   İki medüz genetik olarak özdeş olmasına karşın, biri tarafından üretilen sperm, diğeri tarafından üretilen yumurtadan genetik olarak farklı olacaktır.
   a. Y (medüzler genetik olarak özdeştir; fakat özdeş çok gamet vardır)
   b. Y (ne medüzler ne de gametler özdeş değildir)
   c. Y (medüzler özdeş değil; fakat gametler özdeştir)
   d. D

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

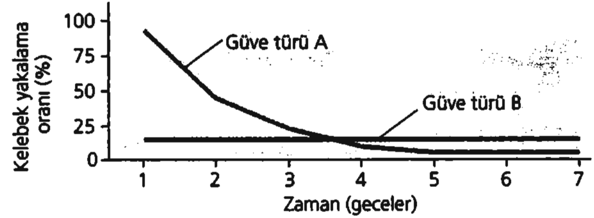
7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   ÇİZİNİZ Bu bölümde ayrıntılı olarak tartışılan bilateral simetrili hayvanların on şubesini içeren Bilateria'nın filogenetik ağacını çiziniz. Şubelere giden her bir dalı, şubenin üyelerinin sölomat (C), pseudosölomat (P) ya da asölomat (A) olup olmadığına bağlı olarak C, P, ya da A harfleriyle işaretleyiniz. Aşağıdaki soruları yanıtlamak için etiketlediğiniz ağacı kullanınız:

   a. Bilateria'nın üç ana kladının her biri için, kladın ortak atasının gerçek söloma sahip olup olmadığı konusunda ne çıkartılabilir?
   b. hayvanlardaki gerçek sölomun varlığı evrim süreci boyunca hangi kapsamda değişmiştir?

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   Yarasalar, ultrasonik sesler çıkarır ve daha sonra bu seslerin geri dönen yankılarını, güveler gibi karanlıkta uçan böceklerin yerini saptamada ve yakalamada kullanır. Yarasa saldırısına yanıt olarak bazı kaplan güveler, kendilerinin ultrasonik tıklama sesini çıkarırlar. Araştırmacılar, kaplan güvesinin tıklama sesinin, ya yarasanın sonarını kilitlediğini (1) ya da yarasayı güvenin zehirli kimyasal savunma maddelerine karşı uyardığı (2) şeklinde iki hipotez ileri sürmektedir. Aşağıdaki grafik, zaman içerisinde güvenin yakalanması konusunda yapılan çalışmalarda gözlemlenen iki modeli göstermektedir.



   Bu deneyde kullanılan yarasalar "acemiydi"; yani, çalışmadan daha önce kaplan güvelerini yakalamamıştı. Sonuçlar, hipotez 1'imi, hipotez 2'yi mi yoksa her ikisini de mi destekler? Araştırmacılar neden acemi yarasaları kullanmıştır? Açıklayınız.

9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Yapı ve İşlev Yazacağınız kısa bir denemede (100-150 kelimelik), farklı omurgasız gruplarındaki sindirim kanalının yapısının, bu hayvanların yiyebildikleri organizmaların büyüklüklerini nasıl etkilediklerini yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Ecdysozoa üyeleri

Aktiviteler Omurgasızların Özellikleri • Discovery Channel Video: Omurgasızlar

Sorular Öğrenci yanılgıları • Çoktan Seçmeli Sorular • Okuma Sınavı • Bölüm Sonu

2. eTekst

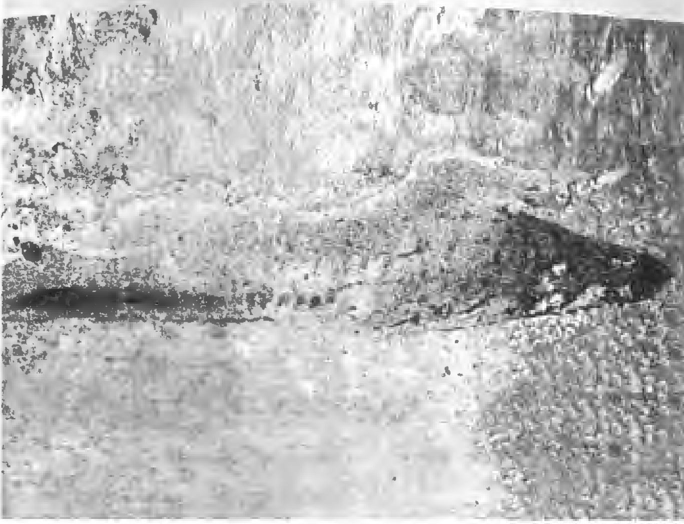
Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme testleri • Toplu testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

34

Omurgalıların Kökeni ve Evrimi



▲ Şekil 34.1 **Bu eski canlının insanlarla akrabalığı nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

GENEL BAKIŞ

Omurganın yarım milyar yılı

Kambriyen periyodunun erken evresinde, yaklaşık 530 milyon yıl önce, omurgasız hayvanlar çok büyük bir çeşitlilikle dünya okyanuslarında yaşam sürüyordu. Predatörler avlarını parçalamak için keskin pençelerini ve çenelerini kullanıyordu. Birçok hayvan koruyucu diken ya da zırha sahip olmasının yanı sıra sudan besinlerini süzerek almaya uyum sağlamış ağız parçalarına sahipti. Organik madde ile beslenen solucanlar dipteki çamur üzerinde sürünüyordu. Bu telaş arasında, suda kayarak hareket eden 3 cm uzunluğundaki narin yaratıkları gözden kaçırmak kolay olurdu: *Myllokunmingia fengjiaoa* (**Şekil 34.1**). Bu çok eski türün zırhı ve üyeleri olmamasına karşın, yüzen, yürüyen, sürünen ya da uçan en başarılı hayvan gruplarından bir tanesiyle yakından ilişkiliydi: isimlerini omurgadan alan **omurgalılarda**, bir seri kemik, omurga sütununu ya da sırt kemiğini oluşturur.

Omurgalılar 150 milyon yıldan daha fazla bir süre okyanuslarla sınırlı kaldılar; fakat yaklaşık 365 milyon yıl önce omurgalıların bir soy hattında üyelerin ortaya çıkması, bu hayvanların karalara yerleşmesinde rol oynadı. Onlar burada, amfibiler, sürüngenler (kuşları da içerir) ve memeliler olarak çeşitlendiler.

Omurgalıların yaklaşık olarak 52000 türü vardır, dünyada yaşayan yaklaşık 1 milyon böcek türü ile karşılaştırıldığında bu sayının oransal olarak az olduğu söylenebilir. Fakat omurgalılar tür çeşitliliğindeki eksikliklerini *telafi etmek* için, vücut kütlesi gibi özelliklerinde çok büyük değişiklik sergilerler. Omurgalılar, şimdiye kadar karada yürüyen en ağır hayvanları içermektedir; bitkiyle beslenen dinozorlar, 40.000 kg (13 tane kamyonetten daha ağır) kadar vücut ağırlığına sahipti. Omurgalılar, aynı zamanda, dünya üzerinde yaşamakta olan ağırlığı 100.000 kg olan mavi balinaları da içerirler. Bu spektrumun diğer ucunda ise 2004 yılında keşfedilmiş olan 8.4 mm uzunluktaki bir balık türü yer alır; bunun kütlesi, mavi balinadan 100 milyar kez daha küçüktür.

Bu bölümde omurgasız atalardan omurgalıların türeyişi ile ilgili mevcut hipotezleri öğreneceksiniz. Omurgalıların vücut planının evrimini, notokortdan başa kadar iskeletin mineralize olmasında izleyeceğiz. Omurgalıların büyük grupları ile (yaşayanlar ve soyu tükenenlerin her ikisi de) kendi türümüzün evrimsel öyküsünü de inceleyeceğiz.

KAVRAM 34.1

Kordalılar bir notokord ve içi boş bir dorsal sinir kordonuna sahiptir

Omurgalılar Chordata şubesinin üyeleridir. **Kordalılar**, bilateral simetrili hayvanlardır ve Bilateria içerisinde yer alırlar; onlar Deuterostomia olarak bilinen hayvanların kladına aittirler (bakınız Bölüm 32). Omurgalılardan başka en iyi bilinen Deuterostomia üyeleri derisidikenlilerdir, bu grup denizyıldızlarını ve denizkestanelerini içerir. Bununla birlik-

ATASAL DEUTEROSTOMİA
Notokord
Kordalıların ortak atası
Baş
Omurga Kolonu
Çeneler, mineralize olmuş iskelet
Akciğerler ve akciğerden türetilmişler
Lob şeklinde yüzgeç
Parmaklı üyeler
Amniyotik yumurta
Süt

Echinodermata (kordalıların kardeş grubu)
Cephalochordata (batraklar, amfiyoksuslar)
Urochordata (tunikatlar)
Myxini (Myxinidea üyeleri)
Petromyzontida (Petromyzontidea üyeleri)
Chondrichthyes (köpek balıkları, vatozlar, kedi balıkları)
Actinopterygii (ışın-yüzgeçli balıklar)
Actinistia (coelacanth)
Dipnoi (akciğerli balıklar)
Amphibia (kurbağalar, semenderler)
Reptilia (kaplumbağalar, yılanlar, timsahlar, kuşlar)
Mammalia (memeliler)

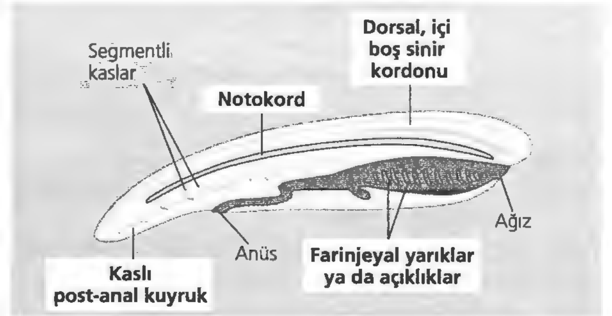
Kordalılar
Kafataslılar
Omurgalılar
Çeneliler
Kemikli balıklar
Lob-yüzgeçliler
Tetrapoda
Amniyota

▲ **Şekil 34.2 Günümüzde yaşayan kordalıların filogenisi.** Bu filogenetik hipotez, kordalıların ana kladları ile diğer ana deuterostom kladı olan Echinodermata arasındaki ilişkiyi göstermektedir (Bölüm 33'e bakınız). Kladların ayrımı için, türemiş özelliklerden bazıları listelenmiştir; örneğin tüm kordalılar, yalnızca notokorda sahip kordalılar.

te **Şekil 34.2**'de gösterilmiş olan Cephalochordata ve Urochordata adı verilen Deuterostomia'ya ait iki omurgasız grup, diğer omurgasızlardan ziyade omurgalılara daha yakından akrabadır. Myxini ve omurgalılar, birlikte, kordalıları oluşturur.

Kordalıların Türemiş Karakterleri

Birçok tür bu özelliklerden bazılarına sadece embriyonik gelişimleri sırasında sahip olsa da kordalıların tümü bir seri türemiş karakteri paylaşır. **Şekil 34.3**'de kordalıların dört anahtar karakteri resmedilmiştir: notokord; içi boş dorsal bir sinir kordonu, farinjeyal yarıklar; ve kaslı post-anal bir kuyruk.



▲ **Şekil 34.3 Kordalıların özellikleri.** Bütün kordalılar gelişimlerinin aynı noktasında, yapısal olarak vurgulanan ayırt edici dört özelliğe sahiptir.

Notokord

Kordalılar, isimlerini bir iskelet yapısı olan bir notokorttan alır; notokord, tüm kordalıların embriyosunda ve bazı ergin kordalılarda bulunur. **Notokord**, sindirim borusu ve sinir kordonu arasında konumlanmış olan uzunlamasına esnek bir çubuktur. Bu yapı oldukça sert bir bağ doku ile çevrelenen içi sıvı dolu büyük hücrelerden oluşmuştur. Notokord çoğu kez bir kordalının uzunluğu boyunca uzanarak iskelet gibi destek sağlar; ve bir larva ya da erginde kalıntı şeklinde bulunabilir ve onlara bir katılık sağlar; fakat esnek yapısıyla yüzme sırasında kaslara dayanak olarak işlev görebilir. Çoğu omurgalıda, atasal notokordun etrafında daha kompleks olan eklemli bir iskelet gelişir; ve ergin bireylerde embriyo-

nik notokordun sadece kalıntıları bulunur. İnsanlarda notokord indirgenmiştir ve omurların arasına sıkıştırılmış olan jelatinimsi disklerin bir parçasını oluşturur.

Dorsal, İçi Boş Sinir Kordonu

Kordalı embriyosunda sinir kordonu, notokordun dorsal kısmında konumlanacak bir tüpü oluşturmak üzere kıvrılan ektoderm tabakasından gelişir. Bu şekilde meydana gelen içi boş, dorsal sinir kordonu kordalılara özgündür. Diğer hayvan şubeleri, katı sinir kordonlarına sahiptir; ve onlar, çoğunlukla ventral olarak konumlanmıştır. Bir kordalı embriyosunun sinir kordonu, merkezi sinir sistemine gelişir: beyin ve omurilik.

Farinjeyal Aralıklar ya da Yarıklar

Kordalıların sindirim borusu ağızdan anüse kadar uzanır. Ağzın hemen posterior kısmında farinks bulunur. Kordalı embriyolarının tamamında farinksin kenarları boyunca uzanan oluk şeklindeki yapıların ayrılması ile bir seri kese oluşur. Çoğu kordalı vücudunun dışarısına açılan bu oluklar (**farinjeyal yarıklar** olarak bilinir), yarıklara gelişir. **Farinjeyal yarıklar** ağızdan giren suyun sindirim kanalına girmeden vücuttan çıkmasını sağlar. Farinjeyal yarıklar, birçok omurgasız kordalıda olduğu gibi, suda asılı maddelerle-beslenme işlevini görür. Omurgalılarda solungaç yarıkları olarak bilinen (üyelere sahip dört üyeli omurgalılar dışında) bu yarıklar ve onları destekleyen yapılar, gaz değişimi için uyum sağlamışlardır. Tetrapoda üyelerinde farinjeyal aralıklar, yarıklara gelişmez. Bunun yerine, onlar, kulağın kısımlarının ve baş ve boyundaki diğer yapıların gelişiminde önemli rol oynarlar.

Kaslı, Post-Anal Kuyruk

Kuyruk birçok türde embriyonik gelişim sırasında büyük ölçüde indirgenmiş olmasına karşın, kordalılar, anüse doğru posterior olarak uzanan bir kuyruğa sahiptir. Buna zıt olarak kordalı olmayanların çoğu, nerdeyse tüm vücut boyunca uzanan bir sindirim borusuna sahiptir. Kordalıların kuyruğu, iskelet elemanlarını ve kasları içerir; ve kuyruk, birçok sucul türü su içerisinde ileri doğru itmeye yardım eder.

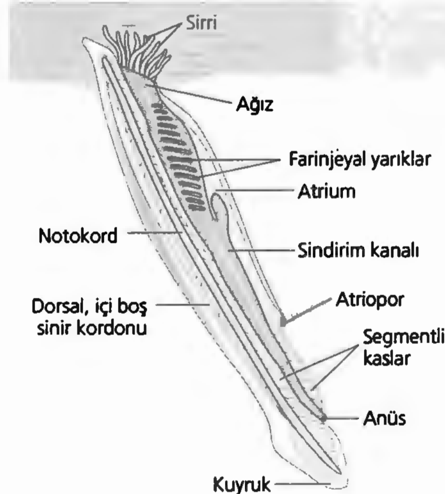
Cephalochordata



Yaşayan kordalıların en temelinde (en erken dallanmış) yer alan bu hayvanlar, **lancelet** (Cephalochordata) ismini bıçak şeklindeki vücut biçimlerinden almıştır (**Şekil 34.4**). Larva evresindeyken batraklar, bir notokord, içi boş dorsal sinir kordonu, çok sayıda farinjeyal yarık ve post anal kuyruk geliştirir. Larvalar, birbirini izleyen yukarı doğru yüzme ve pasif olarak batma hareketleri sırasında su sütunundaki plankton üzerinden beslenirler. Larvalar batarken, yutaklarındaki planktonu ve askıdaki diğer partikülleri yakalar.

Ergin batraklar 6 cm uzunluğa ulaşabilir. Onların koruduğu anahtar kordalı özellikleri, Şekil 34.3'de gösterilen ideal kordalı ile çok yakından benzerlik gösterir. Metamorfozdan sonra ergin batrak, deniz tabanına doğru yüzer; ve vücutlarının sadece anteriyör ucunun son kısmını dışarıda bırakacak şekilde kum içerisine gömülür. Siller, deniz suyunu batrağın ağzı içerisine doğru sürükler. Farinjeyal yarıklar tarafından salgılanan mukus ağ, su yarıklarından geçerken küçük besin parçalarını avlar ve bu yolla yakalanan besinler ince bağırsağa geçer. Farinks ve farinjeyal yarıklar gaz değişiminde çok az rol alırlar, gaz değişimi temel olarak vücut yüzeyi ile gerçekleştirilir.

Batrak, sıklıkla, bulunduğu oyuğu yüzerek terk eder ve yeni bir yere yerleşir. Bu omurgasız kordalılar her ne kadar iyi yüzücü olmasalar da balıkların yüzme mekanizmasının basit bir biçimini sergilerler. Notokordun kenarları boyunca



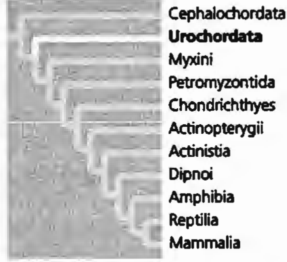


◄ **Şekil 34.4 Bir Cephalochordata, *Branchiostoma* (batrak).** Bu küçük omurgasız, kordalıların dört ana özelliğinin hepsini gösterir. Su ağızdan girer ve farinjeyal yarıklardan bir odacık şeklindeki atrium içerisine geçer; büyük partiküller ağızdan içeri girerken tentakülbenzeri sillerle tutulur. Seri olarak düzenlenmiş segmental kaslar, batrakların dalga benzeri yüzme hareketlerini sağlar.

zikzaklı (<<<<<) şekilde düzenlenmiş olan kasların koordineli bir şekilde kasılması sonucunda notokord bükülür, bir yandan diğer yana dalgalanan vücut ileri doğru itilir. Kasların bu şekilde seri olarak dizilmesi, batraktaki segmentleşmenin bir kanıtıdır. Tüm kordalı embriyolarında kas segmentleri notokordun her bir yanı boyunca dizilmiş olan *somit* denen mezoderm bloklarından gelişir.

Küresel boyutta nadir olarak bulunmalarına karşın, çok az sayıdaki birkaç bölgede (Florida kıyılarındaki Tampa Körfezinde) zaman zaman metrekare başına 5000 bireyden fazla yoğunluğa ulaşırlar.

Urochordata



Eskiden düşünülenin aksine, günümüzde yapılan moleküler çalışmalar, **tunikatların** (Urochordata) Cephalochordata'dan daha çok diğer kordalılar ile yakın akrabalık ilişkisine sahip olduklarını ileri sürmektedir. Tunikatların kordalı karakterleri, birkaç dakika kadar kısa olabilen larva dönemleri sırasında çok belirgindir (**Şekil 34.5a**). Larva, birçok türde, su içerisinde yerleşebileceği uygun yüzeyi araştırırken kuyruk kaslarını ve notokordu kullanır; bu yerleşim olayında, ışığa ve yerçekimine duyarlı hücrelerin aldığı ipuçları larvaya rehberlik eder.

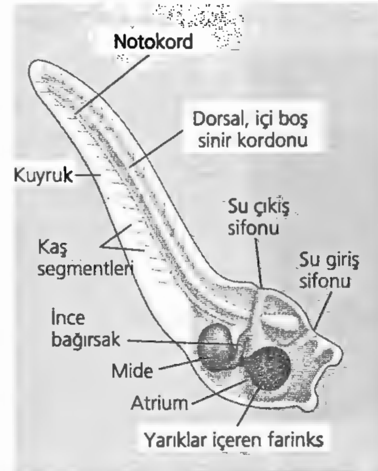
Bir tunikat zemine tutunduğunda kordalı özelliklerinin çoğunu kaybettiği radikal bir metamorfoz geçirir. Kuyruk ve notokord rezorbe edilir; sinir sistemi dejenerasyona uğrar ve kalan organları 90° döner. Ergin evrede bir tunikat, suyu, su giriş sifonundan içeriye çeker, su daha sonra atrium olarak isimlendirilen bir odacık içerisindeki farinjeyal yarıklardan geçer ve su çıkış sifonundan dışarı atılır (**Şekil 34.5b** ve **c**). Mukus bir ağ tarafından su içinden tutulan yiyecek parçaları sillerin yardımı ile yemek borusu iletilir. Anüs, su çıkış sifonuna açılır. Bazı tunikat türlerinin saldırı anında suyu su çıkış sifonundan bir jet gibi fışkırtmaları, onlara gayri resmi olarak "deniz fıskiyeleri" ismini kazandırmıştır.

Tunikatların ergin dönemde kordalı özelliklerini kaybetmesi, tunikat soy hattının diğer omurgalılardan bir dal olarak ayrılmasından sonra meydana gelmiş gibi görünmektedir. Hatta tunikat larvası ileri derecede farklılaşmış görünmektedir. Örneğin tunikatlar, 9 *Hox* genine sahipken bugüne kadar çalışılan diğer tüm kordalılar -en erken türeyen batrakları da içerir-13 *Hox* geninin bir serisini paylaşır. 4 *Hox* geninin kaybı bir tunikat larvasının kordalı vücut planının, diğer kordalılardan farklı bir genetik kontrol seti kullanılarak oluşturulduğuna işaret eder.

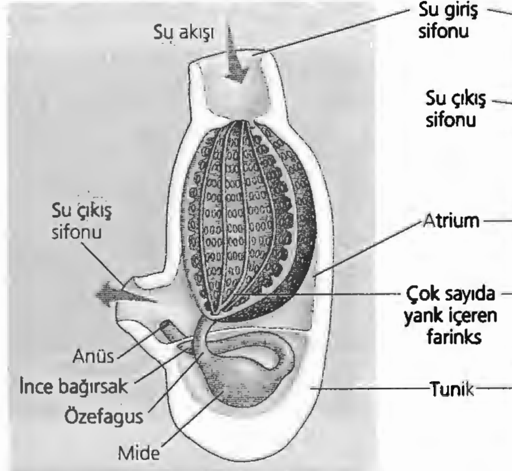
Erken Kordalı Evrimi

Batraklar ve tunikatlar oransal olarak anlaşılması güç hayvanlar olmalarına karşın, yaşam hikâyelerindeki anahtar pozisyonlar, omurgalıların evrimsel kökeni hakkında ipuçları sağlayabilir. Bildiğiniz gibi, örneğin batraklar ergin olarak anahtar kordalı karakterlerini gösterirler ve batrakların soyları kordalı filogenetik ağacının en altından dallanır. Bu bulgular atasal kordalının bir batrak gibi görünüyor olabileceğini destekler; Yani onlar, ön uçlarında bir ağıza, bir notokorda, içi boş dorsal sinir kordonuna, farinjeyal yarıklara ve bir post-anal kuyruğa sahiptirler.

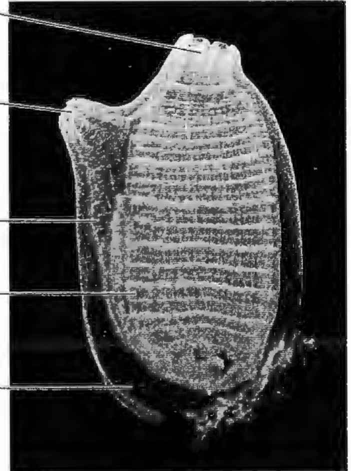
Batraklar üzerinde yapılan araştırmalar kordalı beyninin evrimi hakkında önemli ipuçları ortaya koymuştur. Batraklar, bütünüyle oluşmuş bir beyin yerine, dorsal sinir kordonunun ön kısmının genişlemesi ile oluşmuş bir beyine sahiptir. Fakat omurgalıların ön, orta ve arka beyinlerinin belli başlı bölgelerini organize eden aynı *Hox* genleri, batrakların sinir kordonundaki hücrelerin oluşturduğu bu küçük küme-



(a) Bir tunikat larvası serbest yüzer, fakat beslenmeyen bir "tunikat larvasında" kordalıların dört ana özelliğinin hepsi açıkça görülür.

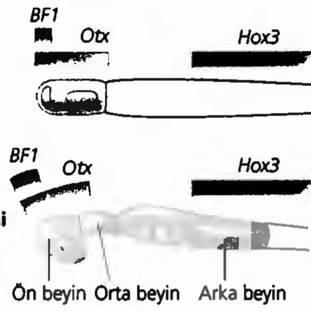


(b) Bir erginde, belirgin olan farinjeyal yarıklar, askıdaki maddelerle beslenmede işlev görür; fakat diğer kordalı özellikler belirgin değildir.



(c) Ergin bir tunikat ya da deniz fıskiyesi, sesil bir hayvandır (fotoğraf yaklaşık olarak kendi-boyutundadır).

▲**Şekil 34.5 Bir tunikat, bir urochordat.**



▲ Şekil 34.6 **Omurgalılar ve batraklarda gelişim genlerinin ifadesi.** *Hox* genleri (*BF1*, *Otx* ve *Hox3* içerir), omurgalı beyninin ana bölgelerinin gelişimini kontrol eder. Bu genler, omurgalılar ve batraklarda, anteriyörden posteriyör bölgelerine aynı sırada ifade edilir. Her bir renkli çubuk, genlerin kontrolünde gelişen beynin üst kısmına konumlandırılmıştır.

BAĞLANTI KUR *Burada ve Şekil 21.18'de gösterilen Hox genleri ve onların evrimi ile ilgili olarak sonuçlar neye neden oldu?*

dekine karşılık gelecek tarzda kendilerini ifade ederler (**Şekil 34.6**). Bu durum, omurgalı beyninin batrakların basit sinir kordonuna benzer atasal bir yapıdan geliştiğine işaret eder.

Tunikatlara gelince, onların genomlarının sekansı tamamıyla çıkartılmıştır ve erken kordalılarda bulunan genlerin tanımlaması için kullanılabilir. Bu yaklaşımı savunan araştırmacılar, atasal kordalıların, tiroit bezi ve kalp gibi omurgalı organlarıyla ilişkili genlere sahip olduklarını ileri sürmüştür. Bu genler, tunikatlarda ve omurgalılarda bulunur; fakat kordası olamayan omurgasızlarda yoktur. Buna zıt olarak tunikatlar, omurgalılarda sinir impulslarının uzun mesafeli iletimiyle ilişkili olan genlerin çoğundan yoksundur. Bu sonuç, genlerin çoğunun erken bir omurgalıda ortaya çıktığını ve omurgalı evrimsel soy hattına özgü olduğuna işaret etmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 34.1

1. Tüm kordalıların yaşamlarının bir noktasında sahip oldukları dört tane türemiş karakteri tanımlayınız.
2. Siz bir kordalısınız, ancak kordalıların türemiş ana karakterlerinin çoğunu kaybetmiş durumdasınız. Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Tunikatlarda ve omurgalılarda bulunan bir genin, batraklarda eksik olduğu varsayalım. Bu omurgalıların en son ortak atasının da bu genlerden yoksun olduğu anlamına gelir mi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 34.2

Craniata üyeleri bir başa sahip olan kordalılardır

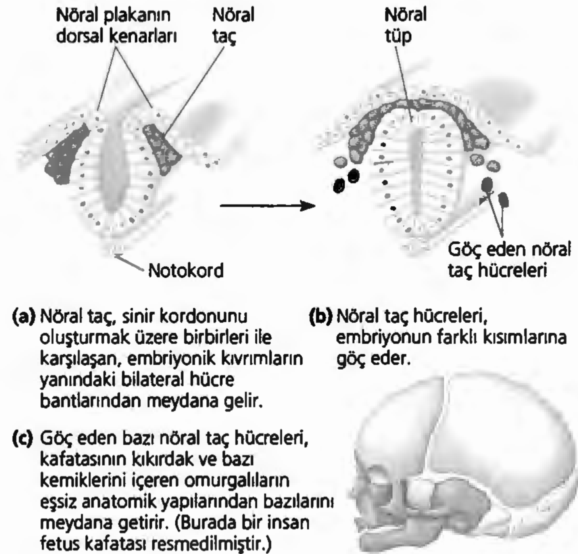
Batrak ve tunikat larvalarında görülen temel vücut planının evrimleşmesinden sonra, kordalı evriminde gerçekleşecek büyük bir geçiş, bir kafanın ortaya çıkması olmuştur. Baş kısmına sahip olan kordalılar **Craniata** (*cranium* kelimesi kafatasından gelir) olarak bilinir. Başın ortaya çıkması -dorsal sinir kordonun anteriyör ucundaki beyin, gözler ve diğer duyu organları ve kafatasından oluşmuş- kordalılara daha karmaşık hareketleri ve beslenme davranışlarını koordine etme yeteneği kazandırmıştır. (Diğer hayvan soy hatlarında baş bölgesinin bağımsız olarak geliştiğine dikkat ediniz, bakınız Bölüm 33).

Craniata Üyelerinin Türemiş Karakterleri

Günümüzde yaşayan Craniata üyeleri, diğer kordalılardan kendilerini ayıran bir dizi türemiş karakteri paylaşır. Gen duplikasyonunun bir sonucu olarak, Craniata üyeleri (kafataslılar) *Hox* genlerinin (batraklar ve tunikatlar sadece bir tanesine sahiptir) iki ya da daha fazla setine sahiptir. Transkripsiyon faktörleri ve sinyal molekülleri üreten genlerin diğer önemli aileleri de Craniata üyelerinde duplike edilir. Duplike edilmiş genlerin sıralamasındaki farklılık ilave genetik karmaşıklığa yol açmıştır. Bu durum, Craniata üyelerinde batraklar ve tunikatlardakinden daha karmaşık morfolojik yapıların gelişmesini mümkün kılmış olabilir.

Craniata üyelerine özgün bir özellik olan **nöral krest (nöral taç)**, bir embriyodaki kapanmış olan nöral tüpün dorsal kenarlarında görülen bir hücreler topluluğudur (**Şekil 34.7**). Nöral taç hücreleri, vücudun her tarafına yayılır ve gittikleri yerlerde aralarında dişlerin, kafatasının bazı kemiklerinin ve kıkırdak parçalarının, yüz bölgesindeki derinin alt tabakasının (dermis), çeşitli tipte sinir hücrelerinin ve gözlerde bulunan duyu kapsülleri ile diğer duyu organlarının yer aldığı çeşitli yapıları oluştururlar.

Sucul Craniata üyelerindeki farinjeyal aralıklar, solungaç yarıklarına gelişirler. Batrakta esas olarak askıdaki besin maddeleriyle beslenme olayında kullanılan farinjeyal yarıkların aksine, kaslar ve sinirler ile ilişki kurmuş olan solungaç



(a) Nöral taç, sinir kordonunu oluşturmak üzere birbirleri ile karşılaşan, embriyonik kıvrımların yanındaki bilateral hücre bantlarından meydana gelir.

(b) Nöral taç hücreleri, embriyonun farklı kısımlarına göç eder.

(c) Göç eden bazı nöral taç hücreleri, kafatasının kıkırdak ve bazı kemiklerini içeren omurgalıların eşsiz anatomik yapılarından bazılarını meydana getirir. (Burada bir insan fetus kafatası resmedilmiştir.)

▲ Şekil 34.7 **Craniata üyelerine özgün bir çok eşsiz özelliğin embriyonik kaynağı olan nöral taç.**

yarıkları, suyun yarıklardan pompalanmasına izin verir. Bu pompalama, besin maddelerinin emilmesine yardımcı olabilir ve gaz alışverişini kolaylaştırır (karasal Craniata üyelerinde, farinjeyal yarıklar daha sonra açıklayacağımız diğer yapılara gelişebilir).

Batraklardan ve tunikatlardan daha aktif olan Craniata üyeleri, aynı zamanda daha yüksek metabolik hıza ve çok daha yoğun bir kas sistemine sahiptir. Sindirim kanalını astarlayan kaslar, besinleri kanal içinde hareket ettirerek sindirime yardım eder. Craniata üyeleri en az iki odacıklı bir kalbin yanı sıra hemoglobin içeren kırmızı kan hücrelerine ve kandaki atıkları temizleyen böbreklere sahiptir.

Craniata'nın Kökeni

Çin'de çalışan paleontologlar, 1990 yılının sonlarında Craniata'ya geçişi ortaya koyan, erken kordalıların büyük bir fosil kaynağını keşfettiler. Bu fosiller, 530 milyon yıl önce birçok hayvan grubunun çeşitlendiği dönem olan Kambriyen patlaması sırasında oluşmuştur (bakınız Bölüm 32).

Fosillerin en ilkeli 3 cm uzunluğundaki *Haikouella*'dır (**Şekil 34.8**). *Haikouella* birçok bakımdan batraklara benzerlik gösteriyordu. Onun batraklara benzeyen ağız yapısı, onların da muhtemelen süzme yoluyla beslenici olduklarına işaret etmektedir. Ancak *Haikouella,* aynı zamanda Craniata'nın bazı karakterlerine de sahipti. Örneğin onlar iyi gelişmiş bir beyne, küçük gözlere ve omurgalı balıklardaki gibi vücut boyunca uzanan kaslara sahiptirler. Onlar farinkslerinde, soy ağacının daha kaidesinde yer alan kordalıların sahip olmadığı solunum solungaçlarına da sahiptirler. Bununla birlikte, *Haikouella*'nın bir kafatasına ya da işitme organına sahip olmayışı, bu özelliklerin kordalı sinir sisteminde ilave yeniliklerle ortaya çıktığına işaret etmektedir. (Dengeyi sağlayan en eski organlar olan "kulaklar" hala insanlar ve günümüzde yaşayan diğer omurgalılarda aynı işlevi gerçekleştirirler.)

Paleontologlar, diğer Kambriyen kayalarında *Myllokunmingia* gibi (bakınız Şekil 34.1) daha ileri-kordalıları buldular. *Haikouella* ile hemen hemen aynı büyüklükte olan *Myllokunmingia,* kulak, göz kapsüllerine ve bu organları çevreleyen kafatası parçalarına sahipti. Paleontologlar, bunlar ve diğer özellikleri temel alarak *Myllokunmingia*'yı gerçek bir Craniata olarak tanımladılar.





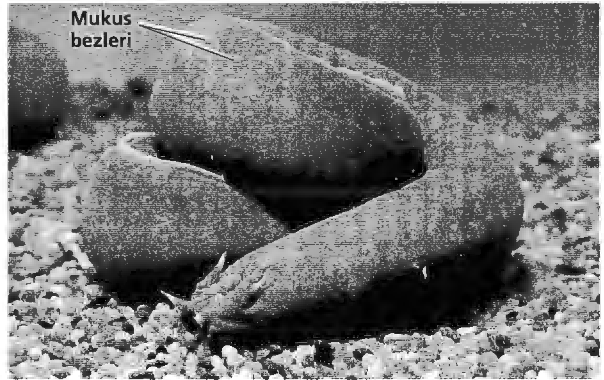
▲ **Şekil 34.8 Bir ilkin (erken) omurgalı fosili.** Güney Çin'de 1999 yılında keşfedilen Haikouella gözlere ve bir beyne sahipti fakat Craniata üyelerinin türemiş bir özelliği olan kafatasından yoksundu. Çizimde görülen renkler hayalidir.

Myxini



Myxini, soyağacında Craniata'nın en kaidesinde yer alan gruptur (**Şekil 34.9**). Myxini sınıfının üyeleri kıkırdaktan yapılmış bir kafatasına sahiptir, fakat onlar çene ve omurgadan yoksundurlar. Erginlerde güçlü ve esnek bir kıkırdak çubuk olarak korunan notokord, segmental kaslara karşı kuvvet uygulayarak yılankavi hareketlerle yüzmeyi sağlar. Myxini üyeleri küçük bir beyne, gözlere, kulaklara ve yutak ile bağlantılı bir burun açıklığına sahiptir. Ağızları keratin proteininden yapılmış diş benzeri oluşumlar içerir.

Myxini sınıfının günümüzde yaşayan 30 türünün tamamı denizeldir. Uzunlukları 60 cm kadar olan bu türlerin çoğu, solucanlar, hasta ve ölmüş balıklarla beslenen dipte yaşayan çöpçülerdir. Bir Myxini üyesinin vücutlarının yanlarında bulunan sıra şeklinde dizili olan salgı bezlerinden bir sıvı salgılanır. Suda absorplanabilen bu sıvı hayvan beslenirken diğer çöpçüleri uzaklaştırabilir (bakınız Şekil 34.9). Bir predatör saldırısına uğradığında, hayvan bir dakikadan daha kısa bir süre içerinde birkaç litre salgı üretebilir. Salgı, saldıran balığın solungaçlarını kaplar, onun geri çekilmesini hatta boğulmasını sağlayabilir. Myxini salgısı üzerinde çalışan biyologlar ve mühendislerden oluşan birçok ekip, boşluk doldurmakta jel gibi davranacak bir salgı üretmeyi umut etmektedir. Örneğin böyle bir jel ameliyatlar sırasında kanamayı azaltmak için kullanılabilir.



▲ **Şekil 34.9 Bir Myxini üyesi.**

KAVRAM KONTROLÜ 34.2

1. Myxini üyeleri tunikatlar ve batraklarda bulunmayan hangi özelliklere sahiptir?
2. Soyu tükenmiş kordalılardan hangisi insanlarla daha yakın ilişkilidir, *Myllokunmingia* mı yoksa *Haikouella* mı? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kafaya sahip organizmalar yaklaşık 530 milyon yıl önce ilk kez birkaç farklı hayvan soyunda ortaya çıktı. Bu bulgu, kafa oluşumunun doğal seçilim tarafından tercih edildiğine dair bir kanıt oluşturabilir mi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 34.3

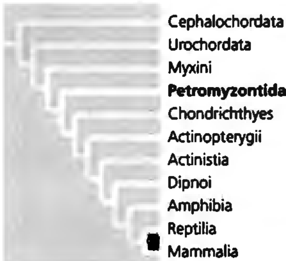
Omurgalılar omurgası olan Craniata üyeleridir

Kambriyen periyodu boyunca Craniata'nın bir soy hattı, omurgalıları meydana getirdi. Omurgalılar, atalarınkinden daha gelişmiş iskeletleri ve daha kompleks sinir sistemleri ile, iki temel görevi yerine getirmede daha etkin oldular: yiyecekleri yakalama ve yenmekten kaçınma.

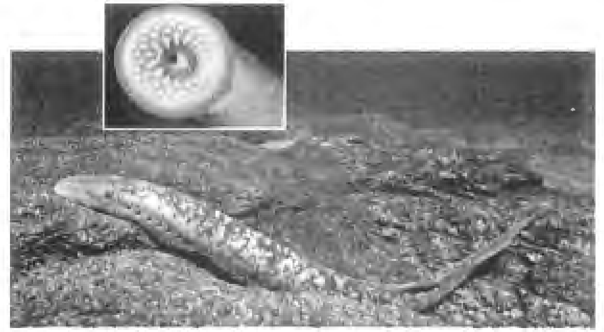
Omurgalıların Türemiş Karakterleri

Omurgalılar, diğer Craniata üyelerinden dallandıktan sonra, başka bir gen duplikasyonu geçirdiler; bunlardan transkripsiyon faktör genleri grubunu içeren birisi, *Dlx* ailesi olarak isimlendirilir. Genlerin ilavesi ile ortaya çıkan genetik komplekslik, omurgalıların sinir ve iskelet sistemindeki yeniliklerle ilişkili olabilir; bu yenilikler, daha geniş bir kafatasını ve omurlardan oluşan bir omurgayı içerir. Bazı omurgalılardaki omurlar, notokord boyunca dorsal olarak dizilmiş kıkırdak küçük sivri uçlardan biraz daha büyüktür. Bununla birlikte, omurgalıların büyük çoğunluğunda omurlar omuriliğin etrafını sarmıştır ve notokordun mekanik rolünü üzerine almıştır. Sucul omurgalılar, aynı zamanda, yüzgeç ışınları adı verilen kemik yapılarla dayanıklı hale getirilmiş olan dorsal, ventral ve anal yüzgeçleri kazanmışlardır. Bu yüzgeçler, avladıktan sonra ya da avcılardan kaçarken yüzme sırasında kendilerini itme ve yön tayininin kontrolünü sağlar. Daha hızlı yüzme, solungaçlarda daha etkili gaz değişimini de içeren diğer adaptasyonlarla desteklenir.

Petromyzontida



Petromyzontida üyeleri, yaşayan omurgalıların en kaidesinde yer alan soy hattıdır. Bunlar, Myxini üyeleri gibi erken omurgalı evriminin ipuçlarını sunabilirler, fakat omurgalıların özgün karakterlerini de kazanmışlardır. Petromyzontida grubunun çeşitli denizlerde ve tatlısu ortamlarında yaşayan yaklaşık 35 türü vardır (**Şekil 34.10**). Çoğu parazit olup canlı bir balığın vücudunun yan taraflarına çenesiz ağızları ile bir mengene gibi tutunarak beslenir. Daha sonra törpü şeklindeki dilleri ile balığın derisi içerisine girerler ve balığın kanını yerler.



▲**Şekil 34.10 Bir Petromyzontida üyesi.** Petromyzontida üyelerinin çoğu ağızları (ekli küçük resim) ve dillerini balığın yan kısmında bir delik açmak için kullanır. Bunlar daha sonra, avının kan ve diğer dokularını yerler.

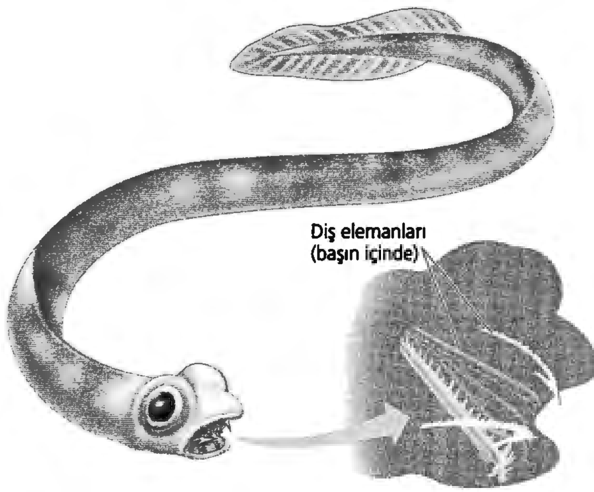
Petromyzontida üyeleri, larva döneminde tatlısu nehirlerinde yaşar. Larva, batrakların yaptığı gibi suda bulunan asılı maddeleri süzerek beslenir ve zamanlarının büyük kısmını sedimente kısmen gömülü olarak geçirir. Petromyzontida türlerinin bazıları sadece larva evresinde beslenir, nehirlerde geçen uzun yılları takiben eşeysel olgunluğa ulaşırlar, ürerler ve birkaç gün içinde ölürler. Petromyzontida üyelerinin çoğu, erginleştikleri deniz ve göllere göç ederler. Denizel Petromyzontida üyeleri (*Petromyzon marinus*) son 170 yılda Büyük Gölleri işgal etmiş ve buradaki balıkçılığı yıkıma uğratmıştır.

Petromyzontida üyelerinin iskeleti kıkırdaktan yapılmıştır. Bu hayvanların kollajen içermeyen kıkırdağı, omurgalıların çoğunda bulunan kıkırdağa benzemez. Bunun yerine başka proteinlerden oluşmuş sert bir matriks şeklindedir. Petromyzontida üyelerinin notokordu, ergin hayvanda Myxini üyelerinde olduğu gibi eksen iskeleti görevini üstlenmiştir. Ancak, Petromyzontida üyeleri, aynı zamanda, uzun çubuk şeklindeki notokortlarının etrafını çeviren esnek bir kılıfa sahiptir. Bu kılıfın uzunluğu boyunca, omurgayla ilişki kurmuş kıkırdak çıkıntı çiftleri dorsalde uzanarak sinir kordonunu kısmen kuşatır.

Erken Omurgalıların Fosilleri

Petromyzontida üyelerinin ataları, Kambriyen periyodu boyunca diğer omurgalılardan dallandıktan sonra, omurgalıların diğer birçok soy hattı ortaya çıkmıştır. Petromyzontida üyeleri gibi, bu soy hatlarının erken üyeleri de çenelerden yoksundu, fakat benzerlik orada kalmıştır.

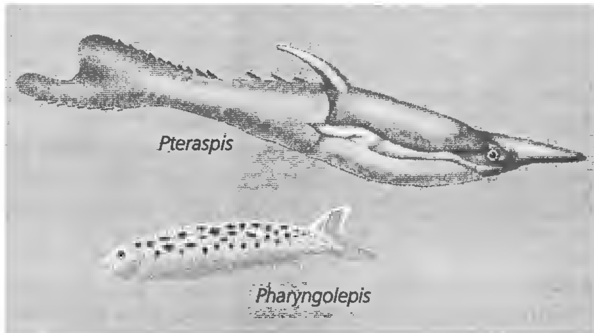
Conodont üyeleri, çok sayıda kas ile kontrol edilen belirgin gözlere sahip ince-yumuşak vücutlu omurgalılardı. Çoğu Conodont, 3-10 cm uzunluğa sahip olmasına karşın bazılarının uzunluğu 30 cm kadar olabilir. Onlar muhtemelen büyük olan gözlerinin yardımı ile ağızlarının anterior kısmının sonunda bulunan bir dizi dikenli kancayı avlarına batırarak avlanıyordu. Bu kancalar, kalsiyum gibi sertlik sağlayan minerallerin katılımı ile *mineralize olmuş* diş dokularından yapılmıştır (**Şekil 34.11**). Besin, daha sonra, diş elemanlarının farklı bir takımı ile dilimlenip ezilerek geriye doğru farinkse gönderilir.



▲ **Şekil 34.11 Bir conodont.** Conodont üyeleri geç Kambriyenden geç Trias periyoduna kadar yaşamış erken (ilkel) omurgalılardır. Petromyzontidea üyelerinin aksine sahip oldukları mineralize olmuş ağız parçalarını avlanma (predasyon) ya da leşleri yemek için kullanmışlardır.

Conodont üyeleri, 300 milyon yılı aşkın bir süre boyunca aşırı yoğundu. Bunların fosilleşmiş diş elemanları, öylesine bol bulunmaktadır ki petrol jeologları bunları yıllardır, petrol aramalarındaki kaya tabakalarının yaşını gösterici olarak kullanılmaktadır. (Bu elemanlar, aynı zamanda, onlara "konik dişler" anlamına gelen Conodont ismini de vermiştir.)

Omurgalılarda, Ordovisyen, Silüryen ve Devon periyotları boyunca ilave yenilikler ortaya çıkmıştır. Bu omurgalılar çift yüzgeçlere sahipti ve Petromyzontida üyeleri gibi dengeyi sağlayan iki yarım daire kanallı bir iç kulağa sahipti. Çeneleri olmamasına karşın detritusu almada ya da zeminde-yaşayan organizmaları emmede kullanabilecekleri bir farinkse sahiptiler. Aynı zamanda vücutlarını değişik miktarda kaplayan mineralize olmuş kemikten yapılmış zırhları vardı (**Şekil 34.12**). Bazı türlerin dikenli zırhı, onların avcılardan korunmalarını sağlamıştır. Çenesiz, zırhlı ve yüzücü olan bu omurgalıların birçok türü vardı, fakat Devon periyodunun sonunda hepsi ortadan kalktı.



▲ **Şekil 34.12 Çenesiz zırhlı omurgalılar.** *Pteraspis* ve *Pharyngolepis*, Devoniyen, Siluriyen ve Ordovisyen periyotları boyunca ortaya çıkmış çenesiz omurgalıların bir çok cinsinden ikisiydi.

Kemik ve Dişin Kökeni

İnsan iskeleti, yoğun olarak mineralize olmuş kemiktir; kıkırdak ise oldukça küçük rol oynar. Fakat kemik iskelet, omurgalıların tarihinde göreceli olarak geç gelişmiştir. Görmüş olduğumuz gibi, omurgalı iskeleti başlangıçta mineralize olmamış bir kıkırdak yapı olarak ortaya çıkmıştır.

Omurgalılardaki mineralizasyon sürecini ne başlattı? Bir hipoteze göre mineralizasyon, beslenme mekanizmalarındaki bir değişimle ilişkilendirilmiştir. Batraklar gibi erken omurgalılar, muhtemelen askıdaki maddelerle besleniyordu; ancak zamanla büyümeye başladılar ve aralarında bazı küçük hayvanların da bulunduğu daha büyük partikülleri yemeyi başardılar. Omurgalılardaki bilinen en eski mineralize olmuş yapılar -conodont diş elemanları- bu hayvanların leş yiyici ve avcı olmalarına izin vermiş olabilen bir adaptasyondu. Ayrıca, bilim adamları daha sonraki çenesiz omurgalıların kemik zırhları mikroskop altında incelediğinde, bunların küçük diş benzeri yapılardan oluştuğunu buldular. Bu bulgular, omurgalı vücudundaki mineralizasyonun ağızda başlamış olabileceğini, daha sonra buna koruyucu zırhın dahil olduğunu ortaya koymuştur. Sadece daha özelleşmiş olan omurgalılarda, kafatası ile başlayan iç iskelet mineralizasyonu meydana geldi. Bir sonraki kısımda okuyacağımız gibi omurgalıların daha yakın soy hatları daha fazla mineralizasyon geçirdiler.

KAVRAM KONTROLÜ 34.3

1. Myxini ve conodont üyelerinin anatomilerindeki hangi farklılıklar her bir hayvanın beslenme yöntemini yansıtır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Erken omurgalılarda kemiklerin mineralize olmasında rol oynayan anahtar faktörleri açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 34.4

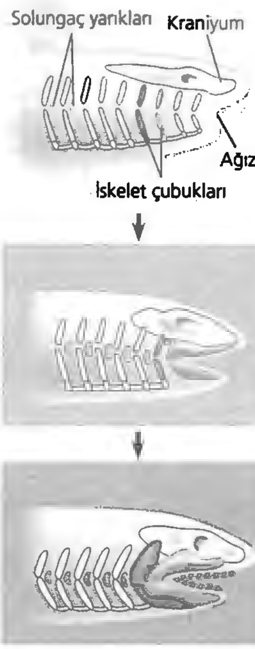
Gnathostomata üyeleri çeneleri olan omurgalılardır

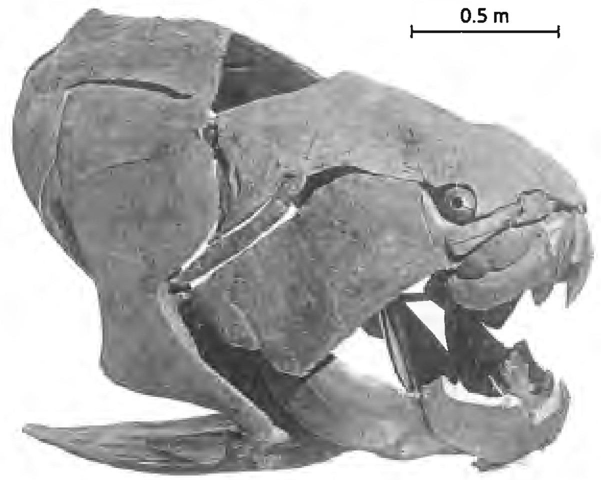
Petromyzontida ve Myxini üyeleri, çenesiz Craniata üyelerinin yaygın olduğu erken Paleozoik dönemden beri yaşamlarını sürdürmektedir. O zamandan bu yana, çenesiz omurgalıların sayısı, **Gnathostoma** olarak bilinen çeneli omurgalıların sayısının çok altında kalmıştır. Günümüzde yaşayan Gnathostoma üyeleri köpekbalıklarını ve akrabalarını, lob yüzgeçli balıkları, amfibileri, sürüngenleri (kuşları da içerir) ve memelileri içeren ayrı bir gruptur.

Gnathostoma Üyelerinin Türemiş Karakterleri

Gnathostomata üyeleri ("çeneli ağız") isimlerini çenelerinden almıştır, eklemli olan bu yapılar, özellikle dişlerin yardımıyla, Gnathostomata üyelerinin yiyeceklerini sıkıca tutmasına ve onları dilimlemesine izin verir. Bir hipoteze göre Gnathos-

▶ **Şekil 34.13 Omurgalı çenelerinin evrimsel gelişim hipotezi.** Çenelerin ve çeneye destek olan yapıların iskeleti, ağzın yakınındaki solungaç yarıkları arasındaki iki çift iskelet çubuğundan (kırmız ve yeşil) gelişmiş olabilir. Bu hipoteze göre çeneleri oluşturmuş olan anteriyordeki çubuk çiftleri, ya kaybolur ya da kafatasına veya çenelerin yapısına katılır.





▲ **Şekil 34.14 Erken bir Gnasthostomata fosili.** Bir placoderm olan *Dunkleosteus* 10 m boyuna kadar büyümüştü. *Dunkleosteus*'un çene yapısı üzerine 2006 yılında yapılan bir analiz, çenelerinin ucunun 560 kg/cm^2 bir kuvveti uygulayabildiklerinin sonucuna varmıştır.

tomata üyelerindeki çeneler, daha önceleri öndeki farinjeyal (solungaç) yarıkları destekleyen iskelet çubuklarının değişikliğe uğramasıyla meydana gelmiştir (**Şekil 34.13**). Arta kalan diğer solungaç yarıkları, artık askıdaki maddelerle beslenmeye gerek kalmadığından, dış ortam ile solunum gazlarının alışverişinin yapıldığı ana bölgeler olarak varlığını sürdürmüştür.

Gnathostoma üyeleri, çeneler yanında diğer türemiş karakterleri de paylaşırlar. Gnathostoma üyelerinin tümünün, ortak atalarında *Hox* genlerinin ek bir duplikasyonu olmuştur, böylece erken kordalılarda tek bir tane olan set, dört olmuştur. Gerçi tüm genomun iki katına çıktığı görülmektedir; bu genetik değişiklikler, büyük olasılıkla Gnathostoma'da çenelerin ve diğer yeni özelliklerin ortaya çıkmasında etkili olmuştur. Gnathostoma üyelerinin diğer Craniata üyeleri ile karşılaştırıldığında ön beyinlerinin büyük olması, temel olarak koku ve görme duyularının gelişmesi ile ilişkilidir. Sucul Gnathostoma üyelerinin diğer bir özelliği, **yanal çizgi sistemidir**; bu sistemde, vücudun her iki tarafında bir sıra oluşturan organlar, çevrelerindeki su içindeki titreşimlere duyarlıdır. Bu organların öncüleri, bazı çenesiz omurgalıların kafa zırhında bulunmuştur.

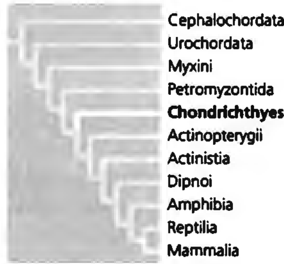
Fosil Gnathostoma Üyeleri

Gnathostoma üyelerinin fosil kaydı yaklaşık 450 milyon yıl önce geç Ordovisyen periyodunda ortaya çıktı, ve giderek daha çeşitlendiler. Onların başarısı muhtemelen anatomik özelliklerinin bir kombinasyonundan kaynaklanmıştı: Onların çift yüzgeçleri ve kuyrukları (çenesiz omurgasızlarda da bulunuyordu) etkili bir şekilde yüzmeyi, avlanmayı olası kılıyordu; ve onların çeneleri kendilerine avı yakalama ve etten bir parça koparma yeteneği veriyordu.

Fosil kayıtlarındaki en erken Gnathostoma üyeleri, **placodermler** olarak bilinen zırhlı omurgalıların soyu tükenmiş soy hattını içerir; placoderm, "plaka-derili" anlamına gelir. Placodermi üyelerinin çoğu bir metreden daha kısa olmalarına rağmen bazı dev boyutlu üyelerinde boy uzunluğu 10 m den daha fazla ölçülmüştür (**Şekil 34.14**). **Acanthodia** olarak bilinen diğer çeneli omurgalıların hepsi, kabaca aynı zamanda ortaya çıkmış ve Devoniyen, Silüryen periyotları boyunca dallanmışlardır (444-359 milyon yıl önce). Placodermi üyeleri 359 milyon yıl önce ortadan kalktı ve yaklaşık 70 milyon yıl sonra da Acanthodia üyelerinin soyu tükendi.

Geçtiğimiz birkaç yıl içinde bulunan yeni fosiller 450-420 milyon yıl öncesinde çok yoğun bir evrimsel değişim periyodunun olduğunu göstermiştir. Bu dönem boyunca yaşayan Gnathostoma üyeleri yüksek çeşitlilik gösteren formlara sahipti ve 420 milyon yıl önce onlar, günümüzde yaşayan üç soy hattına ayrıldı: kıkırdaklı balıklar, ışın yüzgeçli balıklar ve lob yüzgeçli balıklar.

Chondrichthyes (Köpekbalıkları, Vatozlar ve Onların Akrabaları)



Köpekbalıkları, vatozlar ve onların akrabaları, okyanuslarda yaşayan en başarılı en iri olan omurgalı avcıların bazılarını içerir. Onlar, "kıkırdaklı balık" anlamına gelen Chondrichthyes kladına bağlıdır. Adından da anlaşıldığı gibi **Chondrichthyes** üyeleri, büyük ölçüde kıkırdaktan oluşmuş bir iskelete sahiptir; gerçi bu iskelete çoğunlukla kalsiyum emdirilmiştir.

1800'lü yıllarda Chondrichthyes ismi ilk kez türetildiğinde, bilim insanları Chondrichthyes grubunun omurgalı iskeletinin evriminde erken bir evreyi temsil ettiğini ve mineralizasyonun daha sonra türemiş soy hatlarında ("kemikli balıklarda") ortaya çıktığını düşündüler. Anacak Conodont üyeleri ve zırhlı çenesiz omurgalılar, omurgalı iskeletindeki

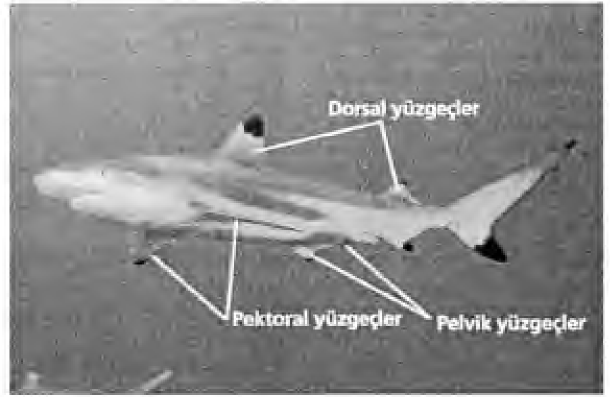
mineralizasyonun Chondrichthyes soy hattının diğer omurgalılardan ayrılmasından önce başladığını göstermektedir. Ayrıca, kemik benzeri dokular, erken kıkırdaklı balıklarda bulunuyordu; örneğin Karbonifer periyodunda yaşamış bir köpekbalığının yüzgeç iskeletinde olduğu gibi. Günümüzde yaşayan kıkırdaklı balıkların pullarında, dişlerinin kökünde ve bazı köpekbalıklarının omurgalarının yüzeyinde ince bir tabaka halinde kemik izler bulunabilmektedir. Böyle bulgular, kıkırdaklı balıkların vücudunda kemiğin kısıtlı olarak dağılımının türemiş bir durum olduğuna ve bu durumun kıkırdaklı balıkların Gnathostomata üyelerinden dallandıktan sonra ortaya çıktığına güçlü bir şekilde işaret etmektedir.

Günümüzde yaşayan kıkırdaklı balıkların yaklaşık 1.000 türü vardır. En büyük ve en fazla çeşitlilik gösteren grup, köpekbalıklarını, rajaları ve vatozları içerir (**Şekil 34.15a** ve **b**). İkinci grup birkaç düzine türden meydana gelmiş olup denizkedilerini ya da kimeraları içerir (**Şekil 34.15c**).

Köpekbalıklarının çoğu mekik şeklinde bir vücut biçimine sahiptir ve etkin, hızlı yüzücülerdir, fakat çok iyi manevra yapamazlar. Gövdelerinin ve kuyruk yüzgecinin kuvvetli hareketleri onları ileri doğru iter. Dorsal (sırt) yüzgeçlerinin ana işlevi dengeyi sağlamaktır. Çift haldeki göğüs yüzgeçleri (önde) ve karın yüzgeçleri (arkada) manevra için önemlidir. Bir köpekbalığı karaciğerine büyük miktarda yağ depolayarak su içinde batmadan kalabilmesine rağmen, hayvan halen daha sudan daha yoğundur, eğer yüzmesini durdurursa batar. Sürekli yüzme sırasında köpekbalığının ağzının içine giren su, gaz değişiminin yapıldığı solungaçlardan dışarı atılır. Buna karşılık bazı köpekbalıkları, birçok vatoz ve rajalar deniz tabanında dinlenerek bir hayli zaman geçirir. Dinlenirken çenelerini ve farinksteki kaslarını suyu solungaçlara doğru pompalamak için kullanırlar.

En büyük köpekbalıkları ve rajalar, su içinde asılı besinlerle beslenen plankton tüketicilerdir. Çoğu karnivor olan köpekbalıkları avlarını bir bütün olarak yutarlar ya da çok güçlü çeneleri ve keskin dişleriyle ısırıp, kopardıkları parçaları yutarak beslenirler. Köpekbalıkları eski dişlerini kaybettiklerinde ağzın ön kısmına doğru kademeli olarak hareket eden birkaç sıra dişe sahiptirler. Birçok köpekbalığının sindirim borusu, diğer birçok omurgalıda bulunan sindirim borusundan nispeten daha kısadır. Köpekbalıklarının ince bağırsağında bulunan *spiral valv*, spiral kıvrımlardan oluşmuştur, yüzey alanını artıran bu kıvrımlar, sindirim borusu boyunca besinlerin geçiş süresini uzatırlar.

Keskin olan duyular köpekbalıklarının aktif yaşam biçimleri ile birlikte gelişen adaptasyondur. Köpekbalıkları keskin bir görme yeteneğine sahiptir, fakat renkleri ayırt edemezler. Köpekbalıklarının burun delikleri, birçok sucul omurgalıda olduğu gibi ucu kapalı kase şeklinde bir deliğe açılır. Bunlar koklama organı olarak işlev görür, solunum için kullanılmaz. Diğer omurgalıların bazılarında olduğu gibi, köpekbalıkları başlarındaki deri içinde, yakınlarındaki hayvanların kas hareketleri ile meydana getirdikleri elektriksel alanları algılayabilen bir çift bölge bulunur. Sucul omurgalıların tümünde (memeliler dışında) olduğu gibi, köpekbalıkları karasal omurgalılarda havadaki ses dalgalarını işitme organına iletmekte kullanılan kulak zarına sahip değildir. Ses, su aracılığıyla köpekbalığına ulaşır ve ses hayvanın tüm vücuduyla içi kulaktaki işitme organına iletilir.



(a) Dorsal yüzgeçleri siyah noktalı olan köpek balığı (*Carcharhinus melanopterus*). Köpek balıkları keskin duyu organları ile birlikte hızlı yüzücülerdir. Tüm Gnathostomata üyeleri gibi çift pektoral (göğüs) ve pelvik (karın) yüzgeçlerine sahiptirler.



(b) Güney vatozu (*Dasyatis americana*). Vatozların çoğu yumuşakça ve kabuklarla beslenen dip sakinleridir. Bazı vatozlar açık sularda yaşar ve yarık şeklindeki ağızlarını kepçe gibi kullanarak beslenirler.



(c) Noktalı kedibalıkları (*Hydrolagus colliei*). Kedibalıkları ya da Chimaeridea üyeleri tipik olarak 80 mden fazla derinliklerde yaşarlar ve karidesler, yumuşakçalar ve denizkestaneleri üzerinden beslenirler. Bazı türleri, birinci dorsal yüzgecin ön kısmında bulunan zehirli bir dikene sahiptir.

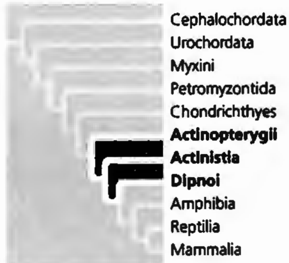
▲ **Şekil 34.15 Kıkırdaklı balıklar.**

Köpekbalıklarının yumurtaları iç ortamda döllenir. Erkek, karın yüzgeçleri üzerinde bulunan bir çift klasper ile spermlerini dişinin üreme kanalına iletir. Köpekbalıklarının bazı türleri **ovipardır**; yumurtalarını ana vücudunun dışında kuluçkaya bırakırlar. Bu köpekbalıkları, yumurtalarını koruyucu kılıflar içine koyduktan sonra dış ortama bırakırlar. Diğer türler **ovoviviparıdır**; döllenmiş yumurtalarını yumurta kanalı içerisinde tutarlar. Yumurta sarısı ile beslenen embriyolar uterus içinde kuluçka dönemini geçirir ve sonra genç bireyler olarak doğarlar. Birkaç tür **vivipardır**; genç bireyler uterus içinde gelişir, bunlar, doğuncaya kadar bir yolk kesesi plasentası aracılığı ile analarının kanından aldığı besinlerle ve uterus tarafından salgılanan besleyici bir sıvıyı absorblayarak ya da diğer yumurtaları yiyerek beslenirler. Köpekbalıklarında üreme kanalı, sindirim kanalı ve boşaltım sistemi ile birlikte dışarıya tek bir delikle açılan ortak bir odacık olan **kloaka** açılır.

Vatozlar, köpekbalıkları ile çok yakın ilişkili olmalarına karşın çok farklı yaşam tarzına uyum sağlamışlardır. Vatozların çoğu dip sakinleri olup çenelerini kullanarak kırdıkları yumuşakçalarla ve kabuklularla beslenirler. Onlar yassılaşmış bir vücut biçimine sahiptir ve çok genişlemiş kanada benzeyen göğüs yüzgeçlerini su içerinde hareketlerinde kullanırlar. Birçok vatozda kuyruk kamçı şeklindedir ve bazı türlerde kuyruk üzerinde bulunan zehirli dikenler savunma işlevini görür.

Kıkırdaklı balıklar 400 milyon yıldan daha fazla süredir dallanıp gelişmişlerdir. Ancak bugün bunlar aşırı avlanma tehdidi altındadır. Yakın tarihli bir rapor, Kuzey-Batı Atlantik'te köpekbalıkları stoklarında 15 yıllık süre içerisinde %75 oranında bir azalma olduğunu göstermiştir.

Işın Yüzgeçli Balıklar ve Lob-Yüzgeçliler



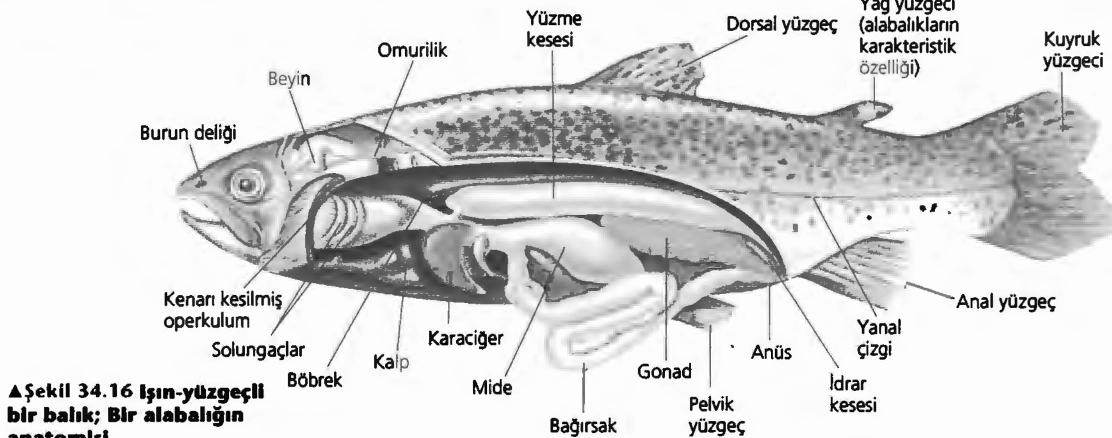
Omurgalıların büyük çoğunluğu Osteichthyes adı verilen çeneliler kladına aittir. Kıkırdaklı balıkların aksine, **kemikli balıkların** hemen hemen hepsi kalsiyum-fosfattan oluşmuş sert matriksli kemikleşmiş bir iç iskelete sahiptir. Diğer birçok taksonomik isim gibi Osteichthyes ("kemikli balık") ismi, filogenetik sistematiğin ortaya çıkmasından çok daha önce türetilmişti. Başlangıçta kemikli balıklar dört üyeliler grubu dışında tanımlanmıştır, fakat şimdi biz böyle bir taksonun parafiletik olacağını biliyoruz (bakınız Şekil 34.2). Bu nedenle sistematikçiler, bugün, dört üyelileri kemikli balıklarla birlikte Osteichtyes kladı içine alır. Açıkçası grubun ismi, onun üyelerinin tümünü doğru bir şekilde tanımlamaz.

Bu kısımda gayri resmi olarak balıklar olarak bilinen sucul kemikli balıkları tartışacağız. Balıkların çoğu, **operkulum** (**Şekil 34.16**) adı verilen koruyucu bir kapakla örtülmüş olan odacıklar içinde yer alan dört ya da beş çift solungaç üzerinden suyu geçirmek suretiyle solunum yaparlar. Ağız içersine çekilen su farinksten geçer; su, solungaç kapağı ve solungaç odacığını çevreleyen kasların hareketi ile solungaçların arasından dışarıya atılır.

Çoğu balık, su içinde batmadan kalmayı **yüzme kesesi** olarak bilinen bir hava kesesi ile kontrol edebilir. Yüzme kesesi ile kan damarları arasındaki gaz transferi, kesenin şişkinliğini değiştirir ve balığın yoğunluğunu ayarlar. Charles Darwin dörtüyelilerin akciğerlerinin yüzme kesesinden geliştiğini öne sürmüştür, fakat garip gelse de bunun tersi doğru gibi görünmektedir. Erken dallanmış birçok soy hattında yer alan Osteichtyes üyesi, akciğerlere sahipti; bu balıklar, akciğerlerini solungaçlardaki gaz değişimine ek olarak hava solumak için kullanmaktaydı. Kanıtlar, ağırlıklı olarak, akciğerlerin erken kemikli balıklarda ortaya çıktığını desteklemektedir, daha sonra yüzme keseleri bazı soy hatlarında akciğerlerden köken almıştır.

Balıkların hemen hemen hepsinde deri, köpekbalıklarının diş benzeri pullarından farklı yapıda olan, yassılaşmış kemik pullarla örtülüdür. Derideki bezler tarafından deri üzerine salgılanan kaygan mukus salgısı, yüzme sırasında sürtünmeyi azaltan bir adaptasyondur. Daha önce bahsedilen eski sucul Gnathostomida üyeleri gibi, balıklar bir yanal çizgi sistemine sahiptir; bu, vücudun her iki tarafında derideki bir dizi küçük çöküntü dizisiyle belirgin olarak görülmektedir.

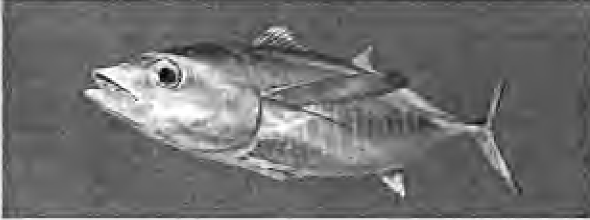
Balıklarda üremenin ayrıntıları büyük ölçüde değişiklik gösterir. Türlerin çoğu ovipardır, dişi çok sayıdaki küçük yumurtayı suya döktükten sonra dış döllenmeyle üreme gerçekleştirilir. Bununla birlikte diğer bazı türlerde iç döllenme ve doğurma karakteristiktir.



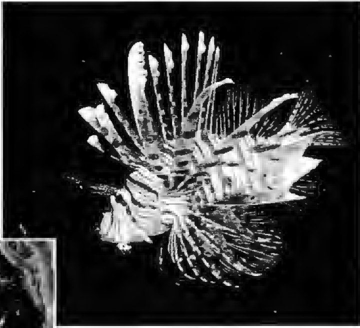
▲**Şekil 34.16 Işın-yüzgeçli bir balık; Bir alabalığın anatomisi.**

Işın Yüzgeçli Balıklar

Işın-yüzgeçli balıklar (Actinopterygii) bizim bildiğimiz 27.000 türün üzerindeki hemen hemen sucul kemikli balıkların tümü içine alır (**Şekil 34.17**). Yüzgeçlerini destekleyen kemik ışınlardan isimlerini alan ışın-yüzgeçli balıklar Silüryen periyodu boyunca meydana gelmişlerdir (444-416 milyon yıl önce). Grup, o zamandan beri büyük ölçüde çeşitlenmiştir; vücut biçimi ve yüzgeç yapısındaki değişimlerin, manevra, savunma ve diğer fonksiyonları etkilediği ileri sürülmektedir (bakınız Şekil 34.17).



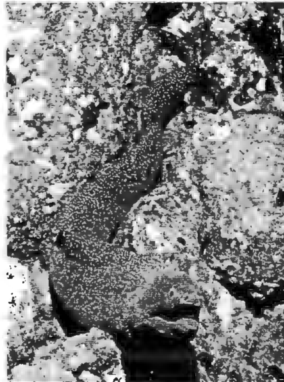
▲ Sarı yüzgeçli tuna (*Thunnus albacares*) tüm dünyada ekonomik olarak önemli, sürü oluşturan, hızlı yüzücü bir balıktır.



► Pasifik Okyanusu mercan resiflerinin yerlisi olan parlak kırmızı renkli, kırmızı aslan balığı (*Pterois volitans*), dikenlerinde bulunan zehir, insanlara enjekte edildiğinde şiddetli ve ağrılı reaksiyonlara neden olur.



▲ Yukarıda gösterilen *Hippocampus ramulosus* ile örneklendirilen denizatı, yüksek oranda modifiye olmuş bir vücut biçimine sahiptir. Denizatları, erkek bireylerin embriyonik gelişimi boyunca genç bireyleri taşımalarıyla, hayvanlar arasında olağan dışıdır.



▲ İnce-noktalı müren balığı (*Gymnothorax dovii*) mercan resifi habitatlarında yarıklardan avlanan bir avcıdır.

▲ **Şekil 34.17 Işın-yüzgeçli balıklar (Actinopterygii).**

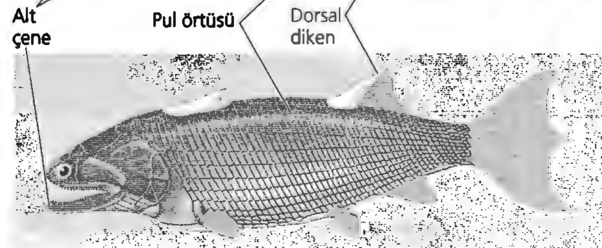
Binlerce yıldır insanlar tarafından avlanan ışın yüzgeçli balıklar, önemli bir protein kaynağı olarak hizmet etmektedir. Ancak endüstriyel ölçekli balıkçılık, dünyanın en büyük balıkçılık sektörünü bitirme noktasına getirmiş gibi görünmektedir. Örneğin, onlarca yıldır yapılan yoğun avlanma sonucunda, 1990 yılında Kuzey Batı Atlantik'te yakalanan morina (*Gadus morhua*) miktarı %5 oranına düşerek morina avcılığını durma noktasına getirmiştir. Morina populasyonu, balıkçılıkta sürdürülen kısıtlamalara rağmen, henüz kendisini sürdürebilecek düzeye ulaşmamıştır. Işın-yüzgeçli balıklar, aynı zamanda, nehirlerin barajlarla tutulması gibi insanlardan kaynaklanan diğer baskılarla da karşı karşıyadır. Suyun akış düzeninin değiştirilmesi balıkların yiyecek bulma yeteneklerini engeller ve balıkların göç yolları ile yumurtlama alanlarına müdahale edebilir.

Lob-Yüzgeçliler

Lob yüzgeçliler (Sarcopterygii) ışın yüzgeçli balıklar gibi kemikli balıkların diğer büyük soy hattı olup, bunlar da Silüryen periyodu boyunca meydana gelmişlerdir (**Şekil 34.18**). Lob yüzgeçlilerin ayırt edici anahtar özelliği, göğüs ve karın yüzgeçlerindeki kalın bir kas tabakasıyla çevrelenmiş çubuk-şeklindeki kemiklerin bulunmasıdır. Devoniyen boyunca (416-359 milyon yıl önce) birçok lob-yüzgeçli üyesi, kıyısal sulak alanlar gibi acı sularda yaşamışlardır. Su altındaki zeminde yüzmek ve "yürümek" için lob şeklindeki yüzgeçlerini kullanmış olabilirler (yaşayan bazı lob yüzgeçlilerde olduğu gibi). Devoniyende yaşayan lob yüzgeçlilerinin bazıları, devasa büyüklükte avcılardı. Devoniyen lob-yüzgeçlilerinin başparmağımız kadar büyüklüğe sahip olabilen dişlerinin başak şeklindeki fosillerini bulmak alışılmadık bir şey değildir.

Devoniyen periyodunun sonlanmasıyla lob-yüzgeçli çeşitliliği azalmıştır ve günümüzde sadece üç soy hattı ya-





▲ **Şekil 34.18 Eski bir lob-yüzgeçlinin yeniden yapılandırılması.** 2009 yılında keşfedilen, *Guiyu oneiros* 420 milyon yaşında, bilinen en erken lob-yüzgeçlidir. Bu türün, fosili doğru bir şekilde yeniden yapılandırılmasına izin verecek kadar tamamdı.



▲ **Şekil 34.19 Bir coelacant (*Latimeria*).** Bu lob-yüzgeçliler, Endonezya ve Güney Afrika kıyılarının açıklarında canlı olarak bulundu-

laşamaktadır. Soy hatlarından biri olan *Latimeria* (Actinistia) türlerinin 75 milyon yıl önce tükenmiş olduğu düşünülmekteydi. Buna karşın, 1938'de balıkçılar Güney Afrika'nın doğu kıyılarında yaşayan bir *Latimeria* örneği yakaladılar (**Şekil 34.19**). 1990 yılından sonraki tüm araştırmalar Hint Okyanusunun batısındaki Comoros Adaları'nın yakınlarında yapıldı. *Latimeria*'ya ait örneklere, 1999 yılından bu yana Afrika'nın batı kıyıları boyunca ve Batı Hint Okyanusunda Endonezya'ya yakın bölgeler gibi çeşitli alanlarda rastlandı. Endonezya populasyonu, ikinci bir türü temsil edebilir.

Yaşayan lob-yüzgeçlilerin ikinci soy hattı olan akciğerli balıklar (Dipnoi) günümüzde tümü güney yarıkürede bulunan üç cins içerisinde altı türle temsil edilmektedir. Akciğerli balıklar, okyanuslarda ortaya çıkmışlardır, fakat günümüzde sadece tatlısularda, genellikle durgun göllerde ve bataklıklarda bulunurlar. Yutaklarıyla bağlantılı olan akciğerlerine hava yutmak için yüzeye gelirler. Akciğerli balıkların aynı zamanda solungaçları da vardır; solungaçlar, Avustralya akciğerli balıkları için asıl gaz değiştirme organıdır. Kurak mevsim boyunca göller kuruduğunda bazı akciğerli balıklar, çamur içine gömülebilir ve estivasyona girerler (hareketsiz bir şekilde bekleme; bakınız Bölüm 40).

Günümüzde yaşayan lob-yüzgeçlilerin üçüncü soy hattı, *Latimeria* grubundan ve akciğerli balıklardan daha fazla çeşitlenmiştir. Bu organizmalar, orta Devoniyen boyunca karasal yaşama uyum sağlamış ve Tetrapoda adı verilen, üyeleri ve ayakları olan omurgalıları meydana getirmişlerdir -bu soy hattı, insanları da içermektedir. Tetrapoda kladı, gelecek kısmın konusudur.

KAVRAM KONTROLÜ 34.4

1. Köpekbalıkları ve ton balıkları hangi türemiş özellikleri paylaşırlar? Köpekbalıklarını ton balıklarından ayırt eden bazı özellikler nelerdir?
2. Sucul Gnathostoma üyelerinin anahtar adaptasyonlarını tanımlayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Yaşamın hikâyesini yeniden kurguladığımızı hayal ediniz. Omurgalıları meydana getiren lob-yüzgeçlilerin dışında başka bir sucul Gnathostoma üyesinin karaya yerleşmesi mümkün müdür? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 34.5

Tetrapoda üyeleri, kol ve bacaklara sahip olan çenelilerdir

Omurgalı tarihindeki çok önemli olaylardan biri, yaklaşık 365 milyon yıl önce gerçekleşmiştir; bu dönemde bazı lob-yüzgeçlilerin yüzgeçleri, Tetrapoda'ya ait olan hayvanların üyelerine ve ayaklarına gelişmiştir. O zamana kadar omurgalıların hepsi, balık benzeri aynı temel anatomik yapıyı paylaşmaktaydı. Tetrapoda'ya ait hayvanlar karaya geçtikten sonra, sıçrayıcı kurbağalardan uçan kartallara ve iki ayak üzerinde yürüyen insanlara kadar birçok yeni biçimler aldılar.

Tetrapoda'nın Türemiş Karakterleri

Tetrapoda grubunun en önemli karakteri, gruba kendi adını verir; Tetrapoda'nın Yunancadaki anlamı "dört-ayaklı" demektir. Tetrapoda'ya ait hayvanlar, göğüs ve karın yüzgeçleri yerine parmaklı üyelere sahiptir. Üyeler, bu hayvanların kara üzerinde ağırlığına destek olurken, parmaklı ayaklar ise kasların yarattığı kuvveti, yürürken etkili bir şekilde zemine iletirler.

Karadaki yaşam, tetrapod vücut planında çok sayıda değişikliği de beraberinde getirmiştir. Tetrapoda'ya ait hayvanlarda baş, bir boyunla vücuttan ayrılır; boyunun orijinal olarak sahip olduğu bir omura sayesinde kafatası aşağıya ve yukarıya doğru hareket edebilir. Daha sonra boyundaki ikinci omurun ortaya çıkmasıyla baş iki yana döndürülebildi. Arka bacakların bağlanmış olduğu kalça kemerindeki kemiklerinin omurga ile kaynaşması, arka bacakların zemine karşı ürettiği kuvvetin, vücudun geri kalan kısmına iletilmesine izin verir. Tamamen sucul bazı türler hariç (aşağıda tartışılmış olan axolot gibi) günümüzde yaşayan Tetrapoda üyelerinin erginleri, solungaçlara sahip değildir; embriyonik gelişim sırasında farinjeyal yarıkların yerine, kulağın kısımları, bazı bezler ve diğer yapılar meydana gelmiştir.

Göreceğiniz üzere, bu karakterlerin bazıları Tetrapoda grubunun çeşitli soy hatlarında dramatik bir şekilde değişikliğe uğramıştır ya da yitirilmiştir. Örneğin kuşlardaki ön üyeler kanatlara dönüşmüş, balinalarda ise tüm vücut, balık şeklini almıştır.

Tetrapoda'nın Kökeni

Daha önce okumuş olduğunuz gibi, Devoniyen periyodunun kıyısal sulak alanları, lob-yüzgeçliler için geniş bir yayılma alanı oluşturmuştur. Bu hayvanlar, özellikle sığ ve oksijence fakir olan sulara girdiklerinde, havayı solumak için akciğerlerini kullanmışlardır. Bazı türler, çamurlu zeminde ya da kütüklerin üzerinde hareket etmelerine yardım eden muhtemelen iri yüzgeçlerini kullanıyordu. Bu nedenle tetrapod vücut planı "yoktan var edilmiş" değildir, önceden var olan bir vücut planının basit modifikasyonu ile ortaya çıkmıştır.

Tiktaalik olarak isimlendirilen bir fosilin yakın zamandaki keşfi, bu sürecin nasıl oluştuğu hakkında yeni detaylar sağlamıştır. Bu tür, bir balıktaki gibi yüzgeçlere, solungaçlara ve akciğerlere sahipti; ve vücudu pullarla kaplıydı. Fakat ba-

▼ Şekil 34.20

ETKİ

Bir "Üyeli balığın" keşfi: Tik

Paleontologlar, dört üyelilerin evrim
bilecek fosilleri ele geçirmişlerdir. A
fosillerin yaşlarına dayanarak, yaklaşık
kayaçlarda bir kazı alanı araştırdılar. Art
sı, bir zamanlar orada bir nehir bulun
lunması muhtemel olan birkaç alandan
tırma, 375 milyon yaşında *Tiktaalik* ola
bir fosilin bulunmasıyla ödüllendirildi.
da görüldüğü gibi, *Tiktaalik*, dört üyeli v



lıktan farklı olarak, *Tiktaalik*, vüc
solumasına yardım eden tam bi
(**Şekil 34.20**). Aynı zamanda b
başın hareket etmesine izin vere
sahipti. Son olarak *Tiktaalik*'in ön
leri olan tüm hayvanlardaki ayn
kemik (humerus), iki kemik taraf
edilmekte ve bunlar ise bileği o
oluşturduğu grup tarafından tak
karada yürümesi olası olmaması
iskeleti, kendisini su içerisinde y
ğine işaret etmektedir.

Tiktaalik ve diğer sıra dışı f
lara yüzgeçlerin zaman içerisin
üye-benzeri yapılara dönüşebilec
izni verdi; bu üyeler, ilk tetrapo
365 milyon yıl öncesinde son ş
Sonraki 60 milyon yıl içinde Tet
çeşitlilik ortaya çıktı. Fosillerin ı
lundukları yerler değerlendirildi

Apoda takımına ait türlerin (yaklaşık 170 tür) bacakları yoktur ve nerdeyse kördürler; görünüşleri yüzeysel olarak toprak solucanlarına benzer (**Şekil 34.22c**). Bacakların yitirilmesi ikincil bir adaptasyon olup, bu hayvanlar bacakları olan atasal bir formdan türemişlerdir. Bacaksız amfibi türlerinin çoğu, tropikal bölgelerdeki nemli orman toprağı içindeki oyuklarda yaşar. Birkaç Güney Amerika türü, tatlısu göllerinde ve nehirlerinde yaşar.

Amphibia (*amphibious* kelimesinden türemiştir, "her iki şekilde de yaşayan" anlamındadır), önce suda daha sonra karada yaşayan birçok kurbağa türünün yaşam evrelerine gönderme yapmaktadır (**Şekil 34.23**). Kurbağanın iribaş olarak isimlendirilen larvası, genellikle solungaçları olan sucul bir herbivordur, sucul omurgalılara benzer şekilde yanal çizgi sistemine sahiptir ve yüzgeçli, uzun bir kuyruğu vardır. Başlangıçta bacaklardan yoksun olan iribaş, kuyruğunu dalgalandırarak yüzer. Metamorfoz sırasında "ikincil yaşama" geçerler, iribaşta bacaklar, akciğerler, bir çift dış kulak zarı ve karnivor beslenmeye uyum sağlamış bir sindirim sistemi gelişir. Bununla birlikte solungaçlar kaybolur; ve çoğu türde, aynı zamanda yanal çizgi sitemi de kaybolur. Genç kurbağa kıyıya doğru sürünür ve karasal bir avcı olmaya başlar. Kendi isimlerine rağmen birçok amfibi, sucul ve karasal olmak üzere ikili yaşam tarzına sahip değildir. Kurbağalar, semenderler ve bacaksız kurbağaların bazıları, ya tamamıyla karasal ya da tamamıyla suculdur. Üstelik semenderlerin ve bacaksız kurbağaların larvaları ergin bireylere çok benzer; ve tipik olarak bunların her ikisinin de larva ve erginleri karnivordur.

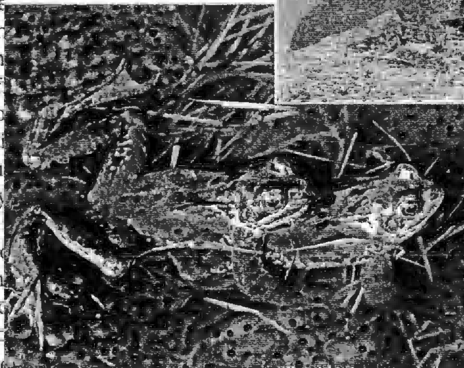
Amfibilerin çoğu, bataklıklar ve yağmur ormanları gibi nemli ortamlarda bulunur. Daha kuru habitatlara uyum sağlamış olanlar ise, zamanlarının çoğunu nemin yüksek oldu-



(a) Larva, balık benzeri bir kuyruğa ve iç solungaçlara sahip, sucul bir herbivordur.



(b) Metamorfoz sürecinde kuyruk ve solungaçlar resorbe edilir ve yürümek için bacaklar gelişir. Ergin kurbağa karada yaşayacaktır.



(c) Erginler üremek için suya döner. Erkek birey, dişi bireyi kavrar ve yumurta bırakması için uyarır. Bırakılan yumurtalar su içinde döllenir. Yumurtalar jelatin bir örtüye sahiptir, kabukları yoktur, havada kuruyabilirler.

▲ **Şekil 34.23 Bir kurbağanın (*Rana temporaria*) "ikili yaşamı".**

ğu ıslak yaprakların altında
uyum sağlamışlardır. Amfib
büyük bir kısmını genellikl
Bazı karasal türler akciğerle
büyük ölçüde derileriyle ve

Çoğu amfibide döllenm
erkek dişiyi kavrar ve sperm
yumurtaları üzerine döker
yumurtalarını tipik olarak
tamlara bırakırlar; bir kabul
içinde çok çabuk su kaybed
talarını geçici su birikintiler
lardaki ölüm oranı yüksekt
olarak daha az yumurta bı
mı görülür. Türlere bağlı o
sırtlarında (**Şekil 34.24**), ağ
yumurtalarını taşıyabilirler
yumurtalarını kurumaya k
püklе kapladıkları yuvaları
vipar ve vivipar türlerde yu
gelişebileceği yer olan dişin

Birçok amfibi, özellikle t
ve farklı sosyal davranışlar
sessizdir, fakat birçok türün
üreme alanlarını korurlar y
lerde özgül üreme alanların
gökyüzündeki yıldızları kull
nışabilir.

Zoologlar, geçen son otu
amfibi populasyonlarında
olduğunu belgelediler. Bu d
olan birkaç etken vardır; bu
yol açtığı bir hastalığın ya
bitatların kaybedilmesi, ikl
Bunlar ve diğer etmenler sad
aynı zamanda yok oluşları
te yapılan bir çalışma 198
bi türünün soyunun tüken
zamandan bu yana görülm
tükenmiş olabileceğine işar



▲ **Şekil 34.24 Hareketli bir**
yaprak kurbağası olan *Flectonotus*,
korunmasına yardım eden, sırtındal
murtalar açıldığı zaman, hayata baş

KAVRAM KONTROLÜ 34.5

1. Tetrapoda grubunun kökenini anlatınız ve onların türemiş anahtar özelliklerinden bazılarını tanımlayınız.
2. Bazı amfibiler suyu asla terk edemezken, bazıları nispeten kuru karasal ortamlarda yaşayabilirler. Bu iki yaşam biçimini kolaylaştıran adaptasyonları karşılaştırınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bilim adamları amfibi populasyonlarının, çevresel sorunlar için erken uyarı sistemini sağlayabileceklerini düşünmektedir. Amfibileri, onların hangi özellikleri çevresel problemlere karşı duyarlı hale getirebilmektedir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

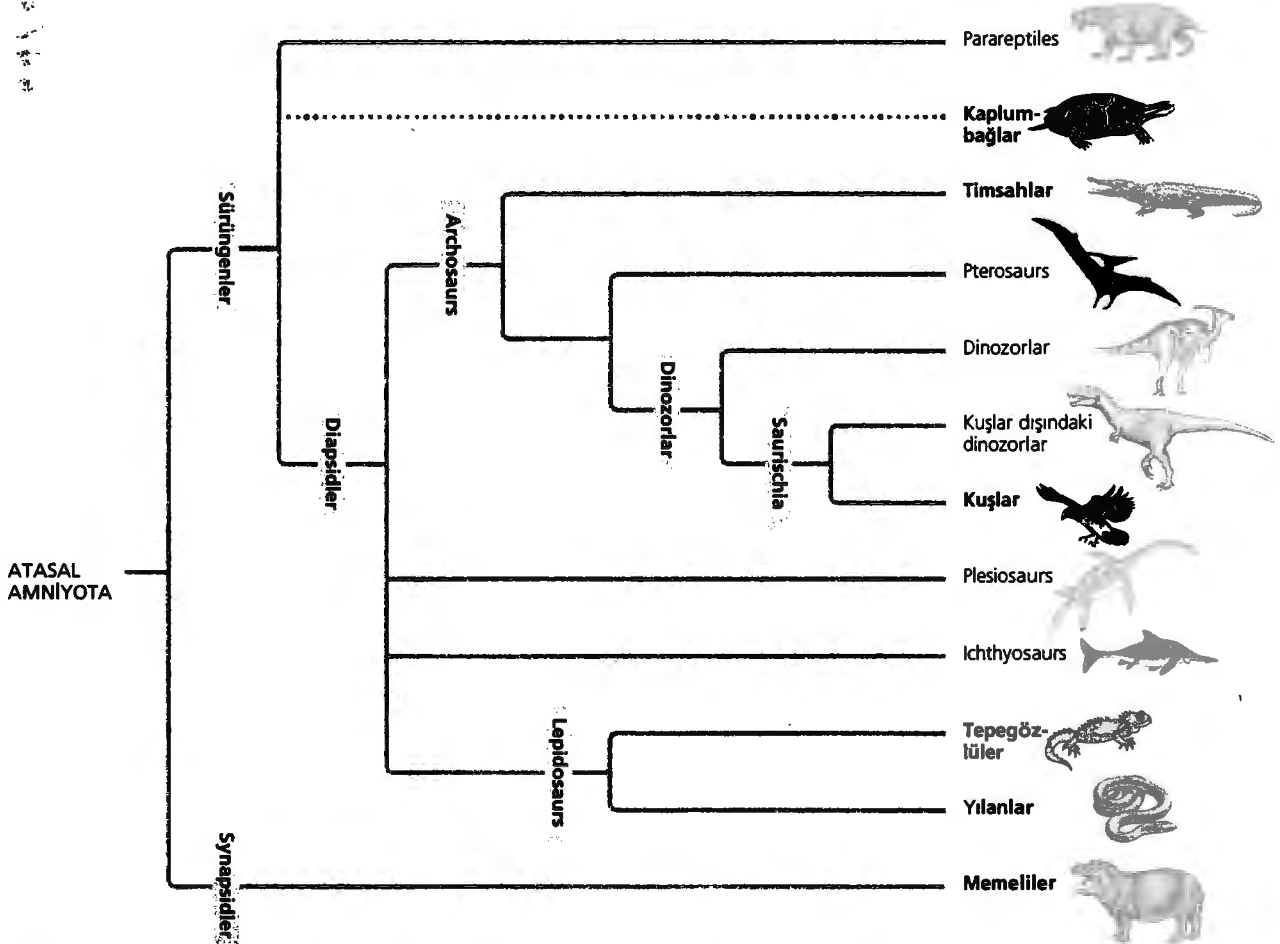
KAVRAM 34.6

Amniyotlar, karaya uyum yapmış yumurtaya sahip olan Tetrapoda üyeleridir

Tetrapoda'nın bir grubu olan **amniyotların** günümüze kadar gelen üyeleri sürüngenler (kuşları da içerir) ve memelilerdir (**Şekil 34.25**). Amniyotlar evrimleri boyunca karasal ortamda yaşamak için bir dizi yeni uyumlar kazanmıştır.

Amniyotların Türemiş Karakterleri

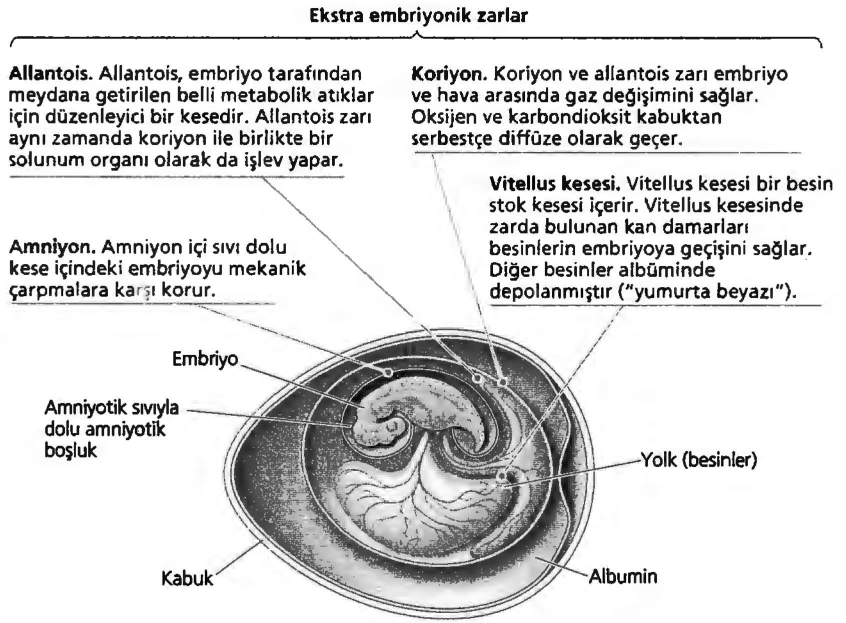
Amniyotlar isimlerini kladın en önemli türemiş karakteri olan, **"amniyotik yumurtadan"** almıştır; bu yumurta; amniyon, koriyon, vitellüs kesesi ve allantoyis olmak üzere



▲ **Şekil 34.25 Amniyotların filogenisi.** EGünümüzde yaşayan grupların isimleri dalların ucunda koyu harfle yazılmıştır. Noktalı olan kaplumbağa çizgisi, kaplumbağalar ile diğer sürüngenlerin kesin olmayan ilişkisini işaret etmektedir. Kaplumbağalar, parareptillere kardeş bir grup olabilir (bazı morfolojik verilerle gösterildiği gibi) ya da onlar lepidosaurlara daha ilişkili diapsidlerdir (diğer morfolojik analizlerde gösterildiği gibi) ya da archosaurlardır (birçok moleküler çalışmalarla gösterildiği gibi).

? *Bu filogeni esas alındığında, kuşlardaki DNA sekansları günümüzde yaşayan diğer amniyotların hangisine en çok benzer? Açıklayınız.*

▶ **Şekil 34.26 Amniyotik yumurta.** Sürüngenlerin ve memelilerin embriyosu dört ekstra embriyonik zarla çevrilmiştir: amniyon, koriyon, vitellus kesesi ve allantois. Bu çizim bir sürüngenin kabuklu yumurtası içerisindeki bu zarları göstermektedir.



dört tane özelleşmiş zar içerir (**Şekil 34.26**). Embriyo vücudunun bir parçası olmadığından *ekstra embriyonik zarlar* olarak isimlendirilen bu zarlar, embriyonun dışında büyüyen doku tabakalarından gelişir. Amniyotik yumurta, ismini amniyondan almıştır; amniyon, embriyonun içinde yüzdüğü amniyotik sıvıyı kuşatır ve bu sıvı aynı zamanda sarsıntıları absorblayıcı ortam olarak işlev görür. Diğer zarların yumurta içindeki işlevleri, gaz değişimi, depolanmış besinlerin embriyoya iletilmesi ve atıkların depolanmasıdır. Amniyotik yumurta, karasal yaşam için anahtar evrimsel yenilikti: bu yumurta, tetrapodların üremek için sulu bir ortama olan bağımlılığını azaltarak, embriyonun kendi özel "havuzunda" karada gelişmesine izin vermiştir.

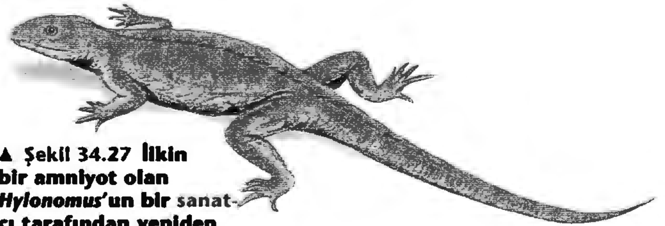
Amfibilerin kabuksuz yumurtalarının aksine sürüngenlerin çoğu ve bazı memelilerin amniyotik yumurtaları bir kabuğa sahiptir. Kuş yumurtalarının kabuğu kalkerlidir (kalsiyum karbonattan yapılmış) ve esnek değildir; buna karşın birçok sürüngenin yumurta kabuğu derimsi ve esnektir. Kabuğun her iki tipinin de hava içerisindeki yumurtanın su kaybını önemli ölçüde yavaşlatması, amniyotaya ait hayvanların amfibilerin ve onların yakın akrabalarının karasal habitatlarda yayıldığından çok daha geniş bir şekilde karasal habitatları işgal etmelerine yardım eden bir adaptasyondur. (Bölüm 30'da tartıştığımız gibi tohumlarda karasal bitkilerin evriminde benzer rol oynamıştır). Çoğu memeli, evrimleri boyunca yumurta kabuğuna sahip değildir, embriyonun kuruması ananın vücudu içerisindeki amniyon içinde gelişmesiyle önlenmiştir.

Amniyotlar karada yaşam için başka anahtar adaptasyonları da kazanmışlardır. Örneğin, amniyotlar akciğerlerini havalandırmak için göğüs kafesini kullanırlar. Bu yöntem, boğaz-temelli havalandırmadan daha etkilidir, amfibiler derileriyle yaptıkları solunumu buna ilave olarak kullanırlar. Göğüs kafesi ile havalandırmanın etkinliğinin artırılması amniyotlarda deri yolu ile solunumun terk edilmesine ve daha az geçirgen bir derinin geliştirilmesine izin vermiş olabilir, böylece su korunur.

Erken Amniyotlar

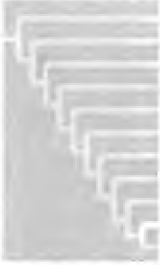
Günümüzde yaşayan amfibilerin ve amniyotların en yakın zamandaki ortak atası, muhtemelen yaklaşık 350 milyon yıl önce yaşamıştır. O zamana ait hiçbir amniyotik yumurta fosili bulunmamıştır, bu, şaşırtıcı bir olay değildir, sadece onların ne kadar narin olduklarını göstermektedir. Günümüzde yaşayan amniyotların, tamamında amniyotik yumurta vardır, son ortak atalarında kesinlikle amniyotik yumurta olmasına rağmen, amniyotik yumurtanın ne zaman ortaya çıkmış olduğunu söylemek henüz mümkün değildir.

Fosillerin bulundukları yerler esas alınacak olursa, en erken amniyotlar ilk tetrapodlar gibi, ılık ve nemli ortamlarda yaşıyorlardı. Ancak erken amniyotlar, zamanla, aralarında kurak ve yüksek enlemlerdeki bölgelerin yer aldığı yeni çevrelerde geniş bir yayılım gösterdiler. En erken amniyotlar küçüktü ve keskin dişlere sahipti; bu özellikler, onların avcı olduklarının bir işaretidir (**Şekil 34.27**). Daha sonraki gruplar, herbivorları içermekteydi; onların öğütücü dişleri ve diğer özellikleri, bunu kanıtlamaktadır.



▲ **Şekil 34.27 İlkin bir amniyot olan *Hylonomus*'un bir sanatçı tarafından yeniden canlandırılması.** Yaklaşık 25 cm uzunluğunda olan bu tür, 310 milyon yıl önce yaşamıştır ve muhtemelen böcekleri ve diğer küçük omurgasızları yiyordu.

Sürüngenler



Sürüngen kladı tepegözlüleri, kertenkeleleri, yılanları, kaplumbağaları, timsahları, kuşları ve soyu tükenmiş olan Plesiosauria ve İchthyosauria gibi birkaç grubu içerir (bakınız Şekil 34.25).

Fosil kanıtlar, en erken sürüngenlerin yaklaşık 310 milyon yıl önce yaşadıklarını ve kertenkelelere benzediklerini işaret etmektedir. Sürüngenler, o zamandan bu yana büyük ölçüde çeşitlendiler, fakat grup olarak onlar, kendilerini diğer tetrapodlardan ayıran birkaç türemiş karakteri paylaşırlar. Örneğin amfibilerin aksine sürüngenler, keratin proteini içeren (bir insanın tırnağı gibi) pullara sahiptiler. Pullar hayvanın derisini kurumaya ve aşınmaya karşı korumaya yardım eder. Ayrıca sürüngenlerin çoğu, kabuklu yumurtalarını karaya bırakır (**Şekil 34.28**). Döllenme, yumurta kabuğu salgılanmadan önce, iç ortamda geçekleşmelidir. Birçok yılan ve kertenkele türü vivipardır, böyle türlerde embriyo dışındaki zarlar embriyoya anasından besinleri elde etme yeteneği veren bir çeşit plasenta oluşturur.

Kertenkeleler ve yılanlar gibi sürüngenler bazen "soğuk kanlı" olarak nitelendirilir, çünkü onlar vücut sıcaklığının kontrolünde büyük ölçüde kendi metabolizmalarını kullanamazlar. Bununla birlikte onlar, davranış adaptasyonlarını kullanarak vücut sıcaklıklarını düzenlerler. Örneğin birçok kertenkele soğuk havada güneş altında güneşlenir ve hava çok sıcakken gölgelik alanlar arar. Bu sürüngenlerin **ektotermik** olduğunu söylemek, daha doğru bir tanımlama olur, ektotermik demek, onların vücut ısılarının ana kaynağının dışarıdan absorbladıkları dış ısı olduğu demektir. (Bu konu Bölüm 40'da daha ayrıntılı olarak tartışılmıştır.) Bir ektotermik sürüngen, besin maddelerinin metabolik olarak yıkmaktan ziyade güneş enerjisiyle doğrudan kendilerini ısıtmak suretiyle, aynı büyüklükteki bir memelinin gereksinim duyduğu besin enerjisinin %10'nundan daha azıyla yaşamını sürdürebilir. Fakat sürüngen kladı tamamıyla ektotermik değildir, kuşlar **endotermiktir**, metabolik aktiviteyle vücut sıcaklığını koruma yeteneğine sahiptirler.



▲ **Şekil 34.28 Sürüngenlerin yumurtadan çıkışı.** Bu zehirli engerek yılanları (*Lachesis muta*), kuşlardan ziyade yaşayan sürüngenler arasında yaygın olan parşömen-benzeri yumurta kabuğunu parçalayarak dışarı çıkıyorlar.

Sürüngenlerin Kökeni ve Evrimsel Açılımı

En eski sürüngen fosilleri, geç Karbonifer periyodu tarihli, Nova Scotia'daki kayaçlarda bulunmuştur. Kertenkele benzeri atalarından dallanan sürüngenlerin ilk ana gruplarından biri, **parareptillerdir**; onlar çoğunlukla büyük, tıknaz ve dörtayaklı herbivorlardı. Bazı parareptillerin derilerinde avcılarına karşı korunmalarını sağlayan plakalar vardı. Parareptiller yaklaşık 200 milyon yıl önce Trias periyodunun sonunda yok oldular.

Parareptillerin ortadan kalkmasıyla sürüngenlerin diğer bir eski grubu olan **daipsidler** çeşitlendiler. Diapsidlerin en belirgin türemiş karakterlerinden birisi, göz çukurunun gerisinde kafatasının her iki yanında bir çift deliğin bulunmasıdır; kaslar, bu deliklerden geçerek çeneye tutunur ve çene hareketini kontrol ederler. Diapsidler iki ana soy hattından oluşmuştur. Bir soy hattı, **Lepidosauria**'yı meydana getirdi; Lepidosauria, tepegözlüleri, kertenkeleleri ve yılanları içerir. Bu soy hattı, aynı zamanda, dev mosasaurların yer aldığı bir takım denizel sürüngenleri de meydana getirmiştir. Bu denizel türlerden bazılarının boyları günümüz balinalarıyla boy ölçüşebilecek durumdaydı, bunların tümünün soyu tükenmiştir. (Kısa bir süre yaşayan Lepidosauria hakkında çok daha fazla şey söyleyebiliriz.)

Diğer bir diapsid soy hattı olan **Archosauria**, timsahları (daha sonra tartışacağız), Pterosauria üyelerini ve dinozorları meydana getirmişlerdir. Geç Triasta ortaya çıkan **Pterosauria** üyeleri, kanat çırparak uçan ilk tetrapodlardır. Pterosauria üyelerinin kanatları, kuşların ve yarasaların kanatlarından tamamen farklıydı. Bu kanat, gövde ya da arka bacak ile ön bacakta bulunan çok uzun bir parmak arasına gerilmiş olan kollajen ile güçlendirilmiş bir zardı. İyi korunmuş fosillerin kanat zarlarında yer alan kasların, kan damarlarının ve sinirlerin gösterdikleri deliller, Pterosauria'ya ait hayvanların uçuşlarına yardım etmek için kanat zarlarını dinamik olarak ayarladıklarına işaret etmektedir.

Pterosauria türlerinin en küçüğü, bir serçeden daha büyük değildi; en büyüğü ise yaklaşık 11 metre kanat açıklığına sahipti. Onlar daha sonra kuşlarda görülen birçok ekolojik aktiviteye de sahiptiler; bazıları böcek yiyiciydi, bazıları açık okyanuslarda balık avlıyordu ve bazıları ise sahip oldukları ince iğne şeklindeki binlerce dişleriyle küçük hayvanları süzüyordu. Fakat 65 milyon yıl önce Kretase periyodunun sonuna gelindiğinde, Pterosauria üyeleri ortadan kalkmıştı.

Karasal ortamdaki **dinozorlar,** şekil ve boyut olarak geniş bir yelpazede çeşitlendiler; öyle ki, iki ayaklı bir güvercin büyüklüğünde olandan boyunlarının uzunluğu ağaçların tepelerindeki yaprakları yemelerine yetecek kadar uzun olup boyları 45 metre olan dört ayaklı dinozorlar vardır. Dinozorların bir soy hattı olan Ornithischia üyeleri herbivordu; onlar, sopa şeklindeki kuyrukları ve boynuz şeklindeki çıkıntılarıyla avcılarına karşı ayrıntılı savunmalar yapan birçok tür içeriyorlardı. Dinozorların diğer bir ana soy hattı olan

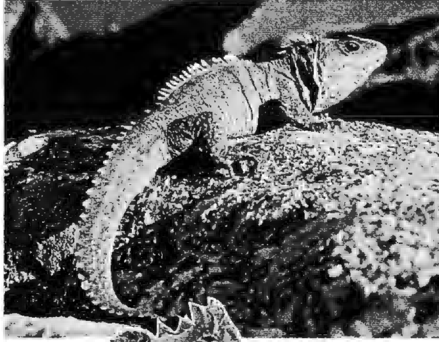
Saurischia, grup olarak **Theropoda** olarak isimlendirilen uzun-boylu devleri içermektedir; bunlar iki ayaklı karnivorlardı. Theropoda, meşhur *Tyrannosaurs rex*'in yanı sıra kuşların atalarını da içeriyordu.

Dinozorların metabolizmaları ile ilgili olarak tartışmalar devam etmektedir. Bazı araştırıcılar, dinozorların bulunduğu dönemdeki sıcaklığa ve değişmeyen Mezozoik iklime dikkat çekmişlerdir. Onlar, büyük dinozorların daha düşük olan yüzey-hacim oranı ile birlikte bir ektotermin uygun vücut sıcaklığını koruyabilmesi için güneşlenme gibi davranışsal adaptasyonlar ile bunu giderdiklerini ileri sürmüşlerdir. Bununla birlikte bazı anatomik kanıtlar en azından bazı dinozorların endoterm olduğu varsayımını desteklemektedir. Ayrıca paleontologlar, Antarktika ve Arktik bölgelerin her ikisinde de dinozorların fosillerini bulmuştur. Bu alanlardaki iklim bugünkünden daha ılıman olmasına karşın, küçük dinozorların ektotermi ile yüksek vücut sıcaklığını korumalarını zorlaştırmaya yetecek derecede soğuktu. Kuşları meydana getiren dinozorlar, bütün kuşlar gibi *kesinlikle* endortermikti.

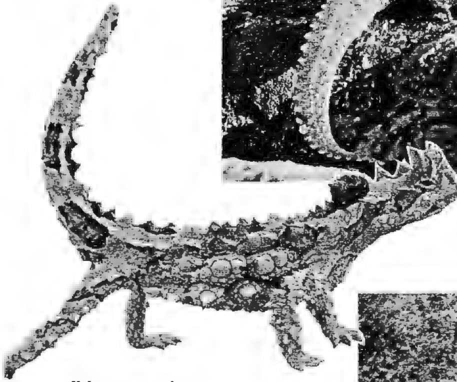
Geleneksel olarak dinozorlar yavaş ve tembel yaratıklar olarak değerlendirilir. Bununla birlikte, 1970'lerin başından bu yana elde edilen fosil bulguları ve araştırmalar, birçok dinozorun çevik ve hızlı hareket ettikleri sonucunu göstermiştir. Dinozorların sahip oldukları üye yapısı kendilerine, gelişigüzel yürüyen erken tetrapodlardan daha etkin bir şekilde yürüme ve koşma yeteneği vermiştir. Fosilleşmiş ayak izleri ve diğer kanıtlar bazı türlerin sosyal olduğunu düşündürmektedir, onlar, günümüzde yaşayan birçok memelinin yaptığı gibi grup halinde yaşadılar ve göç ettiler. Paleontologlar bazı dinozorların, günümüzde kuşların yaptığı gibi yuva yaptıklarını ve kuluçkaya yattıklarını keşfettiler (bakınız Şekil 26.17).

Kuşlar dışındaki tüm dinozorlar, Kretase periyodunun sonunda ortadan kalktı. Onların yok oluşlarına meteor ya da kuyruklu yıldız çarpmasının kısmen de olsa neden olmuş olabileceğini Bölüm 25'de okudunuz. Fosil kayıtlarda yapılan bazı analizler, Kretase periyodunun sonunda dinozor çeşitliliğinin ani bir düşüş göstermesi ile bu görüşün örtüştüğünü doğrulamaktadır. Bununla birlikte, diğer analizler dinozor türlerinin sayısının Kretase periyodu sona ermeden birkaç milyon yıl önce azalmaya başladığını göstermektedir. Bu tartışmayı çözmek için daha fazla fosil bulgularına ve yeni analizlere ihtiyaç olacaktır.

▼ **Şekil 34.29 Günümüzde yaşayan sürüngenler (kuşların dışındaki)**



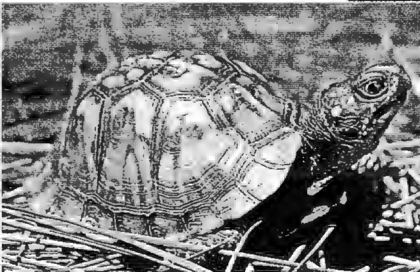
(a) Tepegöz (*Sphenodon punctatus*)



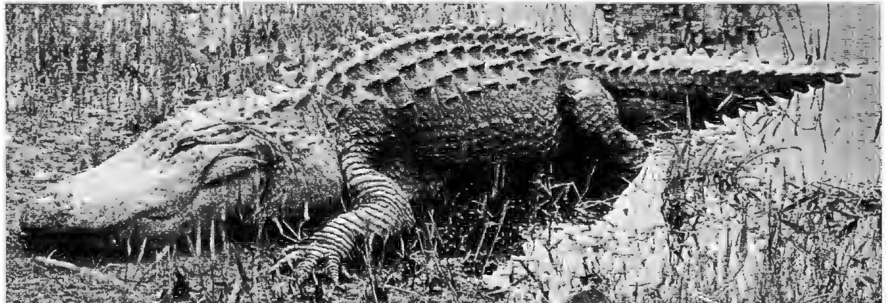
(b) Avustralya dikenli şeytan kertenkelesi (*Moloch horridus*)



(c) Wagler engereği (*Tropidolaemus wagleri*)



(d) Doğu kutu kaplumbağası (*Terrapene carolina carolina*)



(e) Amerikan timsahı (*Alligator mississippiensis*)

Lepidosauria

Lepidosauria'nın yaşayan bir soy hattı, tepegöz olarak adlandırılan kertenkele-benzeri sürüngenlerin iki türü ile temsil edilmektedir (**Şekil 34.29a**). Fosil kayıtlar tepegözlerin atalarının en az 220 milyon yıl önce yaşamış olduklarını göstermektedir. Bu canlılar Kretase periyodu içinde uzunlukları 1 m'ye ulaşarak birçok kıta üzerinde geliştirler. Bununla birlikte, günümüzde tepegözler, sadece Yeni Zelanda

kıyılarındaki 30 adada bulunur. İnsanlar 750 yıl önce Yeni Zelanda'ya ulaştığında, onlara eşlik eden sıçanlar, tepegözlerin yumurtalarını aşırı derecede tüketerek ana adalardaki sürüngenleri ortadan kaldırdı. Uzak adalarda kalan tepegözler, yaklaşık 50 cm uzunluğa sahiptir ve bu hayvanlar, küçük kertenkeleler, kuş yumurtaları ve yavruları üzerinde beslenirler. Bu hayvanlar, 100 yıldan daha uzun süre yaşayabilirler. Onların gelecekte yaşamlarını sürdürebilmesi, habitatlarının sıçanlardan yoksun olarak korunup korunmamasına bağlıdır.

Lepidosauria'nın yaşayan diğer büyük soy hattı, kertenkeleleri ve yılanları içermektedir; Squamata adı verilen bu grup yaklaşık olarak 7.900 türe sahiptir. Kertenkeleler, günümüzde yaşayan sürüngenler arasında en fazla çeşitlilik gösteren ve en fazla sayıda türe sahip olan (kuşlar dışında) sürüngenlerdir (**Şekil 34.29b**). Çoğu kertenkele küçüktür; 2001 yılında Dominik Cumhuriyetinde keşfedilen Jaragua kertenkelesi sadece 16 mm uzunluğundadır - on sent üzerine rahatlıkla sığacak kadar küçüktür. Buna zıt olarak Endonezya ejderi, 3 m boya ulaşabilir. Bu kertenkele, ısırdığında verdiği zehir sayesinde geyikleri ve diğer büyük avları avlar.

Yılanlar, bacaksız Lepidosauria üyeleridir (**Şekil 34.29c**). Bölüm 26'da tanımlandığı gibi, yılanlar bacakları olan kertenkelelerden köken almıştır. Günümüzde yılanların bazı türlerinde körelmiş durumda kalça kemeri ve üye kemiklerinin bulunması, onların atalarının bacaklı olduğuna kanıt sağlar. Yılanlar, bacaklarının eksikliğine rağmen karada hareket etmede oldukça başarılıdırlar; çoğu zaman lateral bükülmelerle üretilen kasılma dalgaları, baştan kuyruğa kadar iletilir. Bükülmeler sayesinde katı cisimlere karşı uyguladıkları güç, yılanı ileri doğru iter. Yılanlar, vücutları boyunca birçok noktada karın tarafındaki pullar ile zemini kavrayarak ve arada kalan noktaları hafifçe kaldırıp öne doğru çekerek hareket edebilirler.

Yılanlar karnivordurlar ve sahip oldukları bir takım adaptasyonlar, avlarını yemelerine ve avlanmalarına yardımcı olur. Bu hayvanlar kulak zarından yoksun olmalarına karşın çok duyarlı kimyasal alıcılara sahiptirler; yılanlar, zemindeki titreşimlere duyarlıdır, bu özellik onlara avın hareketlerini saptamasına yardım eder. Çıngıraklı yılanların burun delikleri ile gözleri arasında bulunan ısı saptayıcı organlar, sıcaklıktaki küçük değişimlere duyarlıdır. Bu organlar, gece avlanan bu avcıların, sıcakkanlı olan avlarının yerlerini saptamalarına yardımcı olur. Zehirli yılanlar zehirlerini, içi boş ya da oluklu olabilen bir çift sivri dişle zerk eder. Dışarıya uzatılabilen dilleri zehirli değildir, fakat kokuları, ağız tavanında bulunan koku alma organlarına doğru bir fan gibi yelpazeleyip göndermeye yardım eder. Çene kemiklerinin birbirine gevşek olarak eklemlenmiş olması ve elastik deri, çoğu yılanın kendi başlarının çapından daha büyük olan avı yutabilme olanağı sağlar (bakınız Şekil 23.19).

Kaplumbağalar

Kaplumbağalar, günümüzde yaşayan sürüngenlerin en farklı gruplarından biridir. Kaplumbağaların hepsi, kutu benzeri bir kabuğa sahiptir; kabuk, omurgayla, köprücük kemiği ile (clavicula) ve kaburgalarla kaynaşmış olan alt ve üst parçalardan meydan gelmiştir (**Şekil 34.29d**). Kaplumbağaların bilinen 307 türünün çoğu, avcılarına karşı, mükemmel bir savunma sağlayan sert bir kabuğa sahiptir. 2008 yılında yapılan bir çalışma, kaplumbağa soy hattının bilinen en eski fosillinin 220 milyon yıl öncesine ait olduğunu kaydetmiştir. Bu fosilin, alt kabuğunun tam fakat üst kabuğunun tam olmaması, kaplumbağaların, tam kabuğu aşamalı olarak kazanmış olabileceklerini akla getirmektedir. Bu fosilin denizel tortullar içinde bulunması, kaplumbağaların sığ kıyı sularında ortaya çıkmış olabileceğine de işaret etmektedir. Ancak diğer bilim insanları, kaplumbağaların karasal kökenli olabileceğini ve bu fosilin tamamlanmamış üst kabuğunun sucul yaşam tarzı için özelleşmiş bir adaptasyon olabileceğini iddia etmişlerdir. Bilim insanları, kaplumbağaların kökenine ışık tutabilecek fosilleri aramaya devam etmektedirler.

En erken kaplumbağalar, başlarını kabuklarının içerisine geriye çekemezdi, fakat bunu yapmak için kullanılan mekanizmalar, kaplumbağaların iki ayrı dalında bağımsız olarak ortaya çıktı. Yan-boyunlu kaplumbağalar, boyunlarını yatay olarak kıvırırken, dikey- boyunlu kaplumbağalar boyunlarını dikey olarak katlarlar.

Bazı kaplumbağalar çöllere uyum sağlamıştır, diğerleri tümüyle gölet ve nehirlerde yaşarlar. Bazıları, denizlere dönmüştür. Deniz kaplumbağaları indirgenmiş bir kabuğa ve bir yüzgeç işlevi gören genişlemiş ön üyelere sahiptir. Onlar, yaşayan en büyük kaplumbağaları içerirler; derinlere dalan sırtı derimsi olan bu kaplumbağaların ağırlığı; 1500 kilogramı aşabilir ve denizanaları üzerinde beslenirler. Yumuşak derili kaplumbağalar ve diğer deniz kaplumbağaları, balıkçı ağlarına takılmaları ve yumurta bıraktıkları yerlerde plajların gelişmesi nedeniyle tehlike altındadırlar.

Alligatorlar ve Timsahlar

Amerikan timsahları (alligatorlar) ve diğer timsahlar (tümü timsahlar olarak adlandırılır) geç Trias periyodundan geriye kalan bir soy hattına aittir (**Şekil 34.29e**). Bu soy hattının en erken üyeleri, uzun ince bacakları olan küçük karasal tetrapodlardı. Daha sonraki türler daha iri olmaya başladılar ve yukarıya yönelik burun delikleriyle hava soluyarak sucul ortamlara uyum sağladılar. Bazı Mezozoik timsahları 12 m'ye kadar büyüdü ve dinozorlara ve su kıyısındaki diğer avlarına saldırabiliyorlardı.

Günümüzde yaşayan timsahların bilinen 23 türü, dünyanın sıcak bölgeleriyle sınırlanmıştır. Amerika Birleşik Devletlerinin güney doğusunda yayılış gösteren alligatorlar, tehlike altındaki türler listesinde yıllarca kaldıktan sonra bir dönüş yapmışlardır.

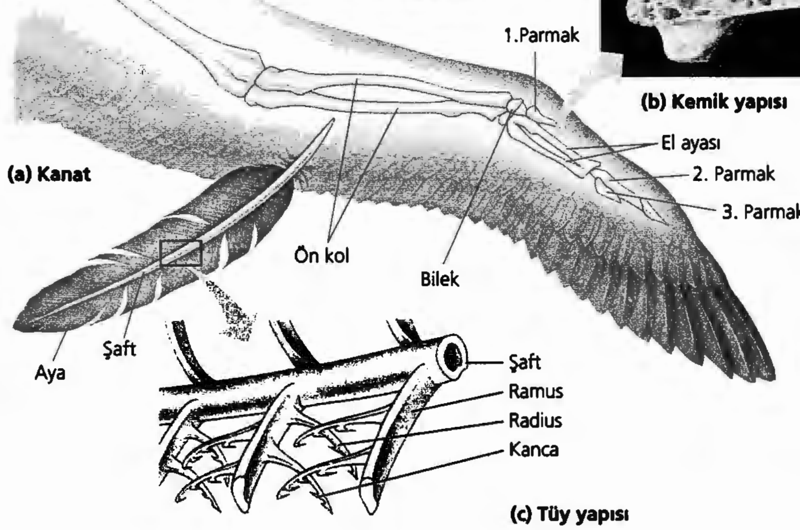
Kuşlar

Kuşların dünyada yaklaşık olarak 10.000 türü vardır. Kuşlar da timsahlar gibi Archosauria üyeleridir, fakat onların anatomilerindeki hemen hemen her özellik, uçmaya uyumlarını sağlayacak şekilde değişikliğe uğramıştır.

Kuşların Türemiş Karakterleri Kuşların karakterlerinin çoğu, uçmayı kolaylaştıran adaptasyonlardır; bu adaptasyonlar arasında daha etkin bir uçuş için ağırlığın azaltılmasını sağlayan değişiklikler yer alır. Örneğin kuşlar idrar kesesinden yoksundur ve çoğu türün dişileri sadece bir tane yumurtalığa sahiptir. Dişi ve erkeğin her ikisinin de gonatları, üreme dönemi dışında, genellikle küçüktür; üreme döneminde gonatların büyüklüğü artar. Günümüzde yaşayan kuşların dişsiz olması, baş ağırlığını azaltan bir adaptasyondur.







◀ **Şekil 34.30 Biçim işleve uyar kuş kanadı ve tüy. (a)** Bir kanat dört üyelilerin ön üyesinin yeniden tasarlanmış bir versiyonudur. **(b)** Kuşların çoğunun kemikleri, bal peteği şeklinde içyapıya sahiptir ve içleri hava ile doludur. **(c)** Bir tüy, merkezi içi boş bir şaft ve ışın şeklinde uzanan tüy bayrağından (aya) oluşur. Tüy ayası ramuluslardan meydana gelir. Ramuluslar ise sıra şeklinde dizilmiş radius olarak adlandırılan daha küçük dalları taşır. Sıralı olan uçma telekleri serttir ve vücudun ve kanatların aerodinamik yapısına katkıda bulunurlar. Onların radiusları komşu ramus üzerindeki radiuslara tutunan kancalara sahiptir. Kuş, gagası ile düzeltme yaptığı zaman, uçma teleklerinin her birini boydan boya kat ederek kancaların birbirine geçmesini ve ramulusların tüy ayası şeklinde birleşmesini sağlar. Hav tüyleri kancadan yoksundur, ramulusların serbest olarak düzenlenmesi bir yumuşaklık verir ve havayı hapsederek izolasyonu sağlar.

Bir kuşun uçmak için en belirgin adaptasyonu, kanatları ve tüyleridir (**Şekil 34.30**). Tüyler, diğer sürüngenlerin pullarında da bulunan β-keratin proteininden yapılmıştır. Kanatlardaki tüylerin biçim ve düzenlenmesi kuşun uçma şekline bağlı olarak biçimlenir ve bunlar bir uçağın kanadı gibi aynı aerodinamik prensiple çalışır. Kanatları çırpmak için gereken güç, gemi karinası şeklindeki sternuma (göğüs kemiği) bağlanmış büyük pektoral (göğüs) kasların kasılıp gevşemesiyle sağlanır. Kartallar ve atmacalar gibi bazı kuşlar, hava akımları üzerinde süzülerek uçmaya uyum sağlamış kanatlara sahiptir ve kanatlarını yalnız arada sırada çırparlar. Sinekkuşlarının da dahil olduğu bazı kuşlar, havada kalmak için kanatlarını sürekli çırpmak zorundadırlar (bakınız Şekil 34.34). En hızlı uçan kuşlar arasında yer alan kılıç kırlangıçları, isimlerine uygun bir şekilde, 170 km/saat hız yapabilirler.

Uçma, birçok yarar sağlar. Uçma, avlanma ve leşlerle beslenme şansını artırır, birçok kuş, besleyici değeri yüksek ve bol bir besin kaynağı olan uçan böcekleri tüketir. Uçma, aynı zamanda, kuşların yer yüzeyindeki avcılarından kaçmalarını sağlar ve bazı kuşların uzun mesafelere göç ederek mevsimsel üreme alanlarını ve farklı yiyecek kaynaklarını kullanmalarına imkan verir.

Uçma eylemi, aktif bir metabolizma sayesinde büyük miktarda enerji harcamasına ihtiyaç duyar. Kuşlar endotermiktir, vücut sıcaklığını sabit tutmak için kendi metabolik ısılarını kullanırlar. Tüyler ve bazı türlerdeki yağ tabakası, kuşların vücut ısısını koruyabilmesi için yalıtım sağlar. Akciğerler, oksijen alınmasını ve hava akımını artıran elastik hava keselerine ince borularla bağlıdır. Bu etkin solunum sistemi ve dört odacıklı kalbin yer aldığı dolaşım sistemi, dokuların oksijen ve besin ihtiyacını çok iyi bir şeklide karşılayarak yüksek bir metabolizma hızını destekler.

Uçma, aynı zamanda, keskin görüş ve iyi kas kontrolünün her ikisine de gereksinim duyar. Kuşlar, renkli görme yeteneğine ve mükemmel bir görüş mesafesine sahiptir. Beyinlerindeki görme alanı ve motor bölgeleri çok iyi gelişmiştir; ve beyinleri oransal olarak amfibilerinkinden ve kuşlar dışındaki sürüngenlerden daha büyüktür.

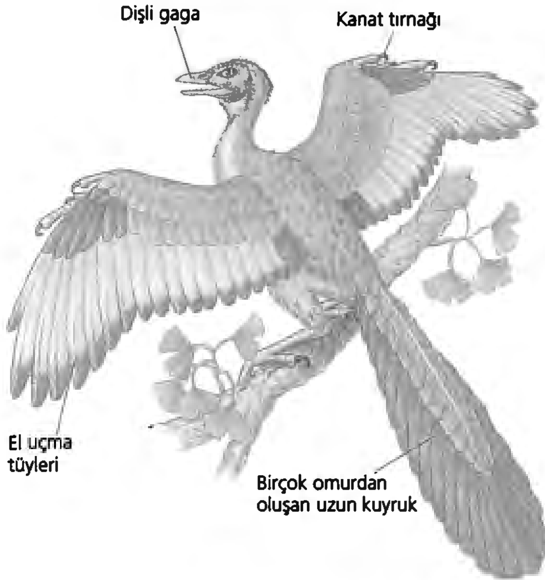
Kuşlar, özellikle üreme dönemlerinde, çok karmaşık davranış biçimleri sergilerler; zira üreme dönemlerinde çok ince ayrıntılı kur davranışlarıyla meşgul olurlar. Yumurtalar bırakıldıklarında kabuklu olduğu için, döllenme iç döllenme şeklinde olmak zorundadır. Çiftleşme olayı, çiftlerin kloaklarının dışarıya açılan deliklerinin birbiriyle yakın temasını gerektirir. Yumurtalar bırakıldıktan sonra, kuş embriyosunun sıcak tutulması gerektiğinden, türlere bağlı olarak dişi ya da erkek, veya her ikisi de kuluçkaya yatar.

Kuşların Kökeni Kuşların ve sürüngen fosillerin kladistik analizleri, kuşların theropod olarak isimlendirilen iki ayağı üzerinde yürüyen Saurischia'ya ait dinozorlar grubuna bağlı olduğuna işaret etmektedir. Çinli paleontologlar, 1990 yılının sonlarından bu yana, kuşların kökenine ışık tutan tüylü theropod fosillerinin olağanüstü bir hazinesini ortaya çıkardılar. Dinozorların birkaç türü, kanatları tüylü olan kuşlarla yakından ilişkiliydi; ve türlerin genişçe bir grubu, iplik şek-

linde tüylere sahipti. Böyle bulgular, tüylerin etkili bir şekilde uçma olayından önce geliştiğini ima etmektedir. Bu ilkin tüylerin olası işlevleri arasında yalıtımı sağlama, gizlenmeyi gerçekleştirme ve kur yapma yer almaktadır.

Theropoda türlerinde uçma nasıl meydana geldi? Bir senaryoya göre tüyler, küçük ve koşan dinozorlara avlarını yakalamak için koşarken ya da avcılarından kaçarken havaya doğru sıçramalarında küçükte olsa ek bir yükselme imkânı veriyordu. Ya da küçük dinozorlar tepelere koşarken tüylü ön üyelerini çırparak çekme gücü kazanmış olabilirler -bu günümüzde bazı kuşlarda gözlenen bir davranıştır. Üçüncü bir senaryoda, bazı dinozorların ağaçlara tırmandığı ve tüylerinin yardımı ile süzüldükleridir. Etkili bir uçuşun ortaya çıkmasında, kuşların zeminden havaya doğru mu yoksa ağaçlardan aşağıya doğru mu uçtuğuna ilişkin temel soru üzerinde paleontologlardan mühendislere kadar bilim insanları çalışmaktadır.

Kuşlar, 150 milyon yıl önce tüylü theropodlardan türemiştir. Bilinen en eski kuş olan *Archaeopteryx*'in kalıntılarına 1861 yılında Almanya'da kireçtaşı ocaklarında rastlanmıştır (**Şekil 34.31**). *Archaeopteryx*, tüylü kanatlara sahipti; fakat dişleri, kanatlarında tırnaklı parmakları ve uzun kuyruk gibi atasal özellikleri koruyordu. *Archaeopteryx*, yüksek hızlarda iyi uçuyordu; fakat günümüzdeki kuşların aksine, ayakta durma pozisyonunda havalanamıyordu. Kretase periyodundan daha sonraki kuşların fosilleri, bazı atasal dinozor özelliklerinin kademeli olarak kaybolduğunu gösterir. Örneğin dişler ve tırnaklı ön üyeler ortadan kalkarken günümüzdeki kuşlarda bulunan yelpaze şeklindeki tüylerle kaplanmış kısa bir kuyruk yenilik olarak kazanılmıştır.



▲ **Şekil 34.31 En ilkin kuş olarak bilinen *Archaeopteryx*'in bir sanatçı tarafından yeniden yapılandırılması.** Fosil kanıtı, *Archaeopteryx*'in güçlü olarak uçabildiğini fakat kuş olmayan dinozorların birçok özelliğine sahip olduğunu gösterir.



▲ **Şekil 34.32 Bir emu (*Dromaius novaehollandiae*), Avustralya yerlisi uçamayan bir kuş.**

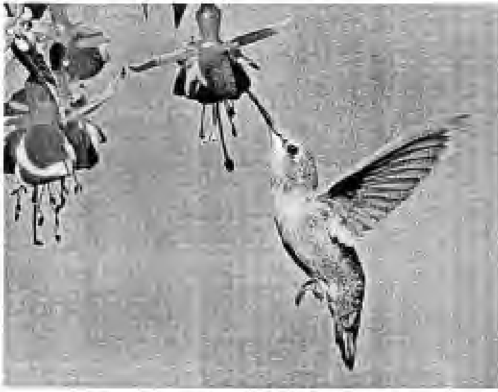
Günümüzde Yaşayan Kuşlar Günümüzde yaşayan kuşların 28 takımını içeren Neornithes kladının net kanıtları, 65.5 milyon yıl önceki Kretase-Paleojen sınırında bulunabilir. Günümüzde yaşayan ve soyu tükenmiş kuşların birkaç grubu, bir ya da daha fazla sayıda uçmayan türleri içermektedir. Struthioniformes takımını oluşturan uçamayan kuşlar, Afrika devekuşlarını, Amerikan devekuşlarını, kivi, Avustralya devekuşlarını ve emuları kapsar (**Şekil 34.32**). Struthioniformes takımının üyelerinde, göğüs kemiğinin karinası yoktur ve göğüs kasları, uçabilen kuşlarınkine göre oransal olarak küçüktür.

Penguenler, Sphenisciformes takımının uçucu olmayan kuşlarıdır, fakat onlar uçan kuşlar gibi güçlü göğüs kaslarına sahiptirler. Onlar su içinde "uçmak" için bu kasları kullanırlar: Penguenler, yüzgeç benzeri kanatlarını daha çok tipik bir kuşun uçma hareketlerine benzer bir şekilde çırparak yüzerler (**Şekil 34.33**). Su yelveleri, ördekler ve güvercinlerin bazı türleri de uçamazlar.

Uçan kuşların çoğu, uçma ihtiyacına cevap verebilecek şekilde birbirine benzer genel vücut yapısına sahipken, yeteri kadar deneyime sahip olan kuş gözlemcileri onları, profillerinden, renklerinden, davranış ve gaga biçimlerinden ayırt edebilir. Bir sinek kuşunun eşsiz olan kanat iskeleti, sadece bu kuşların havada durabilmelerini ve arkaya doğru uçma-



▲ **Şekil 34.33 Su altında "uçan" bir kral pengueni (*Aptenodytes patagonicus*).** Penguenler, mekik şeklindeki vücutları ve güçlü pektoral (göğüs) kasları ile hızlı ve çevik yüzücülerdir.

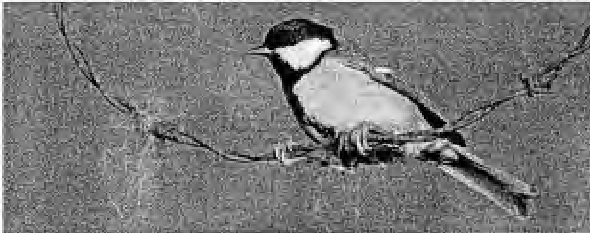


◀ **Şekil 34.34 Havada asılı dururken beslenen sinek kuşu.** Bir sinek kuşu kanatları ile her yöne dönebilir, bu kuşun havada asılı kalmasına ve gerisin geriye uçmasına olanak sağlar.

larını sağlar (**Şekil 34.34**). Ergin kuşlarda dişler bulunmaz; fakat onların gagaları, kuşların evrimi boyunca farklı besinler için uygun biçimler almıştır. Papağanlar gibi bazı kuşlar, sahip oldukları parçalayıcı, kırıcı gagalarıyla sert kabuklu yemişleri ve tohumları kırarak açabilirler. Flamingolar gibi diğer kuşlar, süzüntüyle beslenicidirler. Onların gagalarında sudaki besin parçalarını yakalamalarına olanak sağlayan olağanüstü "süzgeçleri" vardır (**Şekil 34.35**). Ayak yapısı da önemli ölçüde değişiklik gösterir. Çeşitli kuşlar ayaklarını, ağaçta tünemek (**Şekil 34.36**), yiyecekleri kavramak, savunma yapmak, yüzmek ya da yürümek ve hatta kur davranışları sergilemek için kullanırlar (bakınız Şekil 24.3e).



◀ **Şekil 34.35 Özelleşmiş gagalar.** Bu büyük flamingo (*Phoenicopterus ruber*) gagasını suyun içine daldırır ve yiyecekleri süzer.



▲ **Şekil 34.36 Tünemeye adapte olmuş ayaklar.** Bu büyük baştankara (*Parus major*), Passeriformes (ötücü tüneyen kuşlar)'in bir üyesidir. Bu kuşların ayak parmakları bir dalın ya da bir kablonun/telin etrafını kavrayabilir, bu da kuşun uzun süreler için dinlenmesine olanak sağlar.

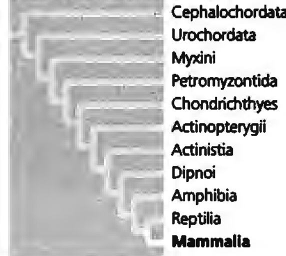
KAVRAM KONTROLÜ 34.6

1. Karada yaşam için amniyotların üç anahtar adaptasyonunu tanımlayınız.
2. Yılanlar, tetrapod mudur? Açıklayınız.
3. Uçmak için, kuşların dört adaptasyonunu tanımlayınız.
4. EĞER ÖYLE İSE? Kaplumbağaların Lepidosauria grubuna diğer sürüngenlerden daha yakın ilişkili olduğunu varsayalım. Bu ilişkiyi göstermek için Şekil 34.25'i yeniden çiziniz ve tüm yaşayan sürüngenler tarafından paylaşılan en yakın ortak ataları temsil edenleri işaretleyiniz. O atanın tüm soylarını içeren sürüngen kladını tanımlayan sürüngenleri listeleyiniz.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **34.7**

Memeliler, kılları olan ve süt üreten amniyotlardır



Tartışmış olduğumuz sürüngenler, amniyotların iki soy hattından biriydi. Diğer amniyot soy hattı, bizim de dahil olduğumuz **memelilerdir** (sınıf Mammalia). Bugün memelilerin dünya üzerinde yaşadığı bilinen 5.300'den fazla türü vardır.

Memelilerin Türemiş Karakterleri

Memelilerin ayırt edici karakteri, isimlerinin türetildiği meme bezleridir; bu bezler, yavrular için süt üretir. Memelilerin hepsinde ana olan bireyler, yavrularını sütle beslerler; süt, yağ, şeker, protein, mineral ve vitaminler açısından dengelenmiş bir besindir. Kıllar diğer bir memeli karakteridir; ve derinin altındaki yağ tabakası, vücuttaki ısının korunmasına yardım eder. Memeliler de kuşlar gibi endotermiktir ve çoğu yüksek bir metabolik hıza sahiptir. Etkin bir solunum ve dolaşım sistemi (dört odacıklı bir kalp vardır), bir memelinin metabolizmasını destekler. Kastan yapılmış olan diyafram, akciğerlerin havalandırılmasına yardım eder.

Memeliler de kuşlar gibi kendileriyle aynı büyüklükteki diğer omurgalılardan daha büyük bir beyne sahiptir; ve birçok tür, öğrenme yeteneğine sahiptir. Ve kuşlarda olduğu gibi, yavrular için ebeveyn bakım dönemi oransal olarak daha uzundur, bu süre içerisinde yavrular ebeveynlerini gözlemleyerek hayatta kalabilmeleri için önemli olan şeyleri öğrenirler.

Farklılaşmış dişler, memelilerin diğer önemli bir özelliğidir. Sürüngenlerin genellikle şekil ve büyüklük açısından aynı olan dişlerinin yerine, memelilerin çeneleri çok farklı yiyecekleri çiğnemek için uyum sağlamış, büyüklük ve şekil bakımından büyük çeşitlilik gösteren dişleri taşır. Çoğu memeliler gibi insanlar da kesmek (kesici ve köpek dişleri) ve öğütüp ezmek için (ön azılar ve azı dişleri) dişlere sahiptir (bakınız Şekil 41.16).

Memelilerin Erken Dönemdeki Evrimi

Memeliler **synapsid** olarak bilinen amniyotların bir grubuna aittir. Memeli olmayan erken sinapsidlerin kılları yoktu; yayılarak yürüme biçimine sahiptiler ve yumurta koyuyorlardı. Sinapsidlerin ayırt edici karakteri, göz çukurunun gerisinde olmak üzere kafatasının her iki yanında bulunan birer temporal deliktir. İnsanlarda da bu özellik korunur; çenenizdeki kaslar temporal delikten geçer ve şakağınıza sıkıca bağlanır. Fosil kanıtlar, çenelerin memeli özelliği gösteren daha erken sinapsidlerin birbirini takip eden soy hatlarında aşamalı olarak ortaya çıktığını göstermektedir (bakınız Şekil 25.6); bu değişikliklerin tümü 100 milyon yıldan daha fazla zaman almıştır. Ayrıca önceleri çene eklemini oluşturan kemiklerden iki tanesi, memelilerin orta kulağı içerisine dâhil edilmiştir (**Şekil 34.37**). Bu evrimsel değişiklik, gelişim sırasında meydana gelen değişiklikleri yansıtır. Örneğin büyüyen bir memeli embriyosunun çenesinin posteriyör bölgesinin -bir sürüngende articular kemiği oluşturur-çeneden ayrıldığını ve kulakta çekiç kemiğini oluşturduğu gözlenebilir.

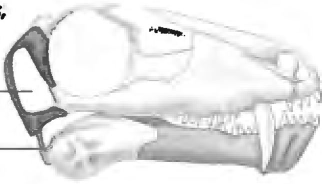
Sinapsidler, Permiyen periyodu boyunca büyük herbivor ve karnivorlara evrimleşti; ve bir süre sonra, o zamanın dominant tetrapodları oldular. Ancak Permiyen-Trias yok oluşu, onları çok ağır bir şekilde etkiledi ve Trias boyunca onların çeşitliliği çöktü (251-200 milyon yıl önce). Memeli benzeri sinapsidler, Trias döneminin sonuna kadar gittikçe artarak ortaya çıktılar. Bu sinapsidler, gerçek anlamda memeli olmasalar da, memelileri diğer sinapsidlerden ayıran bir takım türemiş karakterleri kazanmışlardı. Bu hayvanlar küçüktü ve büyük olasılıkla kıllıydı, muhtemelen geceleri böceklerle beslenmekteydiler. Bu hayvanların kemikleri, onların diğer sinapsidlerden daha hızlı büyüdüklerini göstermekte, ve onların, muhtemelen oransal olarak yüksek bir metabolik hıza sahip olduklarına işaret etmektedir: Bununla birlikte onlar hala yumurta koyuyordu.

İlk gerçek memeliler, Jura periyodu boyunca (200-145 milyon yıl önce) ortaya çıktı ve birçok kısa ömürlü soy hatlarına çeşitlendiler. Memelilerin birçok farklı grubu, Jura ve Kretase periyodunda dinozorlarla birlikte bir arada bulunuyordu; fakat bu türler, komünitelerinde bol ya da baskın olmayan üyelerdi. Onların çoğunun boyu, 1 metreden daha kısaydı. Onların küçük boyutlu olmalarına ilişkin olası bir açıklama, büyük vücutlu hayvanların hali hazırdaki ekolojik nişlerinin dinozorlar tarafından işgal edilmiş olmasıdır.

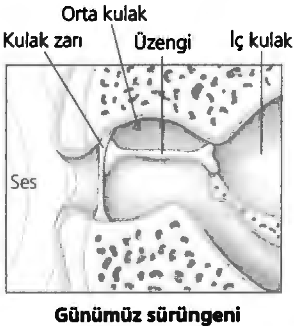
Memelilerin üç ana soy hattı Kretase periyodunun erken dönemlerinde ortaya çıkmıştır: bu hatlar, Monotremata (yumurtlayan memeliler), Marsupialia (keseli memeliler) ve Eutheria (plasentalı memeliler) gruplarına gitmektedir. Geç Kretase periyodu boyunca, büyük dinozorların, Pterosauria grubunun ve denizel sürüngenlerinin ortadan kalkmasından sonra, memeliler uyumsal açılım geçirerek büyük yırtıcıları, herbivorları, uçabilen ve sucul türleri meydana getirdiler.

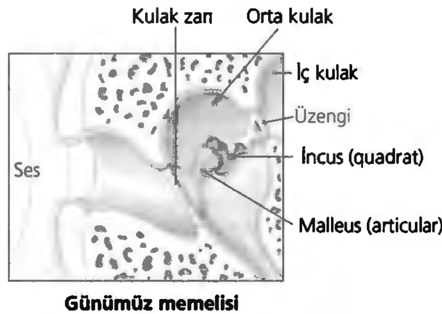
Monotremata

Yumurtlayan memeliler, sadece Avustralya'da ve Yeni Gine'de bulunurlar. Onlar ornitorenklerin bir türü ve ekidnaların (dikenli karıncayiyenler) dört türü ile temsil edilmektedirler. Monotrematların yumurta bırakması, amniyot ve sürüngenlerin çoğunda korunmuş olan bir atasal karakterdir



(a) *Biarmosuchus*'ta artikular ve quadrat kemikleri, çene eklemini oluşturmuştur.



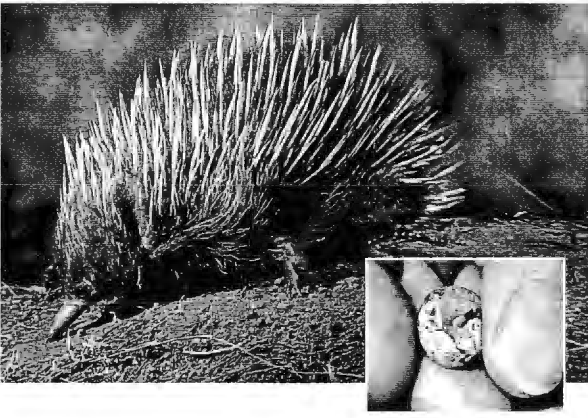


Günümüz sürüngeni **Günümüz memelisi**

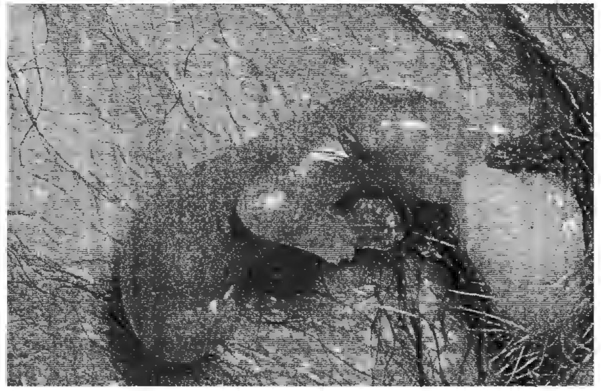
(b) Memeli kafatasının yeniden modellendirildiği evrimleşme süresince dentary ve squamosal kemikleri arasında yeni bir çene eklemi oluşmuştur (bakınız Şekil 25.6). Artık çenede kullanılmayan quadratum ve articular kemikleri, orta kulak içinde bulunan ve sesi kulak zarından iç kulağa ileten üç kemikten ikisine dönüşmüştür.

◄ **Şekil 34.37 Memelilerin kulak kemiklerinin evrimi.** Bir sinapsid olan *Biarmosuchus* soy hattı, ileride memelilerin oluşmasına neden olmuştur. Memelilerin kulakları içindeki sesi ileten kemikler, memeli olmayan sinapsidlerin çenelerindeki kemiklerin modifikasyonu ile ortaya çıkmıştır.

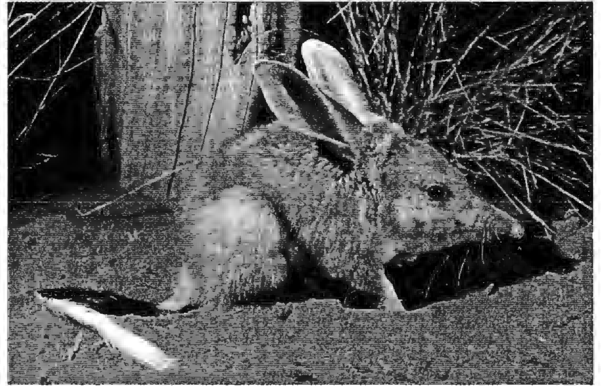
BAĞLANTI KUR *Kavram 25.6 (sayfa 530)'daki ön adaptasyonu (eksaptasyonu) yeniden gözden geçir. Bu sürecin, hangi ön adaptasyonla olduğunu özetle ve memelilerin iç kulağı içindeki artikular ve quadratum kemiklerinin nasıl birleştiğini bir örnek vererek açıklayınız.*



▲ **Şekil 34.38 Kısa-gagalı ekidna (*Tachyglossus aculeatus*), bir Avustralya yumurtlayan memelisi.** Yumurtlayan memeliler kıllara sahiptir ve süt üretirler, fakat meme uçları yoktur. Memeliler içinde yalnız Monotremata üyeleri yumurta bırakır (ekli küçük resim).



(a) Genç bir fırça kuyruklu opossum. Genç bir keseli memeli gelişiminin çok erken bir evresinde doğar. Bir meme ucundan beslenerek büyümelerini tamamlar (birçok türde analarının kesesi içinde).



(b) Uzun-burunlu bandikot. Bandikotların çoğu toprakları kazarak tünel açarlar, ana besinlerini böcekler oluşturur, bunun yanı sıra küçük omurgalıları ve bitkisel materyalleri de yiyerek beslenirler. Geriye açılan kese, anaları toprağı kazarken genç yavruları kirlenmeden korur. Kangurular gibi diğer keseli memeliler öne açılan bir keseye sahiptir.

▲ **Şekil 34.39 Avustralya keseli memelileri.**

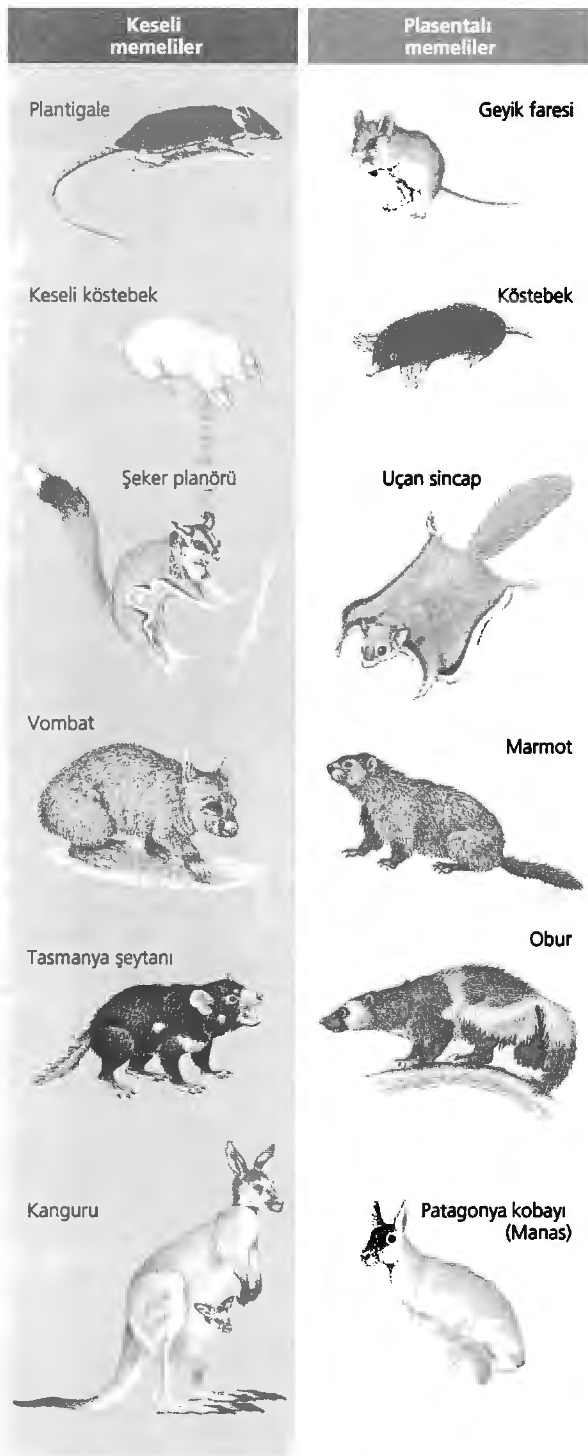
(**Şekil 34.38**). Tüm memeliler gibi, yumurtlayan memeliler de kıllara sahiptir ve süt üretirler, fakat bunların meme uçları yoktur. Süt, ananın karnı üzerinde bulunan bezlerden salgılanır. Yavru yumurtadan çıktıktan sonra ananın kürkünden sütü emer.

Marsupialia

Opposumlar, kangurular ve koalalar **Marsupialia** örnekleridir. Keseli memeliler ve plasentalı memelilerin her ikisi de yumurtlayan memeliler arasında rastlanmayan türemiş karakterleri paylaşırlar. Bunlar daha yüksek metabolik hıza ve süt sağlayan meme uçlarına sahiptir; ve canlı yavru doğururlar. Embriyo, dişinin üreme kanalındaki uterus içerisinde gelişir. Uterusun astarı ve embriyodan gelişen ekstra embriyonik zarlar, bir **plasenta** oluşturur. Plasenta, besinlerin ananın kanından embriyoya difüzyonla geçtiği bir yapıdır.

Keselilerin yavruları, gelişimlerinin çok erken evresinde doğurulur ve bakım yapılmak suretiyle embriyonik gelişimleri tamamlanır. Çoğu türde bakımı yapılan gençler, ***marsupium*** olarak isimlendirilen anaya ait bir kese içerisinde tutulur (**Şekil 34.39a**). Örneğin, döllendikten 33 gün sonra doğan bir kırmızı kanguru yavrusu, yaklaşık bir balarısı büyüklüğündedir. Arka bacakları gelişmemiştir, fakat ön bacakları ananın üreme kanalından çıktıktan sonra, ananın vücudunun ön kısmına açılan bir keseye birkaç dakika süren bir yolculukla ulaşmak için yeterli güce sahiptir. Diğer bazı türlerde marsupium, ananın vücudunun arka kısmına açılır, bandikotlardaki bu yapı, anaları çukur kazarken yavruları pislikten korur (**Şekil 34.39b**).

Keseli memeliler Mezozoik devri boyunca dünyanın her yerinde bulunuyorlardı, fakat günümüzde Avustralya bölgesinde ve Kuzey ve Güney Amerika'da bulunmaktadırlar. Keseli memelilerin biyocoğrafyası, biyolojik ve jeolojik evrim arasındaki karşılıklı etkileşimi sergileyen bir örnektir (bakınız kavram 25.4). Süper kıta Pangea'nın parçalanmasından sonra Avustralya ve Güney Amerika, ada kıtalar haline geldi; ve bu bölgedeki keseli memeliler, kuzeydeki kıtalarda açılıma başlayan plasentalı memelilerden yalıtılarak çeşitlendiler. Senozoik çağın başlangıcına kadar, yaklaşık 65 milyon yıl önce Avustralya'nın diğer kıtalarla hiçbir bağlantısı olmamıştır. Avustralya'da plasentalı memelilere benzerlik gösteren çeşitli keseli türlerinin, dünyanın diğer kısımlarındaki benzer ekolojik nişleri işgal etmesi konvergent evrimle sonuçlanmıştır (**Şekil 34.40**). Buna karşılık Güney Amerika, Paleojen periyodu boyunca çok çeşitli keseli memeli faunasına sahipti; bu dönemde plasentalı memeliler birkaç göç yaşadı. En önemli göçlerden bir tanesi 3 milyon yıl önce, Kuzey ve Güney Amerika'yı birleştiren Panama kıstağı oluştuğunda oldu. Hayvanların iki yönlü kapsamlı trafiği, karasal köprü üzerinden olmuştur. Günümüzde keseli memelilerin sadece üç familyası Avustralya bölgesi dışında yaşamaktadır; ve keseli sıçanın (opossum) birkaç türü, Kuzey Amerika'da yabanıl olarak yaşamaktadır.



▲ **Şekil 34.40 Keseli ve plasentalı memelilerin konvergent evrimi.** (Çizimler ölçekli değil.)

Eutheria (Plasentalı Memeliler)

Eutheria üyeleri, genellikle plasentalı memeliler olarak bilinirler, çünkü onların plasentaları keseli memelilerinkinden daha komplekstir. Plasentalı memeliler, keseli memelilerden daha uzun bir gebelik dönemine sahiptir. Genç plasentalılar, embriyonik gelişimlerini uterus içerisinde tamamlarlar ve embriyo anasına plasenta ile bağlıdır. Plasentalı memelilerin plasentası, ana ile embriyo arasında yakın ve uzun süreli bir birliktelik sağlar ve genç bireyi geliştirir.

Günümüzde yaşayan plasentalı memelilerin büyük gruplarının, evrimsel değişiklikteki bir patlama ile birbirlerinden farklılaştıkları sanılmaktadır. Bu patlamanın ortaya çıktığı zaman belirsizdir: Moleküler veriler 100 milyon yıl öncesine, morfolojik veriler ise 60 milyon yıl öncesine işaret etmektedir. Sonraki iki sayfada yer alan **Şekil 34.41**'de belli başlı plasentalı memeli takımları incelenerek onların hem birbirleriyle olan ve hem de yumurtlayan memelilerle ve keseli memelilerle olan filogenetik akrabalık ilişkileri değerlendirilmiştir.

Primatlar

Memeli takımı olan primatlar, lemurları, makileri, maymunları ve kuyruksuz maymunları içerir. İnsanlar kuyruksuz maymunlar grubunun üyeleridir.

Primatların Türemiş Karakterleri Primatların çoğu, kavramaya uyum sağlamış olan ellere ve ayaklara sahiptir; ve onların parmakları, diğer memelilerin dar tırnakları yerine yassı tırnaklara sahiptir. Parmaklar üzerindeki deri kabartıları (insanların parmak izlerinden sorumlu) gibi, ellerin ve ayakların diğer karakteristik özellikleri vardır. Primatlar diğer memelilere oranla daha büyük beyne ve yüzlerinin düz olmasına yol açan kısa çenelere sahiptir. Onların ileriye doğru bakan gözleri, yüzün ön kısmında birbirine yakın olarak konumlanmıştır. Primatlar, nispeten daha iyi gelişmiş yavru bakımı ve karmaşık sosyal davranışlar sergilerler.

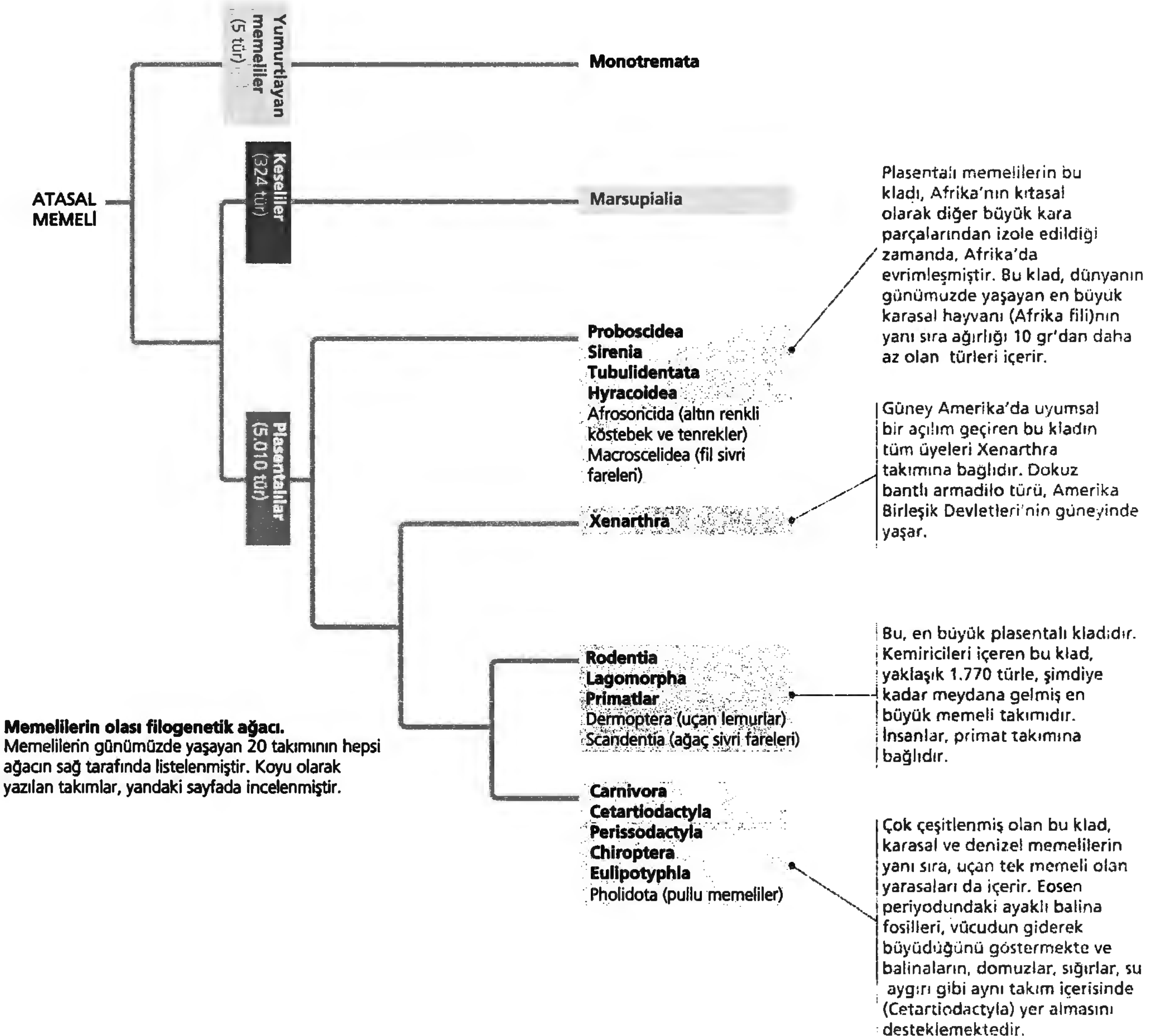
Bilinen en eski primatlar ağaçlarda yaşıyorlardı; ve primatların birçok özelliği ağaçlarda yaşama ihtiyacına uygun adaptasyonlardır. Kavrayıcı eller ve ayaklar, primatların ağaç dallarına asılmalarına olanak sağlar. İnsanların dışında günümüzde yaşayan primatların hepsi diğer parmaklarından oldukça ayrık duran büyük bir başparmağa sahiptir, bu durum, onlara ağaç dallarını ayaklarıyla kavrama yeteneği verir. Primatların hepsi, diğer parmaklarından ayrık duran ve nispeten hareketli bir başparmağa sahiptir, fakat maymunlar ve kuyruksuz maymunlar **diğer parmaklarla karşı karşıya getirilebilen başparmağa** sahiptir, yani onlar aynı elin başparmağının ventral yüzeyi ile diğer dört parmağın ucunun ventral yüzeyine (parmak izi tarafına) dokunabilirler. Bu tip başparmak, maymunlarda ve kuyruksuz maymunlarda tutunma sırasında insanlardakinden daha "sıkı kavrayıcı" olarak işlev görür. İnsanlarda başparmağın kaidesinde bulunan farklı bir kemik yapısı, parmakların daha hassas manipülasyonlarda kullanılmasına olanak sağlar. İnsanlarda ortaya çıkan bu benzersiz ustalık ağaçta yaşayan atalarımızın değişmesiyle bize miras kalmıştır. Ağaçlar üzerinde yapılan manevralar mükemmel el-göz koordinasyonunu da gerektirir. İleriye doğru bakan iki gözün görüş alanlarının çakışması derinlik algısını artırır, bu ise dallara tutunup sallandığında önemli bir avantajdır (ağaçlarda daldan dala sallanarak yer değiştirirken).

▼ Şekil 34.41

İnceleme Memeli Çeşitliliği

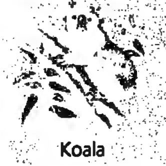
Memelilerin Filogenetik İlişkisi

Çok sayıda fosil ve moleküler analizlerden elde edilen kanıtlar, yumurtlayan memelilerin, diğer memelilerden yaklaşık 180 milyon yıl önce ayrıldıklarını işaret eder. Keseli memeliler ise, plasentalı memelilerden 140 milyon yıl önce ayrılmışlardır. Moleküler sistematikçiler, plasentalı memelilerin takımları arasındaki ilişkiyi netleştirmek için yardımcı olmalarına rağmen filogenetik ağaç üzerinde halen geniş bir görüş birliği yoktur. Plasentalı memelilerin takımlarını dört ana klada toplayan, günümüzde geçerli olan bir hipotez, aşağıda gösterilen bir ağaçta temsil edilmiştir.



Memelilerin olası filogenetik ağacı. Memelilerin günümüzde yaşayan 20 takımının hepsi ağacın sağ tarafında listelenmiştir. Koyu olarak yazılan takımlar, yandaki sayfada incelenmiştir.

Takımlar ve Özellikleri	Ana Özellikler
Monotremata Platypus, ekidna  Ekidna	Yumurta bırakırlar; meme uçarlı yoktur; sütü ananın kürkünden emerler
Proboscidea Filler  Afrika fili	Uzun, kaslı hortum; kalın, gevşek deri; üst azı dişlerin uzaması ile oluşmuş fil dişleri
Sirenia Manatlar, denizinekleri  Manat	Sucul; yüzgeç benzeri ön üyeleri var arka üyeleri yok; herbivorlar
Xenartha Tembel hayvanlar, karınca yiyenler, armadilolar  Tamandua	Dişleri yok ya da indirgenmiş; herbivorlar (tembel hayvanlar) ya da karnivorlar (karınca yiyenler, armadilolar)
Lagomorpha Tavşanlar, Amerikan tavşanları, pikalar  Amerikan tavşanı	Törpü-benzeri kesici dişler; arka bacaklar ön bacaklardan daha uzun ve koşmak ve zıplamak için uyum sağlamış; herbivorlar
Carnivora Köpekler, kurtlar, ayılar, kediler, sansarlar, su samurları, ayı balıkları, morslar  Kurt	Keskin, sivri uçlu kesici dişler ve koparmak için azı dişleri; karnivorlar
Cetartiodactyla Artiodactyla (çift tırnaklılar), koyunlar,domuzlar, sığırlar, geyikler, zürafalar  Dağ koyunu	Her bir ayakta çift tırnaklı toynaklar; herbivorlar
Cetaceans Balinalar, yunuslar, domuz balinaları  Pasifik domuz balinası	Sucul; mekik şeklinde vücut; ön üyeleri kürek şeklinde ve arka üyeler yok; yalıtım için kalın bir yağ tabakası; karnivorlar

Takımlar ve Özellikleri	Ana Özellikler
Marsupialia Kangurular, opposumlar, koalalar  Koala	Embriyonik gelişimlerini ana vücudundaki kese içinde tamamlarlar.
Tubulidentata Aardvark  Yer domuzu	Birçok ince tüpten oluşan dişler birlikte yapıştırılmıştır; karınca ve termit yerler.
Hyracoidea Hyraxlar  Kaya hyraxı	Kısa bacaklar; kısa kuyruk; herbivorlar; karmaşık, çok odacıklı mide
Rodentia Sincaplar, kunduzlar, ratlar, oklu kirpiler, fareler  Kırmızı sincap	Törpü-benzeri, kemirmeyle giderek yıprandığı için sürekli büyüyen kesici dişler
Primates Lemurlar, maymunlar, şempanzeler, goriller, insanlar  Altın renkli aslan tamarini	Başparmaklarını diğer parmaklarının karşısına getirebilirler; yüzün önüne yönelmiş gözler; çok iyi gelişmiş beyin korteksi; omnivorlar
Perissodactyla Atlar, zebralar, tapirler, gergedanlar  Hindistan gergedanı	Her bir ayakta tek tırnaklı toynak; herbivorlar
Chiroptera Yarasalar  Kurbağa-yiyen yarasa	Uçmaya uyum sağlama; uzun olan parmaklardan vücut ve bacaklara kadar uzanan geniş, katlanabilen deri; karnivor ya da herbivorlar
Eulipotyphla "Gerçek böcekçiller" bazı köstebekler, bazı sivri fareler  Yıldız burunlu köstebek	Çoğunlukla, böcekleri ve diğer küçük omurgasızları yerler

Günümüzde Yaşayan Primatlar Günümüzde yaşayan primatların üç ana dalı vardır: (1) Madagaskar lemurları **(Şekil 34.42)**, lorisler ve Güney Asya ve Tropikal Afrika'nın küçük gece maymunları (Galagidae türleri), (2) Güney Doğu Asya'da yaşayan makiler ve (3) Dünya genelinde yayılış gösteren maymunları ve kuyruksuz maymunları içeren **anthropoidler**. İlk grup –yani lemurlar, lorisler ve küçük gece maymunları- muhtemelen erken dönem arboreal (ağaç üzerinde yaşayan) primatlarına benziyorlardı. Bilinen en eski anthropoid fosilleri, Çin'de orta Eosen katmanlarında bulunmuştur ve yaklaşık olarak 45 milyon yıl öncesine aittir; bu fosiller, makilerin anthropoidlere lemur grubundan daha yakın akraba olduğuna işaret etmektedir **(Şekil 34.43)**.



▶ **Şekil 34.42 Coquerel sifakaları (*Propithecus verreauxi couereli*), bir tip lemur.**

Maymunların bir kladdan oluşması yerine, Eski ve Yeni Dünya Maymunları olarak iki grubu olduğunu Şekil 34.38'de görebilirsiniz. Bu grupların her ikisinin de Asya ya da Afrika'dan köken aldıkları düşünülmektedir. Fosil kayıtlar, Yeni Dünya maymunlarının yaklaşık olarak 25 milyon yıl önce ilk kez Güney Amerika'da kolonize olduklarını gösterir. Güney Amerika ve Afrika'nın birbirinden kısmen ayrıldığı zamanda, maymunlar ağaç kütüğü ve benzer nesneleri sal gibi kullanarak Afrika'dan Güney Amerika'ya ulaşmış olabilirler. Milyonlarca yıllık ayrılma süreçlerinde Eski Dünya ve Yeni Dünya maymunlarının ayrı uyumsal açılım geçirdikleri kesindir **(Şekil 34.44)**. Yeni Dünya maymunlarının hepsi ağaçlar üzerinde yaşarlar, oysaki Eski Dünya maymunları, arboreal türler kadar zeminde yaşayan türleri de içerirler. Her iki grupta yer alan maymunların çoğu diurnaldir (gündüzleyin faal) ve sosyal davranışlar sergileyerek gruplar halinde birlikte yaşarlar.

Anthropoidlerin diğer bir grubu, gayri resmi olarak kuyruksuz maymunlar olarak bilinen primatlardan meydana gelir **(Şekil 34.45)**. Kuyruksuz maymunlar grubu, *Hylobates* (gibbonlar), *Pongo* (orangutanlar), *Gorilla* (goriller), *Pan* (şempanzeler ve bonobolar) ve *Homo* (insanlar) cinslerini içerir. Kuyruksuz

▲ **Şekil 34.43 Primatların filogenetik ağacı.** Fosil kayıtlar, Anthropoidea üyelerinin yaklaşık 50 milyon yıl önce diğer primatlardan ayrılmaya başladıklarını işaret etmektedir. Eski Dünya maymunları, Yeni Dünya maymunları ve kuyruksuz maymunlar (insan benzeri maymunlar) (bu klad, gibbonlar, orangutanlar, şempanzeler ve insanları içerir) 20 milyon yıldan daha fazla zaman öncesinde ayrı soy hatları olarak meydana gelmişlerdir. İnsanları oluşturan soy hatları 6-7 milyon yıl öncesi bir zamanda, diğer kuyruksuz maymunlardan dallanmışlardır.

? *Burada gösterilen filogeni, insanların şempanzelerden evrimleştiği fikri ile tutarlı mıdır? Açıklayınız.*

▼ Şekil 34.44 Yeni Dünya maymunları ve Eski Dünya maymunları



(a) Örümcek maymunları (burada görülen), sincap maymunları ve kapuzinler gibi Yeni Dünya maymunları, kavrama ve sarılma özelliğine sahip bir kuyruğa ve yanlara açılan burun deliklerine sahiptirler.



(b) Eski Dünya maymunlarının sarılıcı ve kavrayıcı kuyrukları yoktu ve bunların burun delikleri aşağıya doğru yönelikti.

maymunlar, Eski Dünya maymunlarından yaklaşık olarak 25 milyon yıl önce ayrılmışlardır. Günümüzde insan dışındaki kuyruksuz maymunlar, yalnız Eski Dünya'nın tropikal bölgelerinde bulunur. Gibbonları saymazsak, günümüzde yaşayan kuyruksuz maymunlar Yeni ve Eski Dünya maymunlarının her ikisinden de büyüktür. Günümüzde yaşayan kuyruksuz maymunların hepsi, oransal olarak uzun kollara ve kısa bacaklara sahiptir; ve kuyrukları yoktur. İnsan dışındaki kuyruksuz maymunların hepsi, ağaçlarda vakit geçirirken, sadece gibbonlar ve orangutanlar asıl olarak arborealdır. Kuyruksuz maymunlar arasındaki sosyal organizasyon, değişiklikler gösterir; goriller ve şempanzeler ileri derecede sosyaldir. Son olarak kuyruksuz maymunlar, diğerleri ile karşılaştırıldığında vücut büyüklüğüne oranla daha büyük beyne sahiptirler ve davranışları daha uysaldır. Bu iki özellik, inceleyeceğimiz bir sonraki grup olan Hominin üyelerinde (insanımsılarda) özellikle belirgindir.

(a) Gibbonlar, burada görülen Müller gibbonu gibi, sadece Güneydoğu Asya'da bulunurlar. Çok uzun olan kolları ve parmakları kavrama için (bir daldan diğerine kolları ile asılırlar) uyumdur.



(b) Orangutanlar, ürkek olan kuyruksuz maymunlar olup, bunlar Sumatra ve Borneo'nun yağmur ormanlarında yaşarlar. Zamanlarının çoğunu ağaçlarda geçirirler; kavramaya adapte olmuş ayakları ve başparmaklarını diğer parmakların karşısına getirebilmeleriyle dikkati çekerler.



(c) Goriller, en büyük kuyruksuz maymunlardır, bazı erkekleri 2 m boyunda ve yaklaşık 200 kg ağırlığındadır. Yalnız Afrika'da bulunan bu herbivorlar, yaklaşık 20 bireyden oluşan küçük gruplar halinde yaşarlar.



(d) Şempanzeler, tropikal Afrika'da yaşarlar. Zamanlarının çoğunu zemin üzerinde geçirseler de, ağaçların üzerinde beslenirler ve uyurlar. Şempanzeler, zeki, iletişim kurabilen ve sosyal hayvanlardır.





(e) Bonobolar, şempanzelerle aynı genus (Pan) içindedirler fakat daha küçüktürler. Bugün yalnız Afrika'da Kongo Cumhuriyetinde yaşamaktadırlar.

▲ Şekil 34.45 İnsan olmayan kuyruksuz maymunlar.

KAVRAM KONTROLÜ 34.7

1. Yumurtlayan memelileri, keseli memelileri ve plasentalı memelileri yavrularını nasıl taşıdıkları açısından karşılaştırınız.
2. Primatların türemiş özelliklerinden en azından beş tanesini tanımlayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Senozoik periyodunda memelilerin niçin artış gösterdiklerini açıklayan bir hipotez geliştiriniz. Açıklamalarınızda kıtaların kayması ve kitlesel yok oluş gibi faktörlerin yanı sıra memeli adaptasyonlarını da düşünmelisiniz (Kavram 25.4'deki bu faktörleri inceleyiniz, ss.519-524).

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 34.8

İnsanlar, büyük bir beyne sahip olan ve iki ayak üzerinde yürüyen memelilerdir

Dünyanın biyolojik çeşitliliğine olan yolculuğumuzda en sonunda kendi türümüz olan, 200.000 yaşındaki *Homo sapiens*'e geldik. Dünyadaki yaşamın 3.5 milyon yıldan beri var olduğunu düşünürseniz, biz şüphesiz evrimsel olarak yeni gelenleriz.

İnsanların Türemiş Karakterleri

Birçok özellik, insanları diğer kuyruksuz maymunlardan ayırmaktadır. En belirgin olanı, insanların dik durması ve iki ayak üzerinde yürümesidir (iki bacakla yürüme). İnsanlar daha büyük bir beyne, konuşma yeteneğine, sembolik düşünceye, estetik ifadeye ve karmaşık alet üretme ve kullanma yetisine sahiptir. İnsanlar, daha kısa bir sindirim kanalının yanı sıra indirgenmiş çene kemiklerine ve çene kaslarına sahiptir.

İnsanlar ve şempanzelerin genleri moleküler düzeyde, bilim insanları tarafından karşılaştırıldığında insanların türemiş karakter listesi artmaktadır. Bu iki genom, %99 oranında özdeş olmasına karşın %1'lik farklılık, 3 milyar baz çifti içeren bir genomda çok sayıda değişikliğe dönüştürülebilmektedir. Dahası genlerdeki küçük sayıdaki değişimler büyük etkilere sahip olabilir. İnsanda ve şempanzelerde bulunan düzenleyici 19 genin ifadesinin farklı olduğunu gösteren son zamanlardaki sonuçlar tarafından, bu nokta vurgulanmıştır. Bu genler diğer genleri açıp kapatabilir ve dolayısıyla insanlar ve şempanzeler arasında birçok farklılığın sorumlusu olabilir.

Unutulmamalıdır ki bazı genomik farklılıklar -onların kodladığı türemiş fenotipik özellikler her ne ise- insanları yaşayan diğer kuyruksuz maymunlardan ayırmaktadır. Fakat bu yeni özelliklerin çoğu, kendi türümüzün ortaya çıkmasından uzun zaman önce ilk bizim atalarımızda ortaya çıkmıştır. Bu özelliklerin nasıl meydana geldiğini görmek için bu ataların bazılarını inceleyeceğiz.

En Erken İnsanımsılar (Hominінler)

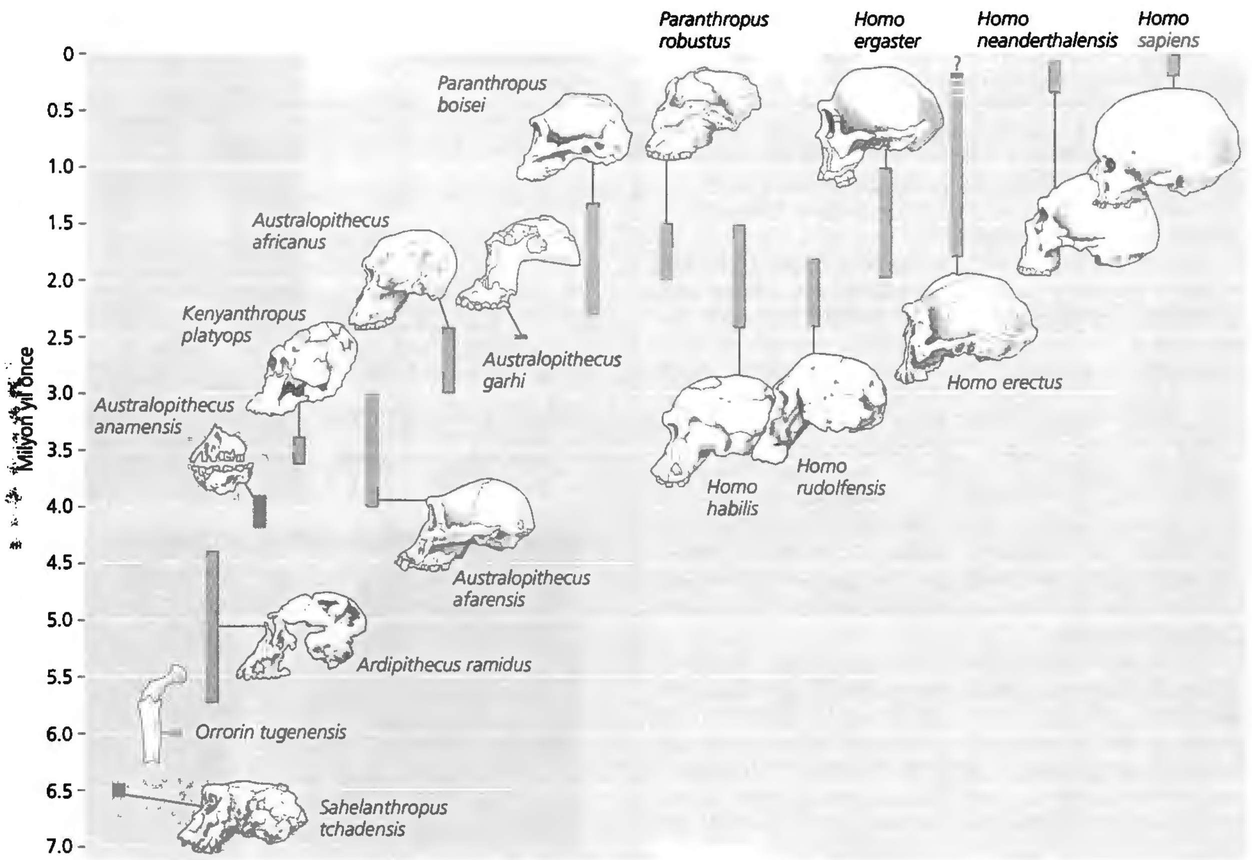
İnsanların kökeninin çalışılması, **paleoantropoloji** olarak bilinir. Paleoantropologlar insanlara, şempanzelerden çok daha yakın ilişkisi olan soyu tükenmiş 20 türün fosilini ortaya çıkardılar. Bu türler **homininler** olarak bilinmektedir (**Şekil 34.46**, yandaki sayfada). (Antropologların çoğu *hominin* terimini kullanmasına rağmen, bazıları ise eski sinonimi olan *hominid* terimini kullanmaya devam etmektedir.) 1994'ten bu yana, 4 milyon yıldan daha öncesine ait 4 hominin türünün fosili keşfedilmiştir. Bu homininlerin en yaşlısı, yaklaşık 6,5 milyon yıl önce yaşamış olan *Sahelanthropus tchadensis* türüdür.

Sahelanthropus ve diğer erken homininler, insanların türemiş özelliklerinden bazılarını paylaşmışlardır. Örneğin onlar, indirgenmiş köpek dişlerine sahiptirler ve bazı fosiller, onların kısmen yassı yüze sahip olduklarını desteklemektedir. Bunlar ayrıca, kuyruksuz maymunlardan daha dik durduklarına ve iki ayak üzerinde yürüyebildiklerinin işaretlerini de sergilerler. Onların dik duruşlarının bir işareti de omuriliğin çıktığı, kafatasının arkasında bulunan bir delik olan foramen magnumda bulunabilir. Foramen magnum, erken homininlerde (ve insanlarda) kafatasının altında yer alırken, şempanzelerde, kafatasının oldukça gerisindedir. Bu pozisyon bize, tıpkı erken homininlerde olduğu gibi, başımızı doğrudan vücudumuzun üstünde taşımamıza olanak verir. 4,4 milyon yaşındaki *Ardipithecus ramidus*'daki leğen kemiği, bacak kemikleri ve ayaklar, bize erken homininlerin gittikçe iki ayak üzerinde yürüyebildiklerini göstermektedir (**Şekil 34.47**). (İleride iki ayak üzerinde yürüme konusuna geri döneceğiz.)

İnsanları günümüzde yaşayan kuyruksuz maymunlardan ayıran bu özelliklerin hepsinin birlikte evrimleşmemiş olduğunu unutmayınız. Erken homininler iki ayak üzerinde yürüme belirtileri gösterirken onların beyinleri, ortalama 1.300 cm^3 hacme sahip insan beyni ile karşılaştırıldığında hacim olarak küçük kalmıştır -yaklaşık 300-450 cm^3-. En erken homininler aynı zamanda küçüktü. Örneğin, tahmini olarak 50 kg ağırlığında olan *A. ramidus*, nispeten büyük dişlere ve tahminen yü-



◄ **Şekil 34.47 4,4 milyon-yaşındaki bir hominin olan, *Ardipithecus ramidus*, "Ardi"nin iskeleti.**



▲ **Şekil 34.46 Seçilmiş bazı hominin türleri için bir zaman çizelgesi.** Bu fosillerin çoğu Afrika'nın doğu ve güneyinde bulunan bölgelerinden elde edilmiştir. Homininlerin oluşum tarihinde çoğu zaman iki ya da daha fazla hominin türünün aynı yaşta olması dikkat çekicidir. Türlerin bazıları tartışmalıdır, bunun nedeni biyocoğrafik ve iskelet detaylarının yorumlanması hakkındaki filogenetik tartışmadır.

zün üst bölümünden daha önde olan bir çeneye sahipti. Buna karşılık insanlar nispeten daha yassı bir yüze sahiptir, Şekil 34.45d'deki şempanzelerin yüzüyle kendi yüzünüzü karşılaştırınız.

Erken homininleri değerlendirirken, genel iki yanlış anlamadan kaçınmak önemlidir. Bir tanesi, onları şempanzelerden biri olarak ya da onların şempanzelerden evrimleştiğini düşünmektir. Şempanzeler, evrimin ayrı bir dalının ucunu temsil etmektedir; ve onlar insanlarla ortak atalarından ayrıldıktan sonra, kendi türemiş özelliklerini sonradan kazanmışlardır.

Diğer bir yanlış kanı ise, insan evrimini, atasal kuyruksuz maymundan *Homo sapiens*'e doğru uzanan bir merdiven gibi düşünmektir. Bu yanlış, genellikle, gittikçe kendimize daha çok benzeyen fosil türlerinin sayfa boyunca ilerledikçe, bir sıra şeklinde resimlendirilmeleridir. Eğer insan evrimi bir sıra şeklinde ise, birçok grubun kendi yolundan çıkarak diğer evrimsel süreçlere katıldığı çok düzensiz olan bir sıradır. Zaman zaman, farklı hominin türleri bir arada yaşadılar. Bu türler genellikle kafatası şekilleriyle, vücut boylarıyla ve besinleriyle (dişlerinden anlaşıldığı üzere) farklılık gösterdiler. Sonunda, bir tane soy hattı hariç -*Homo sapiens*'in oluşumuna yol açan- hepsinin soyu tükendi. Ancak geçen 6 milyon yıl içerisinde yaşamış olan tüm homininlerin özelliklerini düşünecek olursak, *H. sapiens*, düz giden bir evrimsel yolun sonunda değil, oldukça dallanmış olan evrimsel ağacın sadece yaşamını sürdüren üyesi olarak ortaya çıktığı görülür.

Australopithekler

Fosil kayıtlar 2 ila 4 milyon yıl öncesi bir aralıkta hominin çeşitliliğinin dramatik bir şekilde arttığına işaret etmektedir. Bu dönemdeki homininlerin birçoğu, genel olarak australopithekler olarak isimlendirilmiştir. Onların filogenileri birçok noktada çözülmeden kalmıştır; fakat bir grubu kesinlikle parafiletiktir. Bunun en erken üyesi 4.2-3.9 milyon yıl önce yaşamış olan *Australopithecus anamensis*, zaman olarak *Ardipithecus ramidus* gibi daha eski homininlere yakındır.

Australopithekler isimlerini, 3 ila 2.4 milyon yıl önce yaşamış, 1924'de Güney Afrika'da keşfedilmiş olan *Australopithecus africanus* (güneyli Afrika kuyruksuz maymunu) türünden alır. Daha çok fosilin keşfiyle, *A. africanus*'un tamamıyla dik durduğu (iki ayak üzerinde yürüyebiliyordu) ve insan

benzeri ellere ve dişlere sahip olduğu belli olmuştur. Ancak, beyni günümüz de yaşayan insan beyninin üçte biri kadardı.

Paleoantropologlar, 1974 yılında, Etiyopya'nın Afar bölgesinde, %40 oranında tam olan ve 3.2 milyon yaşında bir *Australopithecus* iskeleti keşfettiler. "Lucy" adı verilen bu iskelet kısaydı ve sadece 1 metre uzunluğa sahipti. Lucy ve benzeri fosillere, *Australopithecus afarensis* ismi verildi (Afar bölgesinde olanlar için). 1990'lı yılların başında bulunan fosiller, *A. afarensis*'in en azından bir milyon yıl varlığını sürdürmüş bir tür olduğunu göstermektedir.

Aşırı derecede basite alma riskini göze alarak, *A. afarensis* türünün, insanların boynundan yukarısı için çok az sayıda türemiş özelliğe sahip olduğunu söyleyebiliriz. Lucy' nin beyni, bir beysbol topu büyüklüğündeydi ve Lucy' nin vücut büyüklüğü bir şempanze için beklenenle benzer bir boyuttaydı. *A.afarensis* in kafatası uzun bir alt çeneye de sahiptir. *A.afarensis* iskeletleri, bu hominінlerin vücut boyutuna oranla kısmen uzun olan kolları ile ağaçta yaşamaya yönelik hareket yeteneğine sahip olduğu izlenimini uyandırmıştır (insanlardaki oranlarla karşılaştırıldığında). Ancak kalça kemeri ve kafatası kemiklerinin parçaları *A. afarensis*'in iki ayağı üzerinde yürüdüğünü göstermektedir. Tanzanya, Laetoli'deki fosilleşmiş ayak izleri, *A. afarensis* döneminde yaşayan homininlerin iskelet kanıtları, iki ayak üzerinde yürüdüklerini doğrulamaktadır (**Şekil 34.48**).

Australopitheklerin diğer bir soy hattı 'tıknaz' australopitheklerі oluşturmuştu. *Paranthropus boisei* gibi türleri içeren bu homininler, sert, katı besinleri çiğnemeye ve öğütmeye uyum göstermiş olan kuvvetli çenelere ve büyük dişleri taşıyan sağlam kafataslarına sahipti. Onlar bu özellikleri ile *A. afarensis* ve *A.africanus* türlerini içeren, daha yumuşak besinler ile beslenmeye uyum sağlamış beslenme ekipmanlarına sahip 'ince yapılı' (ince) australopitheklerle zıt yapıdaydılar.

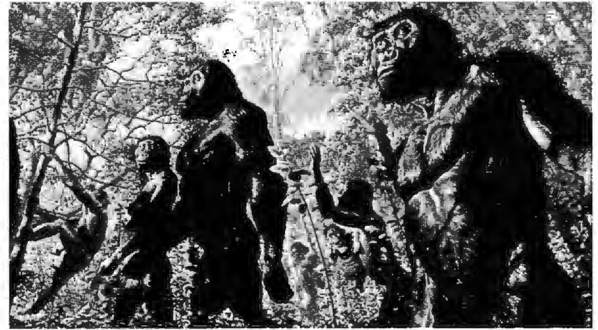
Erken homininlerin kayıtları ile sonraki australopitheklerin daha zengin fosil kayıtları birleştirildiğinde, hominin evriminin önemli eğilimleri hakkında hipotez kurmak mümkün hale gelir. Şimdi bu eğilimlerden iki tanesini inceleyelim: iki ayak üzerinde yürümenin ortaya çıkışı ve alet kullanımı.

İki Ayak Üzerinde Yürüme

Bizim 30-35 milyon yıl önceki anthropoid atalarımız, halen daha ağaçlarda yaşıyorlardı. Ancak daha sonra, yaklaşık 10 milyon yıl önce, Hindistan plakası Avrasya plakası ile çarpıştı ve Himalaya sıradağlarının oluşmasına sebep oldu (Şekil 25.13). İklim giderek kuraklaştı ve Afrika ve Asya'da bulunan ormanlık alanlar daraldı. Sonuç olarak daha az miktarda ağaç içeren savana (çayırlık alan) habitatının alanı arttı. Paleoantropologlar, yıllardır savanaların yükselişi ile iki ayak üzerinde yürüyen homininlerin yükselişi arasında güçlü bir bağlantı olduğunu görmüştür. Bir hipoteze göre, ağaçlar üzerinde yaşayan homininler ağaçların üst katmanı (kanopi) içerisinde uzun süre hareket edemiyorlardı. Bu yüzden doğal seçilimde açık alanda hareket etmeyi daha etkin kılan adaptasyonlar tercih edilmiştir. Bu fikrin altını çizersek, aslında insan olmayan kuyruksuz maymunlar, yerde gezmeye daha az uygunken ağaçlara tırmanmaya süper bir şekilde adapte olmuşlardır. Örneğin, bir şempanze yürürken, insanın yürürken kullandığı enerjinin dört katını kullanır.

Bu hipotezin elemanları varlığını sürdürmesine karşın, resim şimdi biraz daha karmaşık şekilde görülmektedir. Şimdiye kadar keşfedilmiş erken homininlerin fosillerinin hepsi, iki ayak üzerinde yürüme işaretleri göstermesine karşın bu homininlerin hiçbiri savanalarda yaşamamıştır. Onun yerine, ormanlardan, açık ağaçlık alanlara uzanan karışık habitatlarda yaşamışlardır. Dahası, iki ayak üzerinde yürümek için seçici baskı ne olursa olsun, homininler, basit ve doğrusal tarzda, iki ayak üzerinde yürüyecek hale gelememişti. *Ardipithecus,* dik durarak yürüyüşe geçmiş olabileceğine işaret eden iskelet elamanlarına sahipti; fakat aynı zamanda ağaçlara tırmanmak için de uygundu. Australopitheklerin değişik hareket biçimlerine sahip oldukları anlaşılmaktadır; ve bazı türler, zeminde, diğerlerinden daha fazla zaman harcıyorlardı. Homininler, sadece 1.9 milyon yıl önce, uzun mesafeleri, iki ayakları üzerinde yürümeye başladılar. Bu homininler, daha kurak çevrelerde yaşadılar; bu ortamlarda iki ayak üzerinde yürümek, dört ayak üzerinde yürümekten daha az enerji gerektirir.





▶ Şekil 34.48 3,5 milyon yıl önce homininlerin, dik olarak yürüdüklerinin kanıtı.

(a) 3,5 milyon yıldan daha yaşlı olan Laetoli ayak izleri, dik duruşun hominin tarihinin erken döneminde meydana geldiğini bütünüyle doğrulamaktadır.

(b) Laetoli ayak izlerini meydana getiren bir hominin, bir sanatçı tarafından yeniden canlandırılması.

Alet Kullanımı

Daha önce okuduğunuz gibi karmaşık aletlerin yapılması ve kullanılması, insanların türemiş davranışsal karakteridir. Hominin evriminde alet kullanımının kökenini saptamak, paleoantropolojinin büyük zorluklarından birisidir. Diğer kuyruksuz maymunlar, şaşırtıcı bir şekilde sofistike alet

kullanma yetisine sahiptir. Örneğin orangutanlar, yuvalarındaki böcekleri ele geçirmek için çubukları, bu deliklere sokulabilecek ince aletlere dönüştürebilir. Yiyecekleri kabuklarından kırıp çıkarmak için kayaları kullanan, dikenlerin üzerinde yürümek için ayaklarının altına yaprakları koyan şempanzeler daha da ustadır. Erken homininler, büyük olasılıkla bu çeşit basit alet kullanma yeteneğine sahipti; fakat ayakkabı olarak kullanılmış yaprakları ya da biçimlendirilmiş çubukların fosillerini bulmak pratik olarak imkânsızdır.

Hominler tarafından alet kullanımının genel olarak kabul edilen en eski kanıtı, Etiyopya da bulunan hayvan kemikleri üzerindeki 2.5 milyon yıllık kesik işaretleridir. Bu işaretler homininlerin taştan yapılmış aletleri kullanarak hayvanların kemiklerinden etleri ayırdıkları izlenimini uyandırmaktadır. İlginç olarak, kemik fosillerin bulunduğu yerin yakınındaki alanda bulunan hominin fosillerinin nispeten küçük bir beyne sahip oldukları keşfedildi. *Australopithecus garhi* olarak isimlendirilmiş olan bu hominler, eğer kemikler üzerinde kullandıkları taş aletlerin mucitleriyseler, hominlerde taş alet kullanımının, büyük beynin evrimden önce ortaya çıktığı söylenebilir.

Erken *Homo*

Paleoantropologların bizim cinsimiz olan *Homo* içerisine yerleştirdikleri en erken fosiller, *Homo habilis* türünün örnekleridir. Yaşları 2.4 ile 1.6 milyon yıl arasında değişen bu fosiller, homininlerin boyun kısmının yukarısında yer alan bazı türemiş karakterlerin izlerini belirgin olarak gösterirler. Austraplopitheklerle karşılaştırıldığına *Homo habilis*, daha kısa bir çeneye ve yaklaşık 600-750 cm^3 hacminde bir beyne sahipti. *H. habilis*'in ("becerikli insan" demek) bazı fosilleriyle birlikte keskin taş aletler de bulunmuştur.

1.9 milyon yıldan 1.5 milyon yıl öncesine kadar olan fosiller, hominin evriminde yeni bir evreyi göstermektedir. Bazı paleoantropologlar, bu fosilleri *Homo ergaster* adı altında farklı bir tür olarak tanımladılar. *Homo ergaster, H. habilis*'inkinden (900 cm^3 ten fazla) ciddi anlamda büyük olan bir beyne sahipti ve ayrıca, ince ve uzun bacakların kalçayla yapmış olduğu eklemler, uzun mesafelere yürümek için iyi bir şekilde uyum yapmıştı (**Şekil 34.49**). Parmakların oransal olarak kısa ve düz olması, *H. ergaster*'in daha önceki hominler gibi ağaca tırmanamadıklarını ortaya koymaktadır. *Homo ergaster* fosilleri, daha önceki homininlerden çok daha kurak çevrelerde keşfedildiler ve daha gelişmiş taş aletlerle beraber bulundular. *H. ergaster*'in küçük dişleri, australopitheklerden daha farklı besinleri (daha fazla et daha az bitkisel materyal) tükettiklerini ya da bu yiyeceklerin bazılarını çiğnemeden önce belki de pişirerek ya da ezerek hazırladıklarını ortaya koymaktadır.

Homo ergaster, cinsiyete bağlı göreceli büyüklükte önemli bir değişime işaret etmektedir. Primatlarda, dişi ve erkek bireyler arasındaki boy farklılığı eşeysel dimorfizmin temel bileşenlerinden birisidir (bakınız Bölüm 23). Gorillerin ve orangutanların erkek bireylerinin ağırlığı, kendi türlerindeki dişilerin iki katı kadardır. Şempanzelerde ve bonobolarda, ortalama olarak erkek bireyler, dişi bireylerden 1.35 kez daha ağırdır. *Australopithecus afarensis*' türünde erkekler dişilerden 1.5 kat daha ağırdır. Fakat erken *Homo*'larda, eşeysel dimorfizm kayda değer bir şekilde azalmış ve bu eğilim kendi türümüze doğru devam etmiştir: İnsanlarda, erkekler dişilerden ortalama olarak 1.2 kat daha ağırdır.



▶ **Şekil 34.49 *Homo ergaster*'in fosili.** Kenya'da bulunan, 1,7 milyon yaşındaki bu fosil, genç bir *Homo ergaster* erkeğine ait. İnce, uzun ve bütünüyle iki ayağı üzerinde yürüyen bu birey, oransal olarak büyük bir beyne de sahiptir.

Eşeysel dimorfizmin azalması, soyu tükenen homininlerin sosyal sistemi hakkında bazı ipuçları verebilir. Günümüz primatlarında, aşırı derecede var olan eşeysel dimorfizm, birden fazla dişi için erkek-erkeğe rekabetle ilişkilendirilebilir. Eşeysel dimorfizm, çiftleşen çiftler arasındaki uzun süreli bağlılığın olduğu türlerde (kendi türümüz de dahil) çarpıcı bir şekilde azdır. Bu yüzden *H. ergaster* türünün erkek ve dişi bireyleri çiftleştikten sonra daha önceki homininlerden daha uzun bir süre birbirlerine bağımlıdırlar. Bu değişiklik ebeveynlerin her ikisinin de genç birey bakımıyla, uzun süreli ilgilenmeleriyle ilişkilendirilmiştir. İnsan yavruları yiyecek ve korunma için ebeveynlerine diğer kuyruksuz maymunların genç yavrularından daha fazla bağımlıdır.

Günümüzde genellikle *H. ergaster* olarak tanımlanan fosillerin, *Homo erectus* gibi diğer türlerin erken üyelerinden köken aldığı düşünülmüştür ve bazı paleoantropologlar hala bu durumu savunmaktadırlar. *Homo erectus* Afrika'da ortaya çıkmıştır ve Afrika dışına göç eden ilk hominindir. Afrika dışındaki en eski hominin fosili, bundan 1.8 milyon yıl önceye dayanır ve 2000 yılında eski Sovyet Birliği Ülkesi olan Gürcistan'da keşfedilmiştir. *Homo erectus*, nihayetinde, en uzak olarak Hindistan takımadalarına kadar göç etmiştir. Fosil kanıtlar *H. erectus*' un soyunun 200.000 bin yıl öncesinde tükendiğini göstermektedir; bir grup 50.000 yıl öncesine kadar Java'da yaşamını sürdürmüş olabilir.

Neanderthaller

Madenciler, 1856 yılında Almanya'da ki Neander Vadisi'nde bir mağarada gizemli bazı insan fosilleri keşfettiler. 40.000 yaşındaki bu fosiller, çıkık kaşlı ve ince kemikli homininlere aitti. Bu hominin, *Homo neanderthalensis* olarak isimlendirildi ve yaygın olarak Neanderthal olarak bilinmektedir. Neanderthaller 350.000 bin yıl önce Avrupa'da yaşadılar ve sonra Yakın Doğu'ya, Orta Asya' ya ve güney Sibirya'ya yayıldılar. Onlar, günümüz insanlarındaki kadar büyük beyinlere sahiptiler, ölülerini gömerlerdi, ağaçtan ve taştan avlanma

aletleri yaparlardı. Adaptasyonlarına ve kültürlerine karşın, Neanderthal türleri, görünüşe göre 28.000 yıl önce ortadan kalkmıştır.

Eskiden birçok paleoantropolog, Neanderthalleri *Homo erectus*'un *Homo sapiens*'e evrimleşmesindeki bir evre olarak kabul etmişlerdir. Günümüzde birçoğu, kısmen mitokondriyal DNA analizlerden dolayı, bu düşünceyi terk etmiştir (**Şekil 34.50**). Bu ve diğer genetik sonuçlar Neanderthallerin, *H. sapiens*'in gen havuzuna küçük bir katkıda bulunduğunu göstermiştir. Ancak, 2010 yılında DNA sekans analizlerinde Neanderthallerin ortaya çıkarılan genomu, iki tür arasında istikrarlı, sınırlı bir geçişin olduğunu ortaya koydu. Ayrıca bazı araştırmacılar, *H. sapiens*'in ve Neanderthallerin özelliklerinin karışımını gösteren gen akış kanıtının fosillerde bulunabileceğine dair iddialarda bulundular. Daha fazla genetik analizler ve fosil bulguları, iki tür arasında süregelen gen değişimi tartışmalarının sonuçlandırmasına yardım edebilir.

Homo sapiens

Fosil kanıtlar, arkeoloji ve DNA çalışmaları, kendi türümüz olan *Homo sapiens*'in dünya çapında nasıl ortaya çıktığı ve yayıldığı konusunda ilgi uyandıran bir hipotezi ortaya koymuştur.

Fosil kanıtlar, insanların atalarının Afrika'da ortaya çıktığını göstermektedir. Daha eski türler (belki *H. ergaster* ya da *H. erectus*) *H. sapiens*'i de içeren sonraki türleri meydana getirmişlerdir. Dahası, kendi türümüze ait bilinen en eski fosiller, Etiyopya'nın iki farklı bölgesinde bulunmuştur ve içerdiği örnekler 195.000 ve 160.000 yıl yaşındadır (**Şekil 34.51**). Bu ilk insanlar, *H. erectus* ve Neanderthallerden daha az belirgin kaş çıkıntılarına sahiptiler ve önceki homininlerden daha narindiler.

Etiyopya fosilleri, insanın kökeni hakkında moleküler kanıtlardan elde edilen sonuçları desteklemektedir. Şekil 34.50'de görüldüğü gibi DNA analizleri, yaşayan tüm insanların birbirleriyle Neanderthallerden daha yakın akraba olduğunu göstermektedir. İnsan DNA'sı üzerindeki diğer çalışmalar, Avrupalıların ve Asyalıların nispeten yakın en ortak atayı paylaştıklarını ve birçok Afrika soy hattının, insan soy ağacının daha kaidesinden dallandığını göstermektedir. Bu bulgular, günümüzde yaşayan tüm insanların Afrika'da *Homo sapiens* olarak ortaya çıkmış atalara sahip olduğunu kuvvetle desteklemektedir. Bu durum, çeşitli insan populasyonlarına ait bireylerin mitokondriyal DNA ve Y kromozomu analizleriyle de desteklenmiştir.



▲ **Şekil 34.51 160.000 yaşında bir *Homo sapiens* fosili.** 2003'te Afrika'da bulunan bu kafatası, günümüzde yaşayan insanların kafatasından çok az farklıdır.

Afrika dışındaki en eski *H. sapiens* fosilleri, Orta Doğu'dan elde edilen günümüzden 115.000 yıl öncesine ait fosillerdir. İnsanın Y kromozomu üzerinde yapılan çalışmalar, insanların, Afrika'dan ilk olarak Asya'ya daha sonra Avrupa'ya ve Avustralya olmak üzere bir ya da daha fazla dalgalar halinde yayıldıklarını göstermektedir. İnsanların Yeni Dünya'ya ilk kez ne zaman ulaştıkları belli değildir, ancak genel olarak kabul edilen en eski kanıt, bundan 15.000 yıl öncesini göstermektedir.

Yeni bulgular, *H. sapiens*'in evrimi konusundaki anlayışımızı sürekli olarak güncellemektedir. Örneğin, araştırmacılar 2004 yılında şaşırtıcı bir bulguyu rapor etmişlerdir: 18.000 yıl öncesine ait olan ergin homininlerin iskelet kalıntıları, *Homo floresiensis* adı verilen daha önceden bilinmeyen tür-

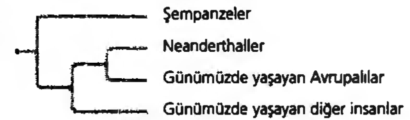
▼ **Şekil 34.50** SORGULAMA

Avrupa insanlarını Neanderthaller mi meydana getirdi?

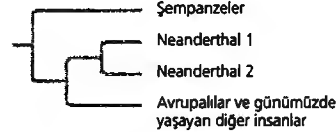
DENEY Neanderthaller ve onların Homo sapiens arasındaki ilişki, uzun zamandır insanların merakını çekmektedir. Bazı araştırmacılar, Avrupa'da bulunan bazı fosilleri, Neanderthal ve insan özelliklerinin bir karışımını gösterdiği şeklinde yorumlamaktadır. Bu durum Avrupa insan cinsinin Neanderthal insanları ile karıştığını veya Neanderthallerden türediği önerisine yol açmıştır. Glasgow Üniversitesinden Igor Ovchinnikov, William Goodwin ve ekipleri, Neanderthal ve H. sapiens arasındaki ilişkiyi değerlendirmek için genetik yöntemler kullanmışlardır. Bu ekip, Neanderthal fosilinden (Neanderthal 1) mitokondriyal DNA (mtDNA) ekstre etmiştir ve bu mtDNAnın sekansı diğer araştırmacılar tarafından 3 yaş daha genç olan farklı bir Neanderthal fosilinden (Neanderthal 2) elde edilen mtDNA sekansı ile karşılaştırmışlardır. Ayrıca Avrupa, Afrika ve Asya'da yaşayan bir dizi insandan da mitokondriyal DNA sekansı elde etmişlerdir. Sonrasında araştırmacılar Neanderthal ve H. sapiens mtDNA sekanslarını Neanderthal ve insanların filogenetik ağacını oluşturmak için kullanmışlardır, şempanzelerden elde edilen bulgular ise ağacın temeli için kullanılmıştır. Bu yaklaşım, araştırmacılara aşağıdaki hipotezi test etmek için izin vermektedir:

Hipotez: Neanderthaller Avrupa insanlarını meydana getirmiştir.

Beklenen filogeni:



BULGULAR İki Neanderthalin mtDNA sekanslarının bazları, %3.5 oranında farklıdır, ortalama olarak Neanderthal ve H. *sapiens* mtDNA'sında ise bazlar %24 oranında farklıdır. Filogenetik analizler aşağıdaki ağacı açığa çıkarmıştır:



SONUÇ Neanderthal bir kladdan, günümüzde yaşayan insanlar ise diğer ayrı bir kladdandır. Diğer bir değişle, Neanderthallerin Avrupa insanlarını meydana getirmesi muhtemel değildir.

KAYNAK I.V. Ovchinnikov et al., Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus, *Nature* 404:490-493 (2000).

EĞER ÖYLE İSE? İnsan ve şempanze soy hattı yaklaşık 6 milyon yıl önce ayrılmıştır. BULGULARDAN çıkarılan filogeni, Neanderthal ve insan soy hattının ne zaman ayrıldığının sonucunu çıkarmak için kullanılabilir mi? Açıklayınız.

leri temsil etmekteydi. Endonezya'nın Flores adasındaki bir kireçtaşı mağarasında keşfedilen bireyler, *H. sapiens*'ten daha kısaydı ve çok daha küçük hacimli beyne sahiptiler -aslında australopitheklere daha benzerdirler. Bu fosilleri keşfeden araştırmacılar, bu iskeletlerin kafatası kalınlığı, oranlar ve diş biçimleri gibi birçok türemiş özelliği sergilediklerini iddia ederek bu türün daha iri olan *H. erectus*'tan geldiğini ileri sürmektedir. Buna ikna olmamış bazı araştırmacılar ise bu fosillerin mikrosefali olarak bilinen deforme olmuş minyatür beyne sahip küçük *H. sapiens* bireylerini temsil ettiklerini iddia etmiştir.

Bununla birlikte 2007 yılında yapılan bir çalışmada Flores fosillerinin bilek kemiklerinin, biçim olarak kuyruksuz maymunlarınkine ve erken hominінlerinkine benzer olduğunu buldular; fakat bunlar, *H. sapiens* ve Neanderthallerin bilek kemiklerinden farklıdır. Bu araştırıcılar, Flores fosillerinin, Neanderthal ve insanları içeren kladdan daha önce ayrılan bir türü temsil ettiği sonucuna vardılar. Diğer hominінlerle birlikte Flores fosilinin ayak kemiklerinin karşılaştırıldığı sonraki bir çalışma ise *H. floresiensis*'in *H. sapiens*'ten daha önce ortaya çıktığına işaret etmiştir: Gerçi bu araştırmacılar, *H. floresiensis*'in *H. erectus*'dan daha önce yaşamış olan, henüz tanımlanmamış homininlerin soyundan gelmiş olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

Eğer ilerideki kanıtlar *H. floresiensis*'in yeni bir hominin olarak gösterilmesini desteklemeye devam ederse, bu türün ortaya çıkışındaki "fire" için şaşırtıcı bir açıklama, adadaki yalıtımın, vücut büyüklüğünde büyük ölçüde indirgemeye yol açan bir seçilimle sonuçlandığı şeklindedir. Vücut büyüklüğündeki bu dramatik küçülme, ada için endemik olan diğer cüce memeli türlerinde de iyice çalışılmıştır; bu türler arasında, Flores fosilleri yakınında bulunan ilkel pigme filler yer alır. Adadaki böyle bir çalışmada, cüce fosil suaygırlarının beyinlerinin, oransal olarak kendi vücutları için bile daha küçük olduğu saptandı. Bu bulgu için bir olası açıklama, enerji tüketimini azaltan seçilimle (memelilerin beyinleri büyük miktarda enerji kullanır) daha küçük beynin ortaya çıkmasıdır. Araştırmacılar kendi sonuçlarını Flores fosillerine uygulayarak, *H. floresiensis*'in beyin büyüklüğünün bir cüce homininin vücut boyutu için beklenenle oldukça uyumlu olduğu sonucuna vardırlar. Flores üzerindeki antropolojik ve arkeolojik bulgulardan edinilenlerle, *H. floresiensis*'in nasıl ortaya çıktığı ve 18.000 yıl önce Endonezya'da yaşamış olan *H. sapiens* ile karşılaşıp karşılaşmadığı şeklindeki zorlayıcı sorular şimdi belki cevaplanabilir.

Kendi türümüzün hızlı bir şekilde yayılım göstermesi, Afrika'da ortaya çıkmış *H. sapiens* olarak insan bilişselliğindeki değişiklikler tarafından teşvik edilmiş olabilir. Güney Afrika'da 2002 yılında keşfedilen toprak boyasından yapılmış 77.000 yıllık geometrik şekiller, *H. sapiens*'deki sofistike düşüncenin kanıtıdır (**Şekil 34.52**). Ve 2004 yılında, doğu ve batı Afrika' da çalışan arkeologlar 75.000 yaşında temiz bir şekilde, üzerinde delikler oyulmuş, devekuşu yumurtası ve salyangoz kabuklarını buldular. İnsanlar 36.000 yıl önce muhteşem mağara resimleri üretiyorlardı (bakınız Şekil 56.33a). Bu gelişmeler, bize *H. sapiens*'in yayılmasını anlamamıza yardım ederken onların diğer hominінlerin tükenmesinde bir rol oynadığı açık değildir. Örneğin, Neanderthaller de kompleks aletler yapmıştır ve sembolik düşünce kapasitesine sahip olduklarını göstermişlerdir. Sonuç olarak, Neanderthallerin *H. sapiens* ile girdiği yarışmada yok olmaya sürüklendiklerini ileriye süren önceki öneriler, şimdi bazı bilim adamlarınca sorgulanmaktadır.



▲ **Şekil 34.52 Sanat, insanın damgasıdır.** Güney Afrika'nın Blombos mağarasında bulunan 77.000 yaşındaki bir parça üzerine, toprak boyası ile yapılmış bu gravürler, insanlardaki sembolik düşüncenin en erken izleri arasındadır.

Bizim insan üzerindeki tartışmamız, biyolojik çeşitlilikle ilgili bu üniteyi sonlandırmaktadır. Fakat yaşamın, en alt basamaktaki mikroorganizmalardan, en üst basamaktaki insanlara kadar giden bir merdivenden oluştuğu anlamına gelmez. Ölçü olarak onu seçmemize karşın, biyolojik çeşitlilik, merdiven şeklinde bir "ilerleme" olmayıp, dallanmış olan filogeninin ürünüdür. Günümüzde ışın-yüzgeçli balıkların, tüm omurgalılardan daha fazla türle temsil edilmesi gerçeği, yüzgeçli akrabalarımızın su dışında başarısız oldukları anlamına gelmemelidir. Tetrapoda üyeleri -amfibiler, sürüngenler ve memeliler- lob yüzgeçli omurgalıların bir soy hattından türemiştir. Tetrapoda üyeleri karada çeşitlenirken, balıklar biyosferin en büyük kısmını oluşturan ortamda dallanan evrimlerini sürdürmüşlerdir. Benzer şekilde, günümüzde, biyosferin hemen her yerinde çok çeşitli prokaryotların bulunması bu basit yapılı organizmaların uyumsal evrimleşme sürecinden geri kalmadığını hatırlatmaktadır. Biyoloji, geçmişte ve günümüzde, yaşamın çeşitliliğini yüceltir.

KAVRAM KONTROLÜ 34.8

1. Homininleri diğer kuyruksuz maymunlardan ayıran bazı karakterleri tanımlayınız.
2. Homininlerin evrimsel soy hattındaki organizmaların farklı hızlarda evrimleşen farklı özelliklerine bir örnek veriniz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bazı genetik çalışmalar Afrika dışında yaşayan *Homo sapiens* atalarının 50.000 yıl önce Afrika'dan yayıldığını öne sürmektedir. Günümüzü ve metinde verilen fosil zamanını karşılaştırınız. Hem genetik sonuçlar hem de fosillere atfedilen zaman doğru olabilir mi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

Anahtar Kavram	Klad	Tanımlama
Kavram 34.1 Kordalılar bir notokord ve içi boş bir dorsal sinir kordonuna sahiptir (sayfa 697-701) **?** *Kordalıların ortak atasının olası özelliklerini tanımlayınız ve kendi düşüncelerinizi açıklayınız.*	Cephalochordata (batrak)	Soy ağacının kaidesindeki kordalılar; denizde bulunan asılı maddeleri süzerek beslenir ve kordalıların türemiş dört anahtar özelliğini gösterirler
	Urochordata (tunikat)	Denizde bulunan asılı maddeleri süzerek beslenirler; kordalıların türemiş özellikleri larvada görülür
Kavram 34.2 Craniata üyeleri bir başa sahip olan kordalılardır (sayfa 701-703) **?** *Craniata üyelerinin tipik yaşam tarzını, batrak ve tunikatlarla karşılaştırınız*	Urochordata (tunikat)	Çenesiz deniz organizmaları; kafatası ve beyin, gözler ve diğer duyu organlarını içeren bir başa sahiptirler
Kavram 34.3 Omurgalılar omurgası olan Craniata üyeleridir (sayfa 703-704) **?** *Erken omurgalı fosillerinde paylaşılmış olan özellikleri tanımlayınız*	Petromyzontida (Petromyzontidae üyeleri)	Çenesiz omurgalılar; tipik olarak, yaşayan balıklara tutunup kanlarını emerek beslenirler
Kavram 34.4 Gnathostomata üyeleri çeneleri olan omurgalılardır (sayfa 704-709) **?** *Ekolojik etkileşimlerini değiştirmiş çeneli organizmalar nasıl görünürdü?*	Chondrichthyes (köpek balıkları, vatozlar ve kedi balıkları)	Sucul Gnathostomata üyeleri; atasal mineralize iskeletin indirgenmesiyle oluşmuş, türemiş bir özellik olan kıkırdak iskelete sahiptirler
	Actinopterygii (ışın-yüzgeçli balıklar)	Sucul Gnathostomata üyeleri; kemik iskelete ve ışınlarla desteklenmiş manevra yapabilen yüzgeçlere sahiptir
	Actinistia (coelacanth)	Sucul lob-yüzgeçlilerin eski bir soy hattı olup, hala Hint Okyanusu'nda yaşamaktadır
	Dipnoi (akciğerli balıklar)	Hem akciğer hem de solungaçları olan tatlı su lob-yüzgeçlileridir: dört üyelilerin kardeş grubudur
Kavram 34.5 Tetrapoda üyeleri, kol ve bacaklara sahip olan çenelilerdir (sayfa 709-713) **?** *İki yaşamlıların hangi özellikleri suda ya da nemli karasal habitatta yaşayan birçok türü için kısıtlayıcıdır*	Amphibia (semenderler, kurbağalar, üyesiz iki yaşamlılar)	Yüzgeçlerin değişimi ile meydana gelmiş dört üyeye sahiptir; çoğu gaz değişimini sağlayan nemli deriye sahiptir; birçoğu hem suda (larva) hem de karada (ergin) yaşar
Kavram 34.6 Amniyotlar, karaya uyum yapmış yumurtaya sahip olan Tetrapoda üyeleridir (sayfa 713-720) **?** *Kuşlar, neden sürüngen olarak kabul edilir, açıklayınız.*	Reptilia (tepegözler, kertenkeleler ve yılanlar, kaplumbağalar, timsahlar, kuşlar)	Amniyotların günümüzde yaşayan iki grubundan bir tanesidir; karada yaşamak için anahtar adaptasyon olan, amniyotik yumurtaya ve göğüs kafesi ventilasyonuna sahiptir
Kavram 34.7 Memeliler, kılları olan ve süt üreten amniyotlardır (sayfa 720-728). **?** *Memelilerin erken evrimini ve kökenini tanımlayınız.*	Mammalia (yumurtlayan memeliler, keseliler, plasentalılar)	Synapsidlerin atalarından evrimleşmişlerdir; yumurta bırakanlar (Monotremata) (echidna, platypus); keseli memeliler (kangurular ve opossumlar gibi) ve euthrerian üyeleri (plasentalı memeliler, kemiriciler ve primatlar gibi)

Kordalılar: Notokord; dorsal, içi boş sinir kordonu; farinjeyal yarıklar, post-anal kuyruk

Kafatasılılar: 2 baz çifti Hox geni, nöral taç

Omurgalılar: Dlx genlerinin duplikasyonu, omurlardan oluşan omurga sütunu

Gnathostomes: eklemli çeneler, Hox genlerinin dört seti

Kemikli Balıklar: kemik iskelet

Lob-yüzgeçliler: kaslı yüzgeçler ya da üyeler

Dört üyeliler: dört üye, boyun, kaynaşmış pelvik kemer

Amniyotlar: amniyotik yumurta, göğüs kafesi ventilasyonu

KAVRAM 34.8

İnsanlar, büyük bir beyne sahip olan ve iki ayak üzerinde yürüyen memelilerdir (sayfa 728-733)

- İnsanların türemiş karakterleri iki ayak üzerinde yürüme, büyük bir beyin ve diğer kuyruksuz maymunlarla karşılaştırıldığında indirgenmiş bir çeneye sahip olmalarını içerir.
- Hominінler -insanlar ve insanlara şempanzelerden daha yakın olan türler- 6 milyon yıl önce Afrika'da ortaya çıkmıştır. Erken homininler ufak bir beyne sahipti fakat muhtemelen dik yürüyordu.
- Alet kullanımının en eski kanıtı, 2.5 milyon yaşa sahiptir.
- *Homo ergaster* tamamen iki ayak üzerinde yürüyen, büyük-beyinli ilk hominindir. *Homo erectus* Afrika'yı terk eden ilk hominindir.
- Neanderthaller, yaklaşık 28.000 ile 350.000 yıl önce Avrupa ve Orta Doğu'da yaşamışlardır.
- *Homo sapiens* yaklaşık 190.000 yıl önce Afrika'da ortaya çıkmış ve yaklaşık 115.000 yıl önce diğer kıtalara yayılmaya başlamıştır.

? *İnsan evrimini, Homo sapiens'in öncülük ettiği "merdiven" gibi tanımlamak neden yanlış olur, açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Omurgalılar ve tunikatlar aşağıdaki yapılardan hangisini paylaşırlar?
   a. Beslenmeye uyum sağlamış çeneler
   b. İleri derecede özelleşmiş bir baş oluşumu
   c. Nöral taçtan köken alan yapıların oluşumu
   d. Kafatasının dahil olduğu bir iç iskelet
   e. Notokord ve dorsal, içi boş bir sinir kordonu
2. 530 milyon yıl önce yaşayan bazı hayvanlar, batraklara benziyorlardı fakat büyük bir beyin ve kafatasına sahiptiler. Bu hayvanlar aşağıdaki verilen gruplardan hangisini temsil edebilirler?
   a. ilk kordalıları
   b. Urochordata ve Cephalochordata arasındaki 'kayıp bağlantı'yı
   c. erken craniata üyelerini
   d. keseli memelileri
   e. dört üyeli olmayan gnathostomata üyelerini
3. Aşağıdakilerden hangisinin, günümüzde yaşayan dört üyelilerin bilinen en son ortak atası olduğu düşünülebilir?
   a. Sert-yüzgeçli, üyeleri karasal omurgalılardakine benzer iskelet elemanlarına sahip olan, sığ-sularda yaşayan lob-yüzgeçliler
   b. İki çift üye setine sahip, çeneli ve zırhlı placodermler
   c. Çift yüzgeçlerinde, kemik iskelet elemanlarının gelişmiş olduğu, erken ışın-yüzgeçli balıklar
   d. Bacakları kemik iskeletle desteklenen, fakat balıklar gibi tipik olarak kıvrıla-kıvrıla hareket eden bir semender
   e. Üyelerini ikincil olarak kaybetmiş olan, karasal, bacaksız amfibi
4. Yumurtlayan memeliler ve keseli memelilerin her ikisi de hangi özellikleriyle plasentalı memelilere benzemezler?
   a. Meme uçlarının olmayışı
   b. Embriyonik gelişimin bir kısmının uterus (rahim=döl yatağı) dışında geçekleşmesi
   c. Yumurta bırakma
   d. Avustralya ve Afrika'da bulunmaları
   e. Sadece böcekçil ve otçul türleri içermeleri
5. Aşağıdaki kladlardan hangisi insanları içermez?
   a. Synapsidler
   b. Lob-yüzgeçliler
   c. Diapsidler
   d. Craniata üyeleri
   e. Kemikli balık üyeleri
6. Homininler diğer primatlardan ayrıldığında aşağıdaki özelliklerden hangisi ilk olarak ortaya çıkmıştır?
   a. Çene kemiklerinin küçülmesi
   b. Konuşma
   c. İki ayak üzerinde yürüme
   d. Taş aletlerin yapımı
   e. Genişlemiş bir beyin

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

7. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Bir bilim adamı omurgalı soy hattının yaşayan üyelerinin, bu soy hattının erken üyelerinden çok farklı olabileceğini ve gerisin geriye evrimin (kaybedilen özellikler) yaygın olduğunu açıklamıştır. Bu gözlemleri gösteren spesifik örnekler veriniz ve bu duruma sebep olan evrim mekanizmasını(larını) açıklayınız.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

8. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   ÇİZİNİZ Sadece büyüklüğün bir sonucu olarak büyük canlılar küçük canlılardan daha büyük beyne sahip olma eğilimindedir. Ancak bazı canlılar, hayvanın boyutu için beklenenden kısmen daha büyük beyne sahiptir. Vücut boyutuna göre kısmen büyük olan beyinlerin korunması ve gelişiminin yüksek enerji maliyeti vardır.
   (a) Fosil kayıtlar vücut boyutuna göre kısmen büyük beyinin homininleri de içeren bazı soy hatlarında evrimleştiğini kanıtlar. Bazı soy hatlarında, kısmen büyük beynin faydaları ve maliyeti hakkında ne sonuç çıkarırsınız?
   (b) Doğal seçilimin, yüksek koruma maliyetine rağmen büyük beyinlerin evrimini desteklenmesi hipotezini nasıl açıklarsınız?
   (c) 14 kuş türü için veriler aşağıda listelenmiştir. Grafikteki bilgiye göre, beyin boyutunda beklenen sapma x-ekseninde, ölüm oranı y-eksenindedir. Beyin büyüklüğü ile ölüm oranı arasındaki ilişki hakkında nasıl bir sonuç çıkarırsınız?

Beklenen Beyin Büyüklüğünden Sapma*	−2.4	−2.1	2.0	−1.8	−1.0	0.0	0.3	0.7	1.2	1.3	2.0	2.3	3.0	3.2
Ölüm Oranı	0.9	0.7	0.5	0.9	0.4	0.7	0.8	0.4	0.8	0.3	0.6	0.6	0.3	0.6

D. Sol et al., Big-brained birds survive better in nature. Proceedings of the Royal Society B 274:763-769 (2007).

*Değer<0 ise beyin boyutu beklenenden küçük; değer>0 ise beyin boyutu beklenenden büyüktür.

9. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Ortaya Çıkan Özellikler Erken dört üyeliler tipik bir yürüyüşe (kertenkelelerde olduğu gibi) sahiptir: Sağ ön ayak ileri hareket ederken vücut sola doğru bükülür ve sol göğüs kafesi ve akciğer sıkışır; bir sonraki adımda da tersi gerçekleşir. Normal nefes almada her iki akciğer her nefeste eşit genişler ve bu, yürüme ve koşma boyunca engellenir. Dinozorlar gibi akciğerlerini sıkıştırmadan yürüyebilen, biyolojik topluluklar içerisinde gelişmiş özelliklere yol açabilecek canlıların nasıl köken aldığını açıklayan kısa bir yazı (100-150 kelimelik) yazınız.

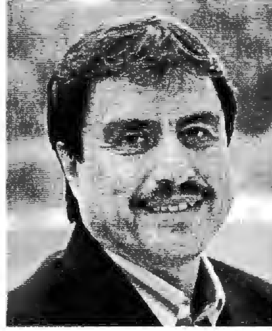
Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

ÜNİTE

Bitki Yapı ve İşlevi

Luis Herrera-Estrella

ile röportaj



Meksika ve gelişmekte olan diğer ülkelerde yoksul çiftçilerin yaşam kalitelerini arttırmak için gen mühendisliğinin kullanımında başı çeken bir taraftardır. Lisans eğitimini, 1978 yılında Meksiko Şehri, Politeknik Enstitüsünden (NPI) Biyokimya mühendisliği alanında almıştır. 1980'de NPI'da Araştırma ve İleri Çalışmalar Merkezinden Master, 1984'te ise Belçika'da, Ghent Üniversitesinden doktora derecesini almıştır. Bir lisansüstü öğrencisi iken, bitki hücrelerinde bir bakteri geninin başarılı bir şekilde aktarımını ve ifadesi ile ilgili ilk raporunu yayınlamıştır. Aynı zamanda bitki sistemleri için, seçilebilir markörler ve raportör genlerin kullanımında öncü olmuştur. O tarihten beri, bu iki yöntem kültür bitkilerine gen aktarım sistemlerinde en önemli araçlar haline gelmiştir. Son yıllarda, bitkilerin asidik ve fosfat eksikliği olan topraklara direncini arttırılması üzerinde çalışmaktadır. Dr. Herrera diğer onurlarının yanında, Howard Hoghes Biyomedikal Enstitüsü'nün bir bilimcisi, Meksika Bilimler Akademisi'nin bir üyesi, Birleşik devletler Ulusal Bilimler Akademisi asıl üyesi ve Uluslararası Bitki Moleküler Biyolojisi Derneği'nin geçmiş başkanlarından biridir.

Bilime ilginizi çeken ne oldu?

Çocukluğumda bilime ilgi duymamı sağlayan, bilim ve teknoloji konusunda kitaplar okumam ve TV programları seyretmemdir. Bir çocuk olarak, bir mucit olmak istedim. Ancak, Meksika'da orta sınıf bir aileden geldiğimden ve bilim insanları ya da akademisyenler ile etkileşimin olmadığından, bilimin ve araştırmanın gerçekten ne olduğunu bilmiyordum. Liseyi bitirdiğimde, bir nükleer fizikçi olmak istedim, fakat nükleer fiziğin Meksika'da bir geleceğinin olmadığı söylendi. Bu nedenle, biyokimya mühendisliği okudum. Bana moleküler biyolojisi öğreten, mikrobiyolog, ilham aldığım bir öğretmenin vardı. Heyecan duydum ve doktora yapmaya karar verdim.

Bitki moleküler biyolojisine ilginiz nasıl doğdu?

Moleküler biyolojiyi nasıl kullanabilirim diye düşündüm. Tarım Meksika'da önemli, bu nedenle bitki biyolojisinde temelim olmasa da, bitki moleküler biyolojisi çalışmaya karar verdim. Bu kararı aldığımda, genetik mühendisliğinde yaygın olarak kullanılan bir plazmid tipi geliştiren bilim insanlarından birisi olan Francisco Bolivar Meksika'ya henüz dönmüştü. Doktoraya başlamadan önce onunla çalışıp çalışamayacağımı sordum. Nazikçe, beni kabul etti. Onun laboratuvarındayken, Belçika'dan gelen bir ziyaretçi bilimci, Marc van Montagu Agrobacterium ve bu bakterinin bitkilerin genetiksel olarak değişime uğratılmasındaki potansiyeline ilişkin bir seminer verdi. Bu seminer sonrasında, "bu benim geleceğim" diye düşündüm.

Agrobacterium tumefaciens, taç tümörü hastalığına neden olan bir bakteri patojenidir. Bir kişi, bir hastalığı kullanışlı bir araç haline getirerek nasıl yaratıcılığa dönüştürebilir?

Agrobacterium genleri konak bitkinin kromozomlarına genleri aktararak ve hücre metabolizmasını kendi yararına değiştirerek hastalık oluşturmaktadır. Belçikaya gittiğimde, bir bitki moleküler biyologu olan Patricia Zambryski Agrobacterium'un tümör oluşumunu teşvik eden plazmidinin bitki kromozomları ile bütünleşme mekanizmasını çalışmaktaydı. Patricia, "zararsız Ti plazmidleri"- tümör oluşturamayan ya da konukçunun metabolizmasını değiştiremeyen, ancak DNA aktarımında hala etkili- üretebildi. Fakat, hangi hücrenin değişime uğratıldığını hızla bulabilme yöntemine sahip değildik. Çünkü değişime uğramış hücrelerin seçim avantajı yoktu. Yabancı genleri ifade edebilen bitki hücreleri elde etme yolunu bulabilme çalışmalarına başladım. Bilim insanları, Agrobacterium tarafından konukçuluna aktarılan DNA'daki iki genin dizisini henüz tanımlamışlardı. Böylece, bu genlerin promötör ve terminatör dizilerinin, seçtiğimiz herhangi bir genin ifade edilmesinde kullanılabileceğini düşündüm. Protein sentezi engelleyicisi olan Kanamisin antibiyotiğine direnç gösteren bir geni aldık (çünkü o geni seçebildik) ve o geni zararsız Ti plazmidi ile bütünleştirdik. Daha sonra bitki hücrelerini bu plazmid ile değişime uğratarak kanamisine dirençli bitki hücreleri elde ettik. Bundan sonraki soru, yaptığımız genetik transformasyonun, hücrelerin, küçük bir hücre kümesinden tam bir bitkiyi yeniden oluşturma yeteneklerini etkileyip etkileyemediği idi. Bu hücreleri doku kültürü ortamına aldığımızda küçük bitkilerin oluştuğunu görmek heyecan vericiydi. Ve bu hücreler hala kanamisine dirençliydiler. Son olarak, transgenierin, diğer herhangi bir gen gibi, Mendel yasalarına göre aktarıldığını saptadık.

Son yaptığınız çalışmalar tarıma nasıl katkı yapmaktadır?

Çiftçilerin tropiklerde karşılaştıkları başlıca sorunlardan biri asidik topraklardır. Bu sorun tropik topraklarda yüksek olan alüminyumun asidik koşullarda çözünebilirliğinin artmasından kökenlenmektedir. İyonlar bitkilere aşırı toksiktirler. Biz, bitkileri, köklerinden daha fazla organik asit salgılamak üzere genetiksel olarak değişime uğratabildik. Organik anyonlar alüminyum katyonlarına bağlanarak toksik etkisini ortadan kaldırmaktadır.

Ayrıca, bitkilerin, önemli bir bitki besin elementi olan fosfor eksikliğine karşı yapılarını nasıl değiştirdikleri ne de ilgiduyduk. Fosforun kullanılabilirliği, pek çok doğal ve tarımsal ekosistemde bitkisel verimliliği en sınırlayıcı faktörlerden biridir. Düşük fosfor koşullarında, kök sistemlerinin daha dallanmış olduklarını ve kök tüylerinin daha yoğun ve uzun olduklarını bulduk. Bu değişiklikleri kontrol eden nedir? Bunu hayvanlarda görmüyorsunuz. Çevresel değişikliklere karşı fazladan kol ya da ayak oluşturmuyoruz.

Temel araştırma bulgularını tarlada ürünlere dönüştürmenin basamakları nelerdir ve neden bazı insanlar gen mühendisliği yoluyla genetiği değiştirilmiş kültür bitkilerine karşılar?

Laboratuvardaki bir bulgudan bir transgenik bitkinin ticari amaçlı serbest bırakılmasına gitmek uzun bir süreçtir. Bu süreç laboratuvar, sera ve tarlada yoğun testleri gerektirmektedir. Transgenik ürünün farklı ortamlarda tutarlı bir büyüdüğünü ve ürün ya da kalite üzerinde herhangi bir olumsuz etkisinin olmadığını göstermeniz gerekir. Ve daha sonra insan tüketimi için izin almanız ve aktardığınız genin kodladığı proteinin zehirli ve alerjik olmadığını göstermeniz gerekir. Maalesef, bu sürecinin maliyeti 10-50 milyon Dolardır. Günümüzde,

transgenik bitkileri ticarileştirebilen kuruluşlar yalnızca çok uluslu şirketlerdir.

Çok uluslu şirketler transgenik bitkilerin ticarileştirilmesini tekellerine aldıklarından, bu tür şirketler tarafından besin üretiminin kontrolüne karşı çıkan insanlar kuvvetli bir tepki vermektedirler. Örneğin, GDO (genetiksel olarak değişime uğratılmış organizmalar) çevre ya da insan sağlığına zarar verebilir mi gibi diğer konular da vardır. Fakat, bu ana kadar, ticaret serbest bırakılan ürünlerin çoğu, insan ve hayvan sağlığı için tamamen zararsız olup, çevreye, geleneksel kültür bitkilerinden farklı bir etki yapmamıştır. GDO karşıtlığı, çoğu insanın besin alabilmek için yeterli paraya sahip olduğu ve transgenik ürünlere gereksinimlerinin olmadığı Avrupa'da başlamıştır. Durum, daha fazla ve daha iyi besin üretilmesine yardımcı olan herhangi bir teknolojinin kesinlikle gerekli olduğu diğer ülkelerde aynı değildir. Rekombinant teknolojinin dünyadaki açlık sorununu çözebilecek bir mucize olduğunu düşünmüyorum. Fakat, bu teknoloji tarımı daha verimli hale getiren önemli bir araç olma yolundadır.

Meksika'da GDO'lar ile ilgili süregelen anlaşmazlıklardan söz eder misiniz?

1986'da Meksika'ya geri döndüğümde, transgenik bitkilerle bazı tarla denemeleri yapılıyordu. O yıllarda çok fazla çelişki yoktu, çünkü transgenik bir bitkinin ne olduğunu bilen insan sayısı çok azdı. Hükümet çalışanları genetik mühendisliğinin potansiyel uygulamalarından haberdar olmuş ve Meksika'nın bu yeni teknolojide yer almasından mutluluk duymuşlardı. Fakat, daha sonra, çok uluslu şirketlere karşı olan insanlar ve bazı ekologlar protesto etmeye başladılar ve hükümet yetkilileri de bunu dikkate başladılar. Hükümet, bilim insanlarının aynı fikirde olmamaları halinde, tedbirli olma konusunda yanlış yapmamanın daha iyi olabileceğine karar verdi ve Meksika'da transgenik bitkilerin yetiştirilmesine resmi olarak ertelendi. Bununla birlikte, çiftçiler teknolojiyi istediler ve özellikle mısır olmak üzere, genetiği değiştirilmiş bitkilerin tohumlarını kaçak getirmeye ve bu tohumları yasal olmayan yolla yetiştirmeye başladılar. Bu kötüydü, çünkü neyi, nerede ya da ne kadar yetiştirdiklerini bilmiyordunuz. GDO'ların çevre üzerinde olumsuz bir etkilerinin olup olmadığı ve mısırın yerli çeşitlerinin genomlarını değiştirip değiştirmediklerini göstermenin en iyi yolu, her türlü akla uygun biyolojik güvenlik önleminin alındığı, kontrollü denemeler yapmaktır. Sonuçta, hükümet ikna oldu ve yasağı kaldırdı.

Mısır kolayca ve uzun mesafelerde karşılıklı döllenir. Bu nedenle transgenin genlerinin, mısırın Meksika'daki yerli çeşitlerine geçişini ortadan kaldırmak imkansızdır. Bu bir sorun mudur? Kişisel olarak bunun böyle olduğunu düşünmüyorum. Bitkiler, özellikle de mısır, genomunda, bir yerden başka bir yere sıçrayan, yer değiştiren elementlerle doludur. Dolayısıyla, mısır genomu zaten bir "çöplüktür". Bir genin aktarılması genomda, bir yerden diğerine, bir geliştiricinin ya da tam bir genin taşınmasını sağlayan bir transpozondan farklı bir şey değildir. Kuşkusuz, bir genin çevre ya da insan veya diğer hayvanların sağlığında herhangi bir soruna neden olmadığından emin olmak için her bir transgenik hattı analiz etmemiz gerekir.

Genetik Mühendisliği gelişmekte olan ülkelerde fakir çiftçilerin yaşam koşullarını nasıl arttırabilir?

Genetik mühendisliğinden en fazla yararlanacak olanlar en fakir çiftçilerdir. Örneğin, Meksika'da ortalama mısır üretimi yaklaşık dönüm başına 2.5 tondur. Fakat benim de yaşadığım Orta Meksika'da dönüm başına 8-10 tondur. Bu, pek çok yerde insanların dönüm başına yalnızca 1 ton mısır ürettikleri anlamına gelmektedir. Eğer DNA rekombinant teknolojisini kullanarak en fakir çiftçilerin ürünlerini dönüm başına 3 tona çıkartabilirsek, bu insanlar gelirlerini üçe katlayacaklardır. Kuşkusuz, büyük tohum şirketleri ürünlerini büyük çiftliklere uyarlamaktadırlar. Fakat yoksul çiftçilerin gereksinim duydukları kültür bitkisi çeşitleri geliştirilmesini amaçlayan programlara kendi uzmanlarını göndermeye isteklidirler. Transgenik bitkilerin kullanımına, basitçe, büyük şirketler tarafından kontrol edildikleri için karşı çıkan insanlar, ülkelerinde fakir çiftçilerin gereksinim duyduğu çeşitleri elde etmek için çalışan, gelişmekte olan dünyanın bilim insanlarına zorluklar çıkarmaktadırlar.

Bitkileri değişikliğe uğratarak muazzam ve eski bir Meksika geleneğini sürdürüyorsunuz: bitkilerin evcilleştirilmesi. Çiftçiler mısırı 10.000 yıl önce nasıl elde ettiler?

Evet, bizim mısırı değişime uğratmak için gösterdiğimiz çabalar eski Yerli Amerikan Çiftçilerinin başardıkları ile karşılaştırıldığında ılımlı kalmaktadır. Mısır teosint olarak isimlendirilen yabani bir çimenden türemiştir. İki bitki büyük bir benzerlik göstermektedir. Örneğin, teosint ve mısırın yaprakları arasında ayrım yapmak çok zordur. Üreme organlarındaki farklılık ise gerçekten hayranlık uyandırıcıdır. Bir teosint tohumu olgunlaşınca, "patlar" ve yere düşer. Yere düşen bu tohumları toplamak çok fazla işgücü ister. Bu nedenle eski çiftçiler tohumlarını koçan üstünde tutabilen bitkileri seçmişlerdir. Ayrıca, teosint tohumlarının kabuğu çok sert olduğundan, onları pişirmek güç olmuştur. Bu nedenle çiftçiler daha ince bir tohum kabuğu için de seçim yapmışlardır. Ve teosint sadece tek bir tohum sırasına sahipti, bu nedenle ilk çiftçiler iki sıralı tohuma sahip olanları ve daha sonra da dört ve sekiz, vs gibi olanları seçmişleridir. Mısırın evcilleştirilmesi ile karşılaştırılınca, şu an genetik mühendisliği ile yaptığımız hiçbir şey değildir.

Bitkiler, funguslar ve bakteriler üzerinde araştırmalar yayınladınız. Sizi böylesi geniş bir entelektüel ağda rol almaya götüren neydi?

Yaşam, doğa ve benim çevreme olan merakım. Kariyerlerinin başlangıcında tek bir soru, konu ya da model sistem seçtikten sonra, kariyerlerinin sonraki dönemlerinde aynı şeyi çalışmak için yanıp tutuşan insanların tutkularını paylaşmıyorum. Tamamen farklı bir alana geçmem gerekse bile, daima yeni süreçler ve olaylar araştırmaya istekliyim. Şu an, Meksika'nın yerli bitkilerini sekanslıyorum-. Fakat dürüstçe, dört yılda ne yapacağımı bilmiyorum.

"...Evet, bizim mısırı değişime uğratmak için gösterdiğimiz çabalar eski Yerli Amerikan Çiftçilerin başardıkları ile karşılaştırıldığında ılımlı kalmaktadır."



Luis Herrera Estrella (sağda) ile Peter Minorsky (solda) ve Jane Reece

35

Bitki Yapısı, Büyüme ve Gelişme



▲ Şekil 35.1 **Bilgisayar sanatımı?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

35.1 Bitkiler, organlar, dokular ve hücrelerden oluşan hiyerarşik bir organizasyon gösterirler
35.2 Meristemler primer ve sekonder büyüme için hücreler üretirler
35.3 Primer büyüme köklerin ve sürgünlerin uzamasını sağlar
35.4 Sekonder büyüme odunsu bitkilerde gövdelerin ve köklerin çapını arttırır
35.5 Büyüme, morfogenez ve hücre farklılaşması bitkinin vücudunu oluşturur

GENEL BAKIŞ

Bitkiler Bilgisayarmıdır?

Şekil 35.1'deki nesne artistik bir yetenekle akıllı bir bilgisayar tarafından yaratılmamıştır. Şekildeki nesne, brokolinin tüketilebilen bir akrabası olan romaneskonun baş kısmıdır. Romaneskonun büyüleyici güzelliğini sağlayan, her bir küçük tomurcuğun, bütün bir sebzenin minyatürüne benzemesidir. (Matematikçiler tekrarlanan bu özellikleri *fraktallar* olarak isimlendirirler.) Romenosko bir bilgisayarda yaratılmış gözükmektedir. Çünkü büyümenin niteliği, tekrarlanan bilgi (direktif) dizileri gibidir. Pek çok bitkide olduğu gibi, bu bitkide de, büyümekte olan sürgünün ucu tekrarlanan bir şekilde, yaprak.....tomurcuk......gövde özelliğindedir. Bu tekrarlanan gelişimsel özellikler kalıtsal olarak belirlenmiş olup, doğal seçilimin etkisi altındadır. Örneğin, yapraklar arasındaki gövde parçalarının kısalmasına neden olan bir mutasyon, bitkinin çalımsı bir görünüm kazanmasına neden olur. Eğer bu yapı değişikliği, ışık gibi kaynakları alma yeteneğinin arttırır ve daha fazla ışık, daha fazla yavru üretilmesini sağlarsa, bu özellik, sonraki nesillerde giderek daha çok ortaya çıkacaktır- evrim oluşacaktır.

Romenosco, kendi temel vücut düzenlenişine alışılmadık ölçüde sıkı sıkıya bağlı kalır. Pek çok bitkiye ait bireylerin vücut şekli büyük bir çeşitlilik gösterir. Çünkü çoğu bitkinin büyümesi, yerel çevre koşullarından etkilenir. Bu etki, hayvanlarınkine göre, daha fazladır. Örneğin, bütün aslanlar dört ayaklı ve kabaca aynı büyüklükte olmalarına karşın, meşe ağaçları dal sayısı ve düzenlenişi bakımından değişiklik gösterirler. Çünkü aslanlar ve diğer hayvanlar yerel ortamlarındaki tehdit ve fırsatlara karşı yerlerini değiştererek, bitkiler ise büyümelerini değiştirerek yanıt verirler. Örneğin, bir bitkinin tek yönlü ışıklandırılması, o bitkinin temel vücut planında asimetri yaratır. Bir sürgünün ışık alan tarafındaki dallar ışık almayan tarafındaki dallardan daha hızlı büyür. Bu yapı değişikliği fotosentezde belirgin bir yarar sağlar. Bitkilerin gelişimlerinin adaptasyon ile çok ilişkili olduğununun farkedilmesi, bitkilerin, içinde bulundukları ortam ile nasıl etkileştiklerinin anlaşılmasında kritik bir önem taşır.

Bölüm 29 ve 30, yeşil alglerden angiospermlere (çiçekli bitkiler), bitkilerin evrimi ile ilgilidir. Altıncı Ünitede, pek çok ekosistemde pirimer üretici olmaları ve büyük bir tarımsal önem taşımaları nedeniyle, özellikle angiospermler üzerinde duracağız. Bu üniteye, çiçekli bitkilerin yapılarını ve bu bitkilerin nasıl geliştiklerini tartışarak başlayacağız.

KAVRAM **35.1**

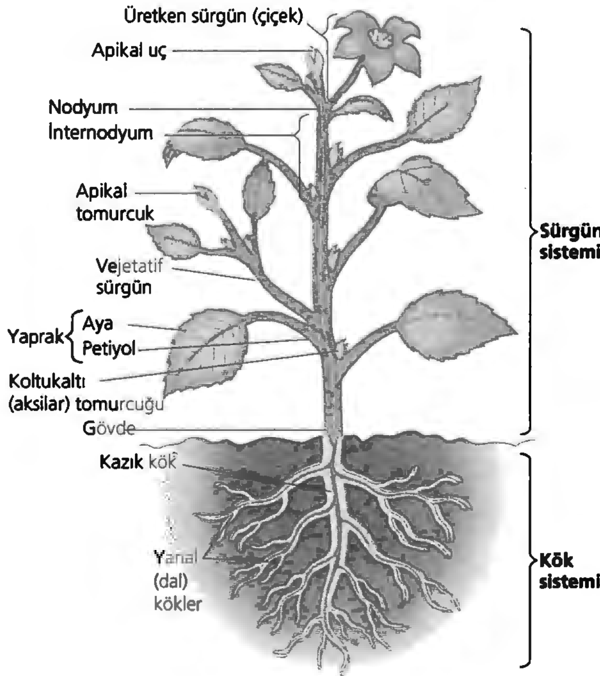
Bitkiler, organlar, dokular ve hücrelerden oluşan hiyerarşik bir organizasyon gösterirler

Diğer pek çok hayvan gibi bitkiler de, farklı hücre tiplerinin oluşturduğu, farklı dokulardan oluşmuşlardır. Birlikte özel bir işlev gerçekleştiren, bir veya birden çok tipteki hücreden oluşmuş hücreler grubuna **doku** denir. Bir **organ**, birlikte özel işlev gören, bazı doku tiplerinden oluşur. Bitki organları, dokuları ve hücrelerini hiyerarşik olarak incelemeye organlarla başlayacağız. Çünkü organlar en bilinen ve kolayca gözlenebilen yapılardır. Bitkinin yapisının hiyerarşisini öğrenirken, bitkinin şeklinin doğal seçilimin sonucunda oluştuğunu ve bu şeklin, bütün organizasyon düzeylerinde bitki işlevi ile uygunluk gösterdiğini unutmayınız.

Üç Temel Bitki Organı: Kök, Gövde ve Yaprak

İletim demetli bitkilerin temel morfolojisi, çok önemli iki ortama yerleşen – toprak altı ve toprak üstü- ve kaynakları alan karasal organizmaların evrimsel geçmişlerini yansıtır. İletim demetli bitkilerin toprak altından su ve mineralleri, toprak üstünden ise CO_2 ve ışığı absorblamaları gerekir. Bitkilerin bu kaynakları etkili bir şekilde alabildiklerinin belirtileri, kökler, gövdeler ve yapraklardan oluşan, üç temel organın evriminde görülebilir. Bu organlar bir **kök sistemi** ve bir **sürgün sistemi** oluştururlar. Sürgün sistemi gövdeler ve yapraklardan oluşur (**Şekil 35.2**). Birkaç istisna hariç, iletim demetli bitkiler yaşamlarını sürdürebilmek için tamamen her iki sisteme bağımlıdır. Kökler fotosentez yapamazlar; *fotosentatların* yokluğunda açlık çekerler. Bu nedenle, fotosentez sırasında üretilen şekerler ve diğer karbohidratları sürgün sisteminden alırlar. Sürgün sistemi ise köklerin topraktan absorbladıkları su ve minerallere bağımlıdır.

Vejetatif büyüme- üremede yer almayan yapraklar, gövdeler ve köklerin üretilmesi- bir bitkinin yaşamındaki evrelerden sadece biridir. Bitkilerin çoğunda, eşeyli üremeye ait büyüme de görülür. Angiospermlerde, üremeye katılan sürgünler çiçekleri taşır. Çiçekler, eşeyli üreme için bir hayli değişime uğramış olan yapraklardır. Bu bölümün ilerleyen kısımlarında, vejetatif sürgün oluşumundan üremeden sorumlu sürgünün oluşumuna geçişi tartışacağız.



▲ **Şekil 35.2 Çiçekli bir bitkiye genel bir bakış.** Bitkinin vücudu bir kök ve bir gövde sisteminden oluşur. Bitkinin her yanına dağılmış olan iletim dokusu (bu şekilde mor şeritler) bu iki sistemi birbirine bağlar. Bu fotoğrafta yer alan bitki ideal bir eudikottur (dikotil).

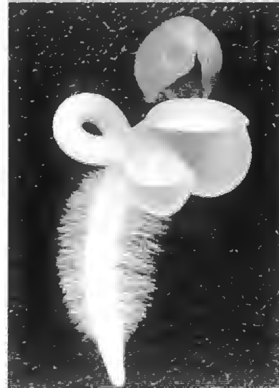
Bitki organlarını tanımlarken, monokotiller ve eudikotiller olmak üzere, başlıca iki gruptan örnekler vereceğiz (bakınız Şekil 30.13).

Kökler

Bir **kök**, iletim demetli bir bitkiyi toprağa bağlayan, mineralleri ve suyu absorblayan ve çoğunlukla karbohidratları depolayan bir organdır. Eudikotların çoğu ve gimnospermler bir kazık kök sistemine sahiptir. Bir kazık kök sistemi, embriyonik kökten gelişen, dikey bir ana kökten oluşur. Bu ana kök, **kazık kök** olarak isimlendirilir. Kazık kök, dal kökleri olarak ta isimlendirilen **yanal (lateral) kökleri** oluşturur (bakınız 35.2). Kazık kök sistemleri genel olarak derinlere girer. Bu nedenle, yer altı suyunun yüzeye uzak olduğu, toprağın derinliklerine iyi uyum sağlamıştır.

Çimenler gibi monokotillerin çoğunda embriyonik kök erkenden ölür ve bir kazık kök oluşmaz. Böyle kökler *adventif* kökler (Latince *adventicus*, ikincil, dıştan gelen anlamındadır) olarak isimlendirilirler. Adventif terimi, gövdeler veya yapraklardan çıkan kökler gibi, sıradışı bir bölgede büyüyen bir bitki organını ifade eder. Her bir küçük kök kendi yanal köklerini oluşturur. Bunun sonucunda bir saçak kök sistemi oluşur. *Saçak kök sistemi*, toprak yüzeyinin altında yayılan ve genel olarak ince köklerden oluşan, hasır şeklindeki bir yapıdır (bakınız Şekil 30.13). Saçak kök sistemi çoğunlukla derinlere uzanmaz. Bu nedenle yağışın az olduğu ve yüzeyin çok altındaki, yeterince nem içermeyen topraklara ve bölgelere çok iyi uyum sağlar. Çimenlerin çoğunun kökleri, toprağın birkaç santimetre üzerinde yoğunlaşan, yüzeysel köklerden oluşur. Bu yüzeysel kökler, üst toprağı koruduğundan çimenler erozyonun önlenmesinde mükemmel bir toprak örtüsü oluştururlar.

Bütün bir kök sisteminin bir bitkinin tutunmasına yardım etmesine karşın, çoğu bitkide su ve mineraller esas olarak kök ucuna yakın bir bölgede absorbe edilirler. Bu bölge, çok fazla sayıda **kök tüyünün** oluştuğu ve kökün yüzey alanını artırdığı bir bölgedir (**Şekil 35.3**). Kök epidermisinin tüp şeklindeki ince çıkıntısı olan bir kök tüyü, yanal (lateral) kök ile karıştırılmamalıdır. Çünkü yanal kök bir organdır. Kök tüyleri, yüzey alanlarının çok büyük olmasına rağmen, yanal köklerin aksine, bitkinin toprağa tutunmasına az katkı yapar. Başlıca işlevleri absorbsiyondur.



◄ **Şekil 35.2 Bir turp fidesinin kök tüyleri.** Her bir kökün uç kısmının hemen arkasında binlerce kök tüyü gelişir. Bu kök tüyleri kökün yüzey alanını genişleterek, topraktan su ve mineral absorbsiyonunu büyük ölçüde artırır.

Pek çok bitkide, özelleşmiş işlevleri olan kök adaptasyonları görülür (**Şekil 35.4**). Bu adaptasyonların bir bölümü köklerden, diğerleri ise gövdelerden veya nadiren yapraklardan gelişir ve adventiftir. Değişime uğramış köklerin bazısı destek ve tutunmaya yarar. Diğerleri ise, su ve besin maddesi depolar veya havadan oksijen absorblar.

▼ Şekil 35.4 **Köklerde evrimsel adaptasyonlar.**



▲ **Çekme kökleri.** Hala ağacının hava kökleri çekme köklerine örnek oluşturur. Bunlar, uzun ve ağır olan ağaca destek sağlamaları nedeniyle bu ismi almışlardır. Hala ağaçları, kumlu toprakların sığ ve kararsız olduğu Güney Pasifikteki kıyısal bölgelerde yaşamaktadır.

◀ **Depo kökleri.** Pancar gibi pek çok bitkinin kökleri besin ve su depolar.



▲ **Pnömatoforlar.** Hava kökleri olarak ta bilinen pnömatoforlar, kıyıya yakın bataklıklarda yaşayan ve mangrolar olarak bilinen ağaçlar tarafından üretilir. Bu kökler su yüzeyine çıkarak, kök sisteminin, kalın ve içi suyla dolmuş çamurdaki kıt oksijenden yararlanmalarını sağlarlar.



◀ **"Boğucu" hava kökleri.** Bu, boğucu incirin tohumları diğer uzun boylu ağaç türlerinin dallarında çimlenir ve toprağa çok sayıda hava kökü gönderir. Yılana benzeyen bu kökler, göreceli olarak konukçul ağacın gövdesine dolanırlar. Kamboçya'daki bu tapınak kalıntısına benzer bu görüntüyü bu kökler oluşturmuştur.

▼ **Destek kökleri.** Tropiklerin nemli koşulları nedeniyle, en uzun boylu pekçok ağacın kök sistemi şaşılacak ölçüde kısadır. Orta Amerika'daki bu tropik ağaçta (ceiba ağacı) görüldüğü gibi, desteklere (payandalara) benzeyen hava kökleri bu tür ağaçların gövdelerine destek verir.

Gövdeler

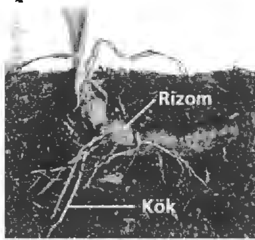
Bir gövde, yaprakları taşıyan, onları birbirinden ayıran ve güneş ışığı almalarını sağlayan bir organdır. Gövdeler, ayrıca, üreme yapılarını da taşır. Üremeye katılan bu yapılar, polenin ve meyvenin yayılmasını kolaylaştırır. Her bir gövde, **nodyumlar** ve **internodyumlardan** oluşmuştur Nodyumlar yaprakların gövdeye bağlandığı yapılardır. İnternodyumlar ise nodyumlar arasındaki gövde kısımlarıdır (bakınız Şekil 35.2). Her bir yaprağın gövdeye bağlandığı, bir açı oluşturan bölgede, bir **koltukaltı tomurcuğu (aksiler tomurcuk)** bulunur. Kotukaltı tomurcuğu, bir yanal sürgün oluşturabilen bir yapıdır. Bu yanal sürgün, dal olarak isimlendirilir. Gençkoltukaltı tomurcukları çok yavaş büyür: Genç bir sürgün, sürgünün ucuna yakın bir bölgede en fazla büyür. Sürgün ucu, bir **apikal tomurcuk** veya tepe tomurcuğundan oluşur. Apikal tomurcuk ise, gelişmekte olan yapraklardan ve birbirine çok yaklaşmış nodyum ve internodyum serilerinden oluşur.

Koltukaltı tomurcuklarının apikal tomurcuğa yakınlıkları, koltukaltı tomurcuklarınün üzerinde oluşan dormansiden kısmen sorumludur. Koltukaltı tomurcuklarının büyümesinin, bir apikal tomurcuk tarafından engellenmesi **apikal domi-**

nansi (uç baskınlığı) olarak isimlendirilir. Eğer bir hayvan, bir sürgünün ucunu yer veya gölgelenmeye bağlı olarak, o sürgün yandan daha fazla ışık alırsa, koltukaltı tomurcukları dormansiyi kırarlar; yani yeniden büyümeye başlarlar. Büyümekte olan bir koltukaltı tomurcuğu, bir yanal sürgünü, yaprakları ve koltukaltı tomurcuklarını oluşturur. Yanal sürgünün kendine ait bir apikal tomurcuğu bulunur. Apikal tomurcuk uzaklaştırılınca koltukaltı tomurcuklarının büyümesi uyarılır. Böylece, daha fazla yanal sürgün oluşur. Budanan ağaç, çalı ile üst kısımları koparılmış ev bitkilerinin çalımsı görünüm almasının nedeni budur. Apikal dominansi ile ilgili hormon değişiklikleri Bölüm 39'da tartışılmıştır.

Bazı bitkilerde, besin depolayan ve eşeyli üreme gibi ek işlevlere sahip kökler bulunur. Rizomları, yumruları, stolonları ve tüberleri içine alan, değişime uğramış bu gövdeler bazen köklerle karıştırılmaktadır (**Şekil 35.5**).

▼ **Şekil 35.5 Gövdelerdeki evrimsel adaptasyonlar.**



◀ **Rizomlar.** Bu iris bitkisinin kaidesi, bir rizom örneğidir. Bir rizom, toprak yüzeyinin hemen altında büyüyen yatay bir sürgünden oluşur. Dikey sürgünler rizomun üzerindeki yanal tomurcuklardan çıkar.





▶ **Soğanlar.** Soğanlar, çoğunlukla besin depo eden, genişlemiş yaprak kaidelerinden oluşmuş, dikey yer altı sürügünleridir. Bir soğanı uzunluğuna kestiğinizde, kısa bir gövdeye bağlanarak değişime uğramış pek çok tabaka görebilirsiniz.

▶ **Stolonlar.** Bu fotoğraftaki çilek bitkisinin stolonları, toprak yüzeyinde büyüyen, yatay sürgünler oluşturur. Her bir uzantıdan bitkicikler oluştuğundan, bu "uzantılar", bir bitkinin eşeysiz üremesini sağlarlar.



◀ **Yumrular.** Fotoğrafta görülen, patates benzeri bu yumrular, besin depolamak için özelleşmiş rizom veya stolonların genişlemiş uç kısımlarıdır. Bir patatesin "gözleri", yanal tomurcuk demetleridir. Bu demetler nodyumların yerini göstermektedir.

Yapraklar

Her ne kadar yeşil gövdeler de fotosentez yaparsa da, iletim demetli bitkilerin çoğunda **yaprak**, fotosentez yapan başlıca organdır. Yaprakların şekli büyük değişiklikler gösterir. Fakat genel olarak bir yaprak, genişlemiş bir **aya** ve bir saptan oluşur. Sap **petiyol** ismini alır. Petiyol, yaprağı gövdedeki nodyuma bağlar (bakınız Şekil 35.2). Çimenlerde ve diğer pek çok monokotilde petiyol yoktur; bunun yerine, yaprağın kaidesi, gövdeyi saran bir kılıf oluşturur.

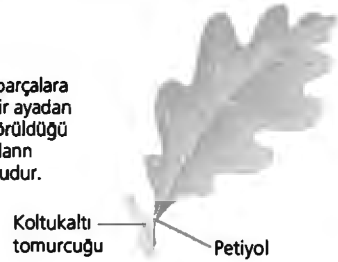
Monokotiller ve eudikotlar, yaprakların iletim dokusu, yani damarların düzenlenişi açısından farklılıklar gösterirler. Monokotillerin çoğunda damarlanma paraleldir. Bu paralel damarlar ayanın her yanına dağılmışlardır. Eudikotlarda ise genel olarak ana damarlar dallanmıştır (bakınız Şekil 30.13).

Taksonomistler, angiospermlerde, bitkinin yapısına dayalı olarak yaptıkları teşhislerde, esas olarak çiçek morfolojisine güvenirler. Fakat ayrıca, yaprak şekli, **damarlanma** şekilleri ve yaprakların düzenlenişi gibi, yaprak morfolojisindeki değişiklikleri de kullanırlar. **Şekil 35.6**'da yaprak şeklindeki bir farklılık görülmektedir: basit yaprak ve bileşik

▼ **Şekil 35.6 Bileşik yapraklarla basit yaprakların karşılaştırılması.**

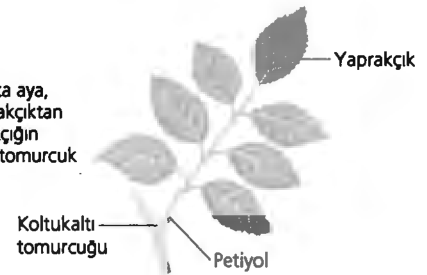
Basit yaprak

Basit bir yaprak, parçalara ayrılmamış, tek bir ayadan oluşur. Burada görüldüğü gibi, basit yaprakların bazıları derin lopludur.



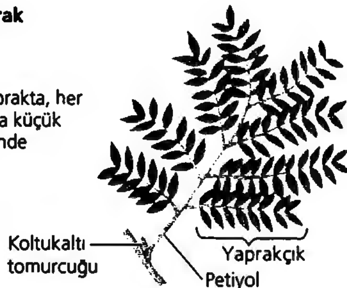
Bileşik yaprak

Bir bileşik yaprakta aya, birden fazla yaprakçıktan oluşur. Bir yaprakçığın kaidesinde yanal tomurcuk bulunmaz.



Çifte bileşik yaprak

Çift bileşik bir yaprakta, her bir yaprakçık daha küçük yaprakçıklar şeklinde parçalanmıştır.



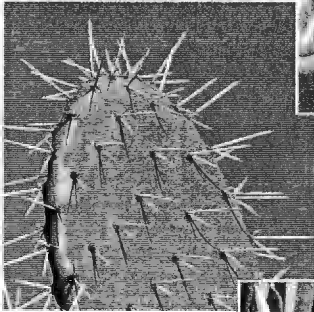
yaprak. Sumağınki gibi pekçok yaprak yaprak, bileşik veya çift bileşiktir. Bu yapısal adaptasyon, yaprakların, kuvvetli rüzgarların etkisiyle oluşabilecek yırtılmalara karşı koymalarını sağlar. Ayrıca, tek bir yaprağa yerleşen bazı patojenleri (hastalık yapan organizmalar ve virüsler) sınırlandırarak, patojenlerin bütün yaprağa yayılmalarını önler.

Hemen hemen bütün yapraklar fotosentez için özelleşmişlerdir. Bununla birlikte, bazı türlerde yapraklar, onların destek, koruma, depolama veya üreme gibi ek işlevler görmelerini sağlayan uyumlara adaptasyonlar gösterirler (**Şekil 35.7**).

▼ Şekil 35.7 **Yapraklarda evrimsel adaptasyonlar.**

► **Tendriller.** Bu bezelye bitkisinin bir desteğe tutunmasını sağlayan tendriller değişime uğramış yapraklardır. Bir tendril, bir "kement" benzeri bir destek bulduktan sonra, bir bukle oluşturur. Bu bukle, bitkiyi desteğe yaklaştırır. Tendriller tipik olarak değişime uğramış yapraklardır. Fakat asmalarda olduğu gibi, bazı tendriller değişime uğramış gövdelerdir.





◄ **Dikenler.** Bu kaynanadilindeki gibi kaktüslerin dikenleri, aslında yapraktır; bu bitkilerde fotosentez, etsi ve yeşil renkli gövdeler tarafından yapılır.



◄ **Depo yaprakları.** Bu makas otu bitkisi benzeri sukkulentlerin çoğu, su depolayama uyum sağlamış yapraklara sahiptir.



◄ **Üretken yapraklar.** *Kalanchoe daigremontiana* gibi bazı sukkulentlerin yaprakları adventif bitkicikler üretir. Bu bitkicikler yapraktan düşer ve toprakta köklenirler.

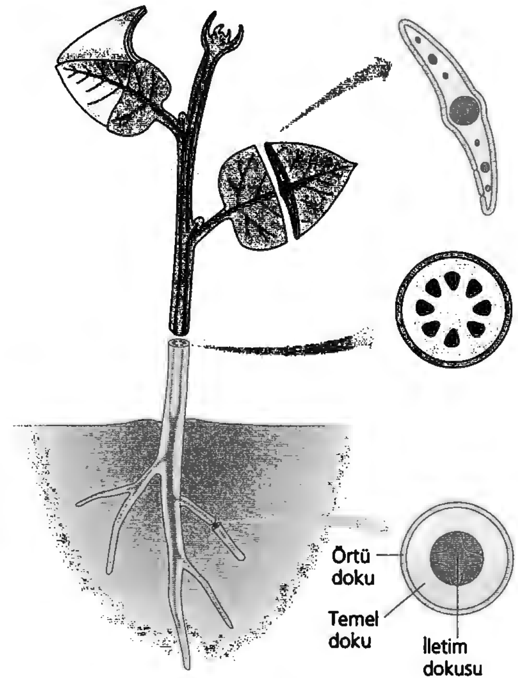


► **Brakteler.** Poinsettia'nın, çoğunlukla petallerle karıştırılan kırmızı kısımları, aslında bir grup çiçeği kuşatan, değişime uğramış yapraktır. Bu tür parlak renkli yapraklar tozlaştırıcıları cezbeder.

Örtü, İletim ve Temel Dokular

Bitki organlarının her biri-kök, gövde veya yaprak- örtü, iletim ve temel olmak üzere, çeşitli dokulardan oluşur. Bu üç kategorinin her biri bir **doku sistemi** oluşturur. Bir doku sistemi, bitkinin bütün organlarını birbirine bağlayan işlevsel bir birimdir. Her ne kadar her bir doku sistemi bitkinin her yanında bulunsa da, dokuların özel nitelikleri ve birbirlerine göre konumları, farklı organlarda değişiklik gösterir (**Şekil 35.8**).

Örtü doku sistemi bitkiyi dıştan koruyan bir örtüdür. Cildimiz gibi, o da fiziksel zarar ve patojenlere karşı ilk savunma hattını oluşturur. Odunsu olmayan bitkilerde, bu doku çoğunlukla sıkıca paketlenmiş hücrelerden oluşmuş tek bir doku halindedir. Bu doku, **epidermis** olarak isimlendirilir. Yapraklarda ve gövdelerin çoğunda, epidermisin yüzeyini örten mumsu bir **kutikula** su kaybının önlenmesine yardım eder. Odunsu bitkilerde, gövde ve köklerin yaşlı bölgelerinde epidermisin yerini **peridem** olarak isimlendirilen koruyucu bir doku alır. Epidermis, bitkiyi su kaybına ve hastalıklara karşı korumasının yanında, her bir organda özel niteliklere sahiptir. Örneğin bir kök tüyü, bir kökün ucunun yakınındaki bir epidermis hücresinin oluşturduğu uzantı şekindeki bir yapıdır. Diğer yandan, *Trikomlar* sürgündeki epidermisten kökenlenen, tüy benzeri çıkıntılardır. Trikomlar



▲ Şekil 35.8 **Üç doku sistemi.** Örtü doku sistemi (mavi) bitkinin vücudunu dıştan tamamen örten, koruyucu bir tabaka oluşturur. Kök ve sürgün sistemleri arasında maddeleri taşıyan iletim dokusu sistemi (mor) de bitkinin her yanına dağılmıştır. Fakat bu doku, her bir organda farklı şekilde düzenlenmiştir. Bitkinin metabolik işlevlerinin çoğundan sorumlu olan temel doku sistemi (sarı) ise, her bir organda, örtü doku ve iletim dokusu arasında yer alır.

bazı çöl bitkilerinde su kaybını azaltırlar ve ışığı yansıtırlar. Fakat en yaygın işlevleri, bir engel oluşturarak veya yapışkan sıvı ya da zehirli bileşikler salgılayarak bitkiyi böceklere karşı savunmalarıdır. Örneğin, nane benzeri bitkilerin kokulu yapraklarındaki trikomlar bitkileri herbivorlardan ve hastalıklardan koruyan yağlar salgılarlar. **Şekil 35.9**'da soya fasülyesi baklaları üzerindeki tüylerin yoğunluğu ve güvelerin bu baklalara verdiği zarar arasındaki ilişkiye ait bir araştırmadan elde edilen bulgular verilmiştir.

▼ **Şekil 35.9** SORGULAMA

Soya fasülyesi baklasındaki tüyler (trikomlar) herbivorları savuşturur mu?

DENEY Fasülye yaprak güveleri (*Ceratoma trifurcata*) gelişmekte olan baklagil baklaları üzerinde beslenerek, baklaların zedelenmesine ve tohum kalitesinin düşmesine neden olur. Purdue Üniversitesi'nden W.F. Lam ve L. P. Pedigo, soyafasülyesi (*Glycine max*) baklaları üzerindeki sert trikomların fiziksel olarak güveleri savuşturup savuşturmadıklarını araştırmışlardır. Araştırıcılar, aç güveleri bez torbalarının içine koyduktan sonra, tüy yoğunlukları farklı baklalara sahip bitkilerin çevresine asmışlardır. Baklalara güvelerin verdiği zarar 24 saat sonra ölçülmüştür.



BULGULAR Güveler, diğer bakla tiplerine göre, çok tüylü soyafasülyesi baklalarına çok daha az zarar vermişlerdir.





SONUÇ Soyafasülyesi baklasının tüyleri güve zararına karşı baklaları korumuştur.

KAYNAK W. F. Lam and L. P. Pedigo, Effect of trichome density on soybean pod feeding by adult bean leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae), *Journal of Economic Entomology* 94:1459–1463 (2001).

EĞER ÖYLE İSE? Çoğu soyafasülyesi çeşitinin baklaları beyaz tüylü olmasına karşın, bazılarının tüyleri ten rengindedir. Tüy yoğunluğunun güvelerin beslenmesi üzerindeki etkisini sadece ten rengindeki çeşitler üzerinde gözlediğinizi düşünün. Elde etmiş olduğunuz bulgular, bu tüylerin güveleri nasıl savuşturduklarına ilişkin neyi ifade eder?

İletim doku sistemi, kök ve sürgün sistemleri arasında uzun mesafeli madde taşınımını gerçekleştirir. Ksilem ve floem olmak üzere, iki tip iletim dokusu bulunur. **Ksilem** su ve suda çözünmüş mineralleri köklerden sürgünlere, yukarı yönde iletir. **Floem**, fotosentezle üretilen şekerleri üretildikleri yerden (çoğunlukla yapraklar) gereksinim duyuldukları yerlere- çoğunlukla köklere ve gelişmekte olan yapraklar ve meyveler gibi büyüme bölgelerine taşır. Bir kök veya bir gövdenin iletim dokusu birlikte, **stele** (Yunanca'da "saçlı " anlamındadır) olarak isimlendirilir. Stelenin düzenlenişi tür ve organa bağlı olarak değişiklik gösterir. Örneğin, angisopermlerin köklerinde stele, ksilem ve floemden oluşan, sert bir *merkezi fasiküler bir silindir* oluştururken, gövde ve yapraklarda *iletim demetlerinden* oluşur. İletim demetleri, ksilem ve floemi içeren birbirinden ayrı iplikçiklerden oluşmuştur (bakınız 35.8). Hem ksilem hem de floem çeşitli hücre tiplerinden olur. Bu hücreler, taşınım veya destek için oldukça özelleşmişlerdir.

Ne örtü ne de iletim dokusu özelliği taşımayan dokular, **temel doku siteminin** bir parçasıdır. İletim dokusundan daha içerde bulunan temel doku, **öz** olarak bilinir. İletim dokusunun dışındaki doku ise, **korteks** olarak isimlendirilir. Temel doku sistemi sadece organların içini dolduran bir doku değildir. Depo, fotosentez ve destek gibi işlevler için özelleşmiş çeşitli hücreleri içerir.

Bitkilerde Yaygın Hücre Tipleri

Herhangi bir başka organizma gibi, bir bitki de, hücre farklılaşması karakteristiktir. Yapı ve işlevinin özelleşmesi anlamına gelen hücre farklılaşması, hem sitoplazma ve organeller ve hem de hücre çeperindeki değişiklikleri içerebilir. Bundan sonraki iki sayfada, **Şekil 35.10**'da, bitkilerdeki başlıca hücre tipleri verilmiştir: parenkima hücreleri, kollenkima hücreleri, sklerenkima hücreleri, ksilemin su ileten hücreleri ve floemin şeker taşıyan hücreleri. Farklı hücrelerde, bu hücrelerin özel işlevlerini gerçekleştirmelerini sağlayan yapısal adaptasyonları not ediniz. Ayrıca temel bitki yapısını gösteren Şekil 6.9 ve 6.28'i inceleyebilirsiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 35.1

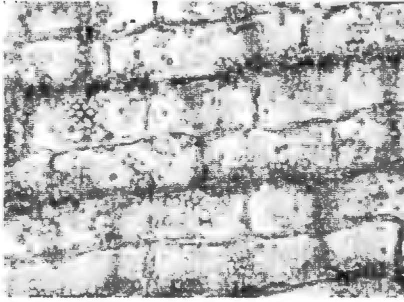
1. İletim dokusu sistemi, bütün bitkinin büyüme ve gelişiminin desteklenmesinde, yapraklar ve köklerin, birlikte işlev görmelerini sağlar?
2. Aşağıdakilerden her biri bitkinin hangi yapısını oluşturur? (a) brüksel lahanası filizleri; (b) kereviz; (c) soğanlar; (d) havuçlar
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer insanlar, fotosentez için gerekli ışık enerjisini yakalayarak besin üretebilecek fotoototrof canlılar olsalardı, anatomik özelliklerinde ne tür farklılıklar oluşurdu?
4. **BAĞLANTI KUR** Merkezi vakuollerin ve selülozik hücre çeperinin bitkinin büymesine ne şekilde katkı yaptığını açıklayınız (bakınız Bölüm 6, ss. 108 ve 118-119).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

▼ **Şekil 35.10**

İnceleme Farklılaşmış Bitki Hücresi Örneklerinin İncelenmesi

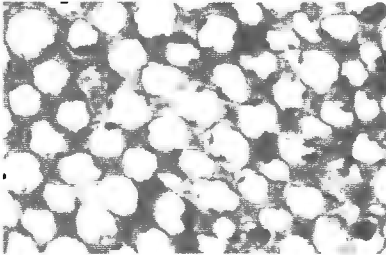
Parenkima hücreleri



Kloroplast içeren *Elodea* yaprağının **parenkima hücreleri (LM)**

Olgun **parenkima hücrelerinin** çeperleri nispeten ince olup, esneyebilir. Bu hücrelerde genellikle sekonder çeper bulunmaz. (primer ve sekonder hücre çeperlerini incelemek için, bakınız Şekil 6.28.) Parenkima hücreleri çeşitli organik bileşikleri sentezler ve biriktirir. Bu hücreler bitkinin metabolik işlevinin büyük bir bölümünü gerçekleştirir. Örneğin, yaprak parenkima hücrelerinin kloroplastları fotosentez yapar. Gövde ve köklerde bazı parenkima hücreleri nişasta depolayan renksiz plastidler içerir. Pek çok meyvenin etsi dokusu genel olarak parenkima hücrelerinden oluşmuştur. Parenkima hücrelerinin çoğu, belirli koşullar altında- örneğin, yaraların iyileştirilmesi gibi- bölünerek diğer bitki hücresi tiplerine dönüşebilir. Hatta tek bir parenkima hücresinden bütün bir bitki oluşturmak mümkündür.

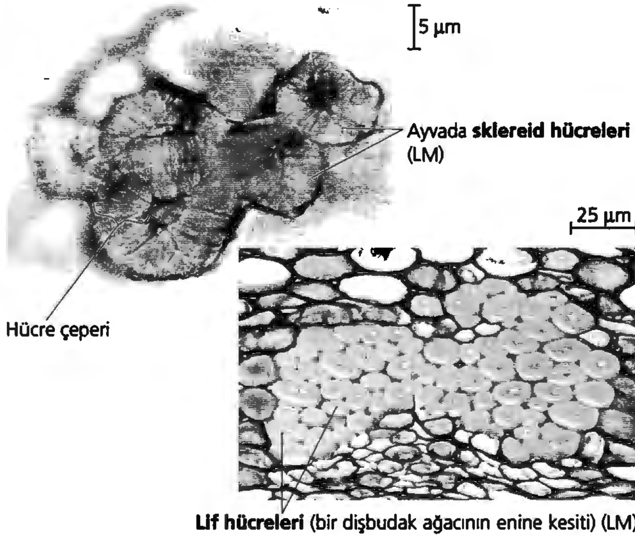
Kollenkima hücreleri



Kollenkima hücreleri (*Helianthus* gövdesinde) (LM)

İğler (iplikçikler) halinde gruplanmış **kollenkima hücreleri** (burada enine kesitte görülmektedir), bitkide sürgünün genç kısımlarına destek sağlar. Genel olarak kollenkima hücreleri uzamış hücrelerdir. Çeperleri eşit kalınlaşma göstermese de primer çeperleri parenkima hücrelerinkinden daha kalındır. Genç gövdeler ve petiyoller, çoğunlukla epidermisin hemen altında iğ şeklinde sıralanmış kollenkima hücrelerine sahiptir (örneğin, bir petiyol olan bir kereviz sapındaki "iğler"). Kollenkima hücreleri büyümeyi sınırlandırmaksızın, esnek bir destek sağlar. Olgunlaştıklarında canlılıklarını koruyan ve esneyebilen bu hücreler, - bundan sonra tartışacağımız sklerenkima hücrelerinin aksine- destek sağladıkları gövdeler ve yapraklarla birlikte uzarlar.

Sklerankima hücreleri



Lif hücreleri (bir dişbudak ağacının enine kesiti) (LM)

Sklerankima hücreleri, bitkide destek elemanları olarak ta iş görürler. Fakat kollenkima hücrelerine göre, çok daha serttirler. Sklerankima hücrelerinin sekonder çeperleri kalın olup, bol miktarda lignin içerir. Bu nispeten sindirilemiyen, güçlendirici polimer, odunun kuru kütlesinin dörtte birinden fazlasını oluşturur. Lignin, karayosunları hariç, iletim demetli bütün bitkilerde bulunur. Olgun sklerankima hücreleri uzamayamazlar ve bitkide uzamanın durduğu kısımlarda bulunurlar. Destek için çok özelleşen sklerankima hücrelerinin çoğu cansızdır. Fakat protoplazmalarını (hücrenin canlı kısmı) kaybetmeden önce sekonder çeper oluştururlar. Sert çeper, bazı durumlarda yüzyıllarca bitkiye destek sağlayan bir "iskelet" olarak kalır.

Sklereidler ve **lifler** olarak bilinen iki tip sklerankima hücresi, bütünüyle yer aldıkları dokuya destek vermek ve güçlendirmek için özelleşmiştir. Liflerden daha küçük ve düzensiz şekilli olan sklereidler, çok kalın ve ligninleşmiş sekonder çeperlere sahiptir. Çerezler ve tohum kabukları sertliklerini, ayva gibi meyveler ise kumsu bir dokuya sahip olma özelliklerini sklereidlerden alırlar. Genellikle gruplar halinde sıralanmış olan lifler, uzun, ince ve kapalı uçludurlar. Bazıları ticari olarak kullanılır. Örneğin, kenevir lifleri halat yapımında, keten lifleri ise keten dokumada kullanılmaktadır.

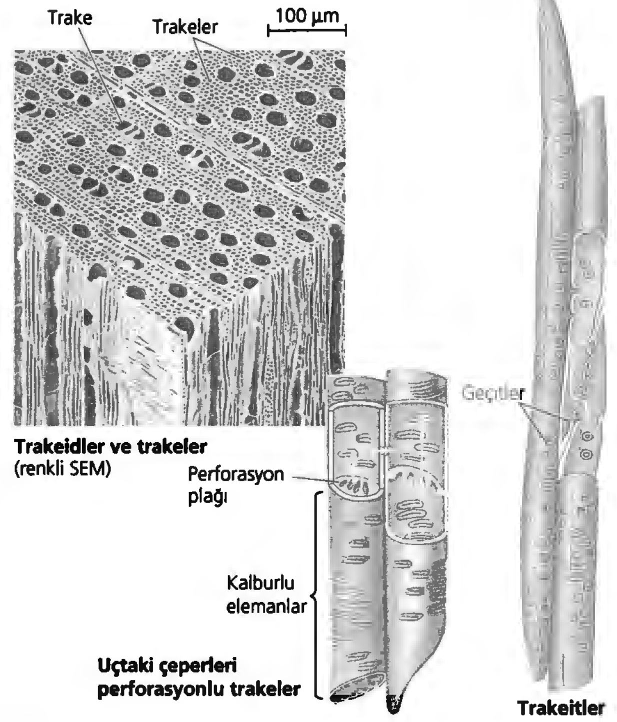
Ksilemin Su İleten Hücreleri

Trakeidler ve **trakeler** su ileten iki hücre tipini oluştururlar. İşlevsel olgunlukta ölü olan bu hücreler, tüp şeklinde uzamışlardır. Trakeidler hemen hemen bütün iletim demetli bitkilerin ksileminde bulunur. Birkaç gimnosperm ve birkaç tohumsuz bitki yanında, angiospermlerin çoğu trakelere sahiptir. Bir trakeit veya trakenin içerdiği canlı madde parçalanınca, geriye sadece hücrenin kalınlaşmış çeperleri kalır. Bunun sonucunda, içinden suyun akabileceği içi boş bir kanal oluşur. Trakeidlerin ve trakelerin sekonder çeperlerini geçitler kesintiye uğratır. Geçitler, sadece primer çeper içeren, incelmiş bölgelerdir (primer ve sekonder çeperlerle ilgili inceleme için şekil 6.28'e bakınız). Su, komşu hücreler arsında geçitler aracılığıyla taşınabilir.

Trakeidler uçları kapalı, uzun ve ince hücrelerdir. Su bir hücreden diğerine, esas olarak geçitlerden taşınır. Bu geçiş sırasında kalın bir sekonder çeperi geçmesi gerekmez.

Trakeler, trakeidlere göre, genellikle daha geniş, daha kısa ve daha ince çeperli olup, uç kısımları daha az kapalıdır. Üst üste gelerek **damarlar** olarak bilinen uzun borucuklar oluştururlar. İki trakenin ortak çeperi perforasyon plaklarına sahiptir. Perforasyon plakları, suyun trakelerden serbestçe geçmesini sağlar.

İçerdikleri lignin, trakedilerin ve trakelerin sekonder çeperlerini sertleştirir. Bu sertleşme su taşınımının gerilimi altında çökmeyi önler ve ayrıca destek sağlar.

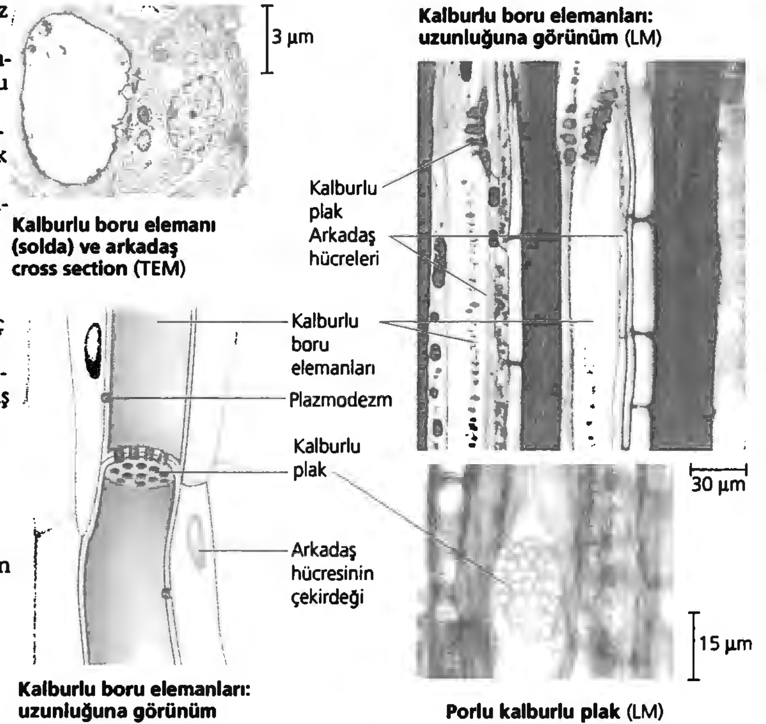


Trakeidler ve trakeler (renkli SEM)

Flöemin Şeker İleten Hücreleri

Ksilemin su ileten hücrelerinin aksine, flöemin şeker taşıyan hücreleri işlevsel olgunlukta canlıdır. Tohumsuz iletim demetli bitkilerde ve gimnospermlerde, şekerler ve diğer organik bileşikler, kalburlu hücreler olarak isimlendirilen, uzun ve dar hücreler tarafından taşınırlar. Bu besin maddeleri angiospermlerin flöeminde kalburlu borular tarafından taşınırlar. Kalburlu borular, **kalburlu boru elemanları** veya kalburlu boru üyeleri olarak isimlendirilen hücre zincirlerinden oluşmuşlardır.

Canlı olmalarına karşın, kalburlu boru elemnalarının bir nukleusu, ribozomları, belirgin bir vakuolleri ve hücre iskeleteri bulunmaz. Hücre içeriğindeki bu indirgenme, besin elementlerinin hücrenin içinden geçişini kolaylaştırır. **Kalburlu plaklar** olarak isimlendirilen, kalburlu boru elemanlar arasındaki uç (ortak) çeperler, kalburlu borularda porlara sahiptir. Bu porlar bir hücreden diğerine sıvı akışını kolaylaştırır. Her bir kalburlu boru elemanının yanında arkadaş hücresi olarak isimlendirilen ve iletime katılmayan bir hücre bulunur. **Arkadaş hücresi**, plazmodezm adı verilen çok sayıda kanalla kalburlu boru elemanına bağlanmıştır (bakınız Şekil 6.28). Arkadaş hücresinin çekirdek ve ribozomları sadece arkadaş hücresinde iş görmekle kalmayıp, komşu kalburlu boru elemanına da hizmet eder. Ayrıca, bazı bitkilerin yapraklarındaki arkadaş hücreleri şekerlerin kalburlu boru elemanlarına yüklenmesine yardım eder. Daha sonra kalburlu boru elemanları şekerleri bitkinin diğer kısımlarına taşır.



Kalburlu boru elemanı (solda) ve arkadaş cross section (TEM)

Kalburlu boru elemanları: uzunluğuna görünüm (LM)

Kalburlu boru elemanları: uzunluğuna görünüm

Porlu kalburlu plak (LM)



BioFlix Bir bitki hücresi üzerinde gezinti olarak hazırlanmış olan BioFlix® 3-D animasyonu için **www.masteringbiology.com**'daki Çalışma Alanını Ziyaret ediniz.

KAVRAM **35.2**

Meristemler primer ve sekonder büyüme için hücreler üretirler

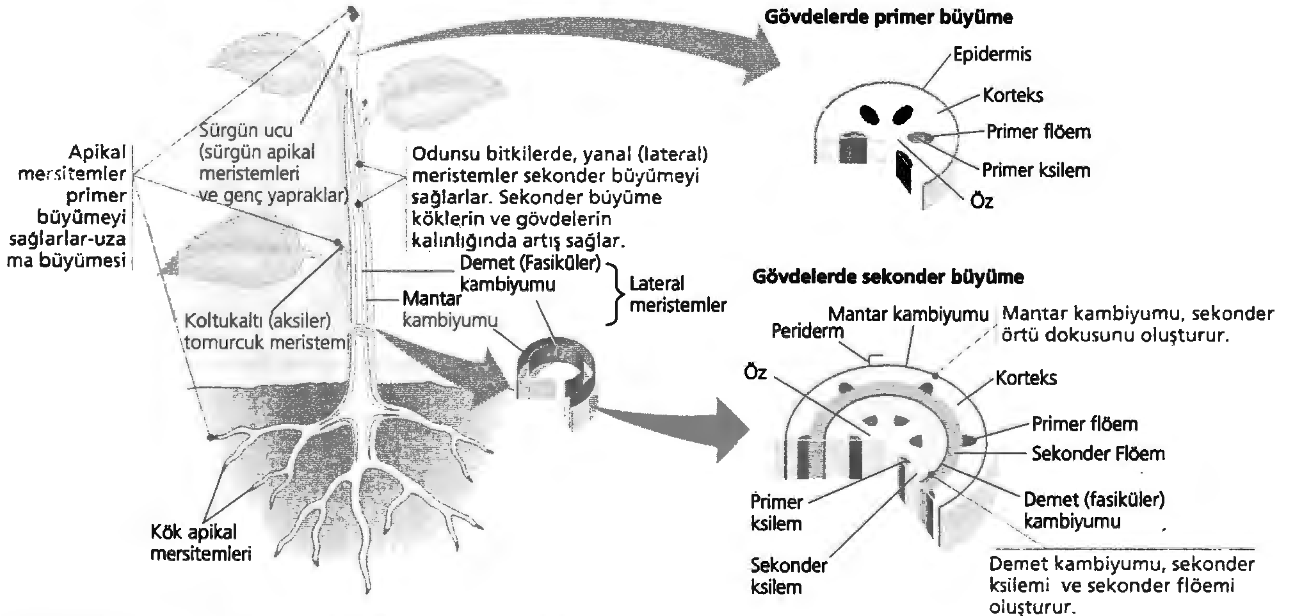
Bitki hücreleri ve dokuları olgun organlara nasıl dönüşmektedir? Bitkiler ve çoğu hayvan arasındaki başlıca farklılık, bitkinin büyümesinin bir embriyonik veya gençlik dönemi ile sınırlandırılmamış olmasıdır. Bunun yerine, büyüme bitkinin bütün yaşamı boyunca sürer. Bu süreç **sınırsız büyüme** olarak bilinir. Herhangi bir zamanda, tipik bir bitki, embriyonik, gelişen ve olgun organlara sahiptir. Dormant dönemler dışında, bitkilerin çoğu sürekli büyür. Buna karşın, hayvanların çoğu ve bazı bitki organları-yapraklar, dikenler ve çiçekler- **sınırlı büyüme** gösterirler; yani, belirli bir büyüklüğe ulaştıktan sonra büyümeleri durur.

Bitkiler sınırsız büyüyebilirler. Çünkü **meristemler** olarak isimlendirilen ve kalıcı olarak farklılaşmamış dokulara sahiptirler. Meristemler koşullar izin verince bölünererek uzayabilen yeni hücreler oluştururlar. Başlıca iki tip meristem bulunur: apikal meristemler ve yanal (lateral) meristemler (**Şekil 35.11**). Köklerin ve sürgünlerin uçlarında ve sürgünlerin yanal tomurcuklarında yerleşmiş olan **apikal (uç) meristemler** fazladan hücre sağlarlar. Bu yeni katılan hücreler uzama büyümesine neden olurlar. **Primer büyüme** olarak bilinen bu süreç, köklerin toprağın içinde ilerlemesini ve sürgünün ışıkla temas etmesini de sağlar. Otsu (odunsuz) bitkilerde bitkinin neredeyse bütün vücudunu primer büyüme oluşturur. Diğer yandan, odunsu bitkiler, gövde ve köklerde, uzama büyümesinin durduğu kısımlarda enine büyüme de görülür. **Sekonder büyüme** olarak bilinen ve bitkinin kalınlaşmasını sağlayan bu büyümeyi **yanal (lateral) meristemler** sağlar. Yanal meristemler, demet kambiyumu ve mantar kambiyumu olarak isimlendirilirler. Bölünmekte olan hücrelerin oluşturduğu bu silindirler köklerin ve gövdelerin uzun ekseni boyunca yerleşmişlerdir. **Demet kambiyumu**, yeni iletim doku tabakalarının katılmasını sağlar. Bu yeni doku tabakaları sekonder ksilem (odun) ve sekonder flöem olarak isimlendirilir. **Mantar kambiyumu** sayesinde, epidermisin yerini, daha kalın ve dayanıklı olan periderm alır.

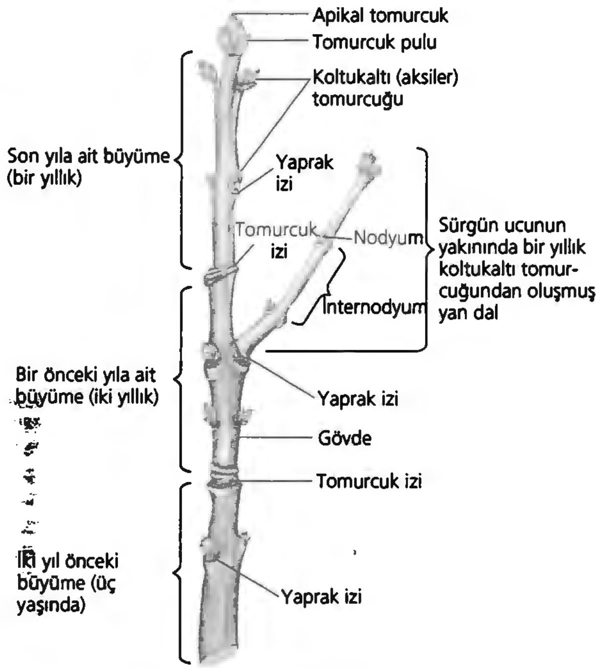
Meristemlerdeki hücreler nispeten sıkça bölünerek yeni hücreler oluştururlar. Yeni hücrelerin bazıları meristemin içinde kalarak daha fazla hücre üretirir. Diğer hücreler ise farklılaşır ve büyümekte olan bitkinin doku ve organlarına katılırlar. Yeni oluşacak hücrelerin kaynağı olarak kalan hücreler *inisiyaller* olarak isimlendirilirler. Fakat bu hücreler, giderek, *kök hücreler* olarak isimlendirilmektedir. Böylece, sürekli bölünerek, farklılaşmaksızın yaşamlarını sürdüren, hayvanlardaki kök hücrelerine karşılık gelirler. Meristemden oluştuktan sonra ondan ayrılan *derivatifler* bir süre daha bölünmeye devam ederler. Bu bölünme, bu hücrelerden oluşan hücreler, olgunlaşmış dokularda özelleşinceye kadar sürer.

Primer ve sekonder büyüme arasındaki ilişki, yaprak döken bir ağacın, küçük ve kış mevsimine ait dallarında açıkça görülebilir. Sürgün ucunda, dormant (uyku halinde) apikal tomurcuk bulunur. Bu tomurcuk, apikal meristemi koruyan pullarla kuşatılmıştır (**Şekil 35.12**). Tomurcuk ilkbaharda, pullarını döker ve yeni bir primer büyüme dönemi başlar. Bunun sonucunda, bir dizi nodyum ve internodyum oluşur. Her bir büyüme segmenti boyunca, nodyumlar, yapraklar döküldükten sonra geriye izler kaldığından, belirginleşir. Her bir yaprak izinin üstünde bir koltukaltı (aksiler) tomurcuğu veya bir koltukaltı tomurcuğundan gelişen bir dal bulunur. Daha aşağıdaki küçük dal, tomurcuk izlerinden oluşmuştur. Bu tomurcuk izleri, bir önceki kış mevsiminde apikal tomurcuğu kuşatmış olan, halka şeklindeki tomurcuk pullarına aittir. Her bir büyüme mevsiminde, primer büyüme sürgünün uzamasını sağlar. Sekonder büyüme ise, bir önceki yıl oluşan kısımların kalınlaşmasını sağlar.

Bitkiler bütün yaşamları boyunca büyürlerse de, kuşkusuz sonunda ölürler. Çiçekli bitkiler yaşam döngülerinini uzunluğuna bağlı olarak, *tek yıllıklar (annual), iki yıllıklar (biennial)* veya *çok yıllıklar (perennial)* olarak sınıflandırılılar. Tek yıl-



▲ **Şekil 35.11 Primer ve sekonder büyümeye genel bir bakış.**



▲ **Şekil 35.12 Küçük bir kış sürgününde üç yıllık bir büyüme.**

lıklar yaşam döngülerini- çimlenmeden çiçeklenmeye, çiçeklenmeden tohum üretimi ve ölüme- bir yıl veya bir yıldan daha kısa bir sürede tamamlarlar. Başlıca besin bitkilerinin çoğu ve pek çok yabani otsu bitki tek yıllıktır. Baklagiller ve buğday ile çeltik gibi tahıllar bunlara dahildir. Şalgamlar gibi iki yıllıklar, genel olarak yaşam döngülerini tamamlamak için iki büyüme mevsimine gereksinim duyarlar. Bu bitkiler sadece ikinci büyüme mevsiminde çiçeklenir ve meyve verirler. Yıllarca yaşayan çok yıllıklar ise, ağaçları, çalıları ve bazı çimenleri içerirler. Kuzey Amerika çayırlarında yaşayan bazı Buffalo çimenlerinin 10,000 yıldan beri yaşadıkları düşünülmektedir. Bu bitkilerin, son buzul çağının sona ermesi sırasında çimlenen tohumlardan geliştikleri sanılmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 35.2

1. Primer ve sekonder büyüme arasındaki farklılıkları belirtiniz.
2. Cildinizin alt tabakalarındaki hücreler bölünürler ve yüzeyden soyularak dökülen ölü hücrelerin yerini alırlar. Hücre bölünmesinin olduğu bu bölgeler bir bitkinin meristemi ile karşılaştırılabilirmi? Yanıtlayınız.
3. Kökler ve gövdeler sınırsız büyürler. Fakat yapraklar sınırsız büyümezler. Bunun bitkiye yararı ne olabilir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir mevsimin sonunda bazı havuçları kökleyen bir bahçıvan havuçların çok küçük olduklarını görmüştür. Havuçlar iki yıllık olduklarından, bahçıvan, köklerin ikinci yıl büyüyeceğini düşünerek, diğer bitkileri köklemeyerek toprakta bırakmıştır. Bu yaklaşım doğrumudur? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

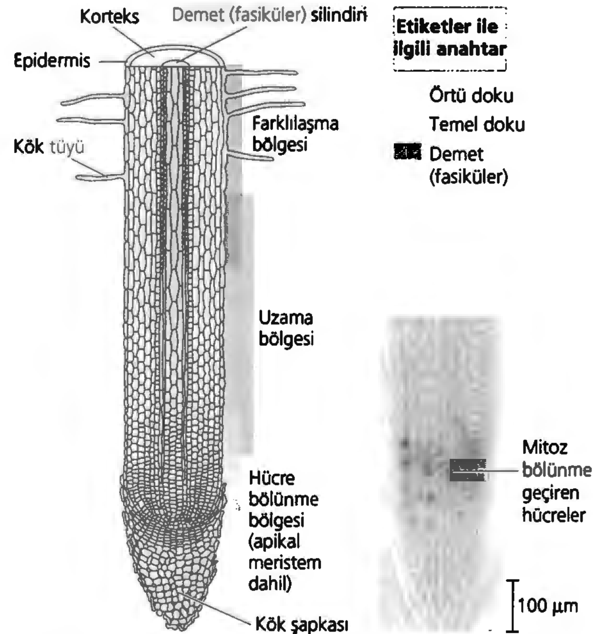
KAVRAM 35.3

Primer büyüme köklerin ve sürgünlerin uzamasını sağlar

Öğrenmiş olduğunuz gibi, primer büyüme, doğrudan apikal meristemlerin ürettiği hücrelerden kökenlenir. Otsu bitkilerde, bitkinin tamamı, primer büyüme sonucunda oluşur. Buna karşın odunsu bitkilerde, sadece, odunsu olmayan, yeni oluşmuş bitki kısımları primer büyümeyi temsil eder. Hem kök ve hem de sürgünler, apikal meristemlerin primer büyümesi sonucunda uzarlar. Bununla birlikte köklerin ve sürgünlerin primer büyümesi pek çok yönden farklılık gösterir.

Köklerde Primer Büyüme

Bir kökün ucu yüksüğe benzeyen bir **kök şapkasıyla** örtülmüştür. Kök şapkası, kökte, primer büyüme sırasında, kökü aşındıran toprakta ilerlerken, narin yapılı meristemi korur. Kök şapkası ayrıca kök ucunun temas ettiği toprağı kayganlaştıran bir polisakkarit salgılar. Büyüme, primer büyümenin ardışık üç evresinde, birbiriyle çakışan üç bölgede, kök ucunun hemen altında gerçekleşir. Bu bölgeler hücre bölünmesi, uzaması ve farklılaşması bölgeleri olarak isimlendirilirler (**Şekil 35.13**).

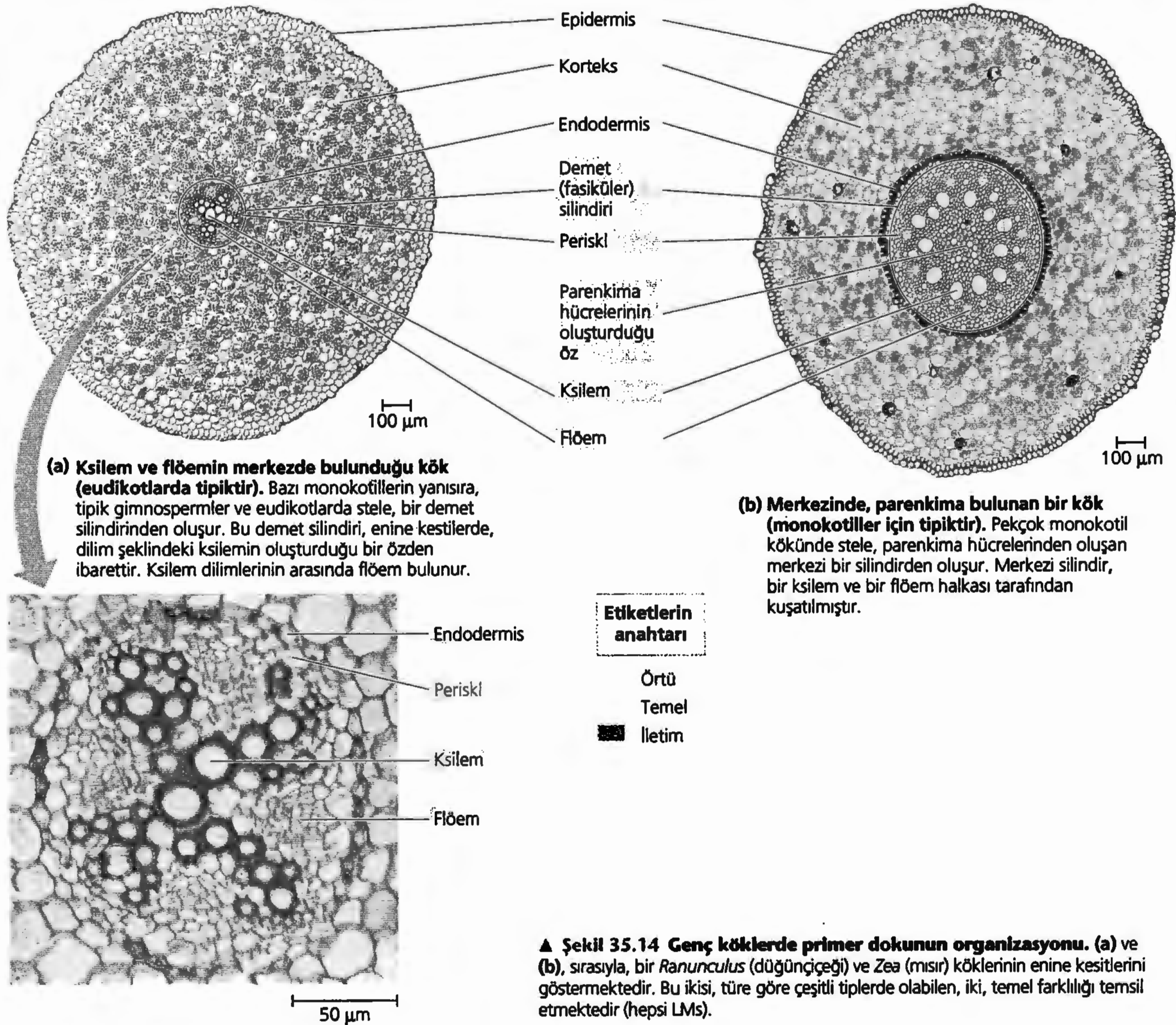


▲ **Şekil 35.13 Bir kökte primer büyüme.** Yukandaki şekil, tipik bir eudikot bitkinin kök ucundaki anatomik özellikleri göstermektedir. Kök ve kök şapkasının bütün hücreleri apikal meristemden oluşur. Kökte en fazla uzama, uzama bölgesinde ortaya çıkar. Küçük resimde, siklinin boyanması, apikal meristemdeki hücrelerin mitoz geçirdiklerini, göstermektedir. Siklin, hücre bölünmesinde önemli bir rol oyanayan bir proteindir (LM).

Hücre bölünme bölgesi (bölünür hücreler bölgesi), kök apikal meristemi ve meristemden oluşan hücreleri (türev hücreler) içerir. Yeni kök hücreleri, kök şapkası hücreleri dahil, bu bölgede üretilir. Tipik olarak, kök ucununun birkaç mm gerisinde *uzama bölgesi* yer alır. Uzama bölgesi, kök hücreleri uzadıkça, büyümenin en fazla görüldüğü – bazen orijinal uzunluklarının on katından fazla- bir bölgedir. Bu bölgedeki hücrelerin uzaması, kökün toprak içinde ilerleyerek derinlere ulaşmasını sağlar Bu sırada, kök apikal meristemi, uzama bölgesinin genç ucuna yeni hücreler katmaya devam eder. Kök hücrelerinin çoğu, uzama durmadan önce, yapı ve işlevlerini özelleştirmeye başlar. *Farklılaşma bölgesinde*, hücreler farklılaşmalarını tamamlayarak değişik hücre tiplerine dönüşürler.

Bir bitkideki epidermis, temel doku ve iletim dokusu, primer büyüme sonucunda oluşur. **Şekil 35.14**'te, genç bir eudikot (*Ranunculus*, düğün çiçeği) ve bir monokotilin (*Zea*, mısır) genç köklerinde, bu üç primer doku sistemi görülmektedir. Topraktan absorbe edilen su ve mineraller köke epidermisten girmelidir. Bu absorbsiyonun büyük bir bölümünden kök tüyleri sorumludur. Bu tüyler, epidermisin yüzey alanını büyük ölçüde genişleterek absorbsiyonu arttırır.

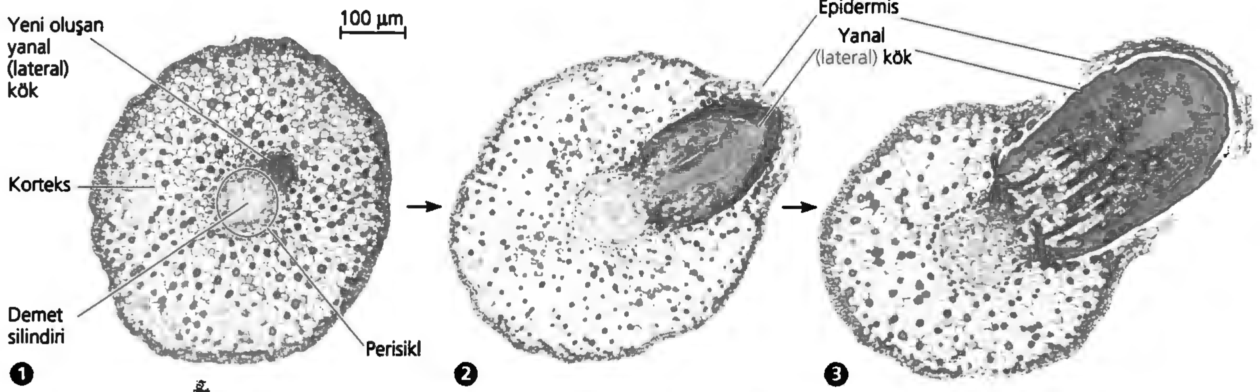
Angiosperm köklerinde stele bir demet silindiridirinden oluşur. Stele, ksilem ve flöemden oluşan sert bir öz içerir **(Şekil 35.14a)**. Eudikotların çoğunda ksilem, enine kesitlerde yıldız şeklinde gözükür. Flöem, ksilemin "yıldız" şeklindeki kolları arasında bulunan girintilerde yer alır. Pek çok monokotil kökünün iletim dokusu merkezi bir özden oluşmuştur. Merkezde yer alan bu öz, parenkima hücrelerinden oluşmuştur. Öz, bir ksilem ve bir flöemin oluşturdukları halka tarafından kuşatılmıştır **(Şekil 35.14b)**.



(a) Ksilem ve flöemin merkezde bulunduğu kök (eudikotlarda tipiktir). Bazı monokotillerin yanısıra, tipik gimnospermler ve eudikotlarda stele, bir demet silindirinden oluşur. Bu demet silindiri, enine kestilerde, dilim şeklindeki ksilemin oluşturduğu bir özden ibarettir. Ksilem dilimlerinin arasında flöem bulunur.

(b) Merkezinde, parenkima bulunan bir kök (monokotiller için tipiktir). Pekçok monokotil kökünde stele, parenkima hücrelerinden oluşan merkezi bir silindirden oluşur. Merkezi silindir, bir ksilem ve bir flöem halkası tarafından kuşatılmıştır.

▲ **Şekil 35.14 Genç köklerde primer dokunun organizasyonu. (a)** ve **(b)**, sırasıyla, bir *Ranunculus* (düğünçiçeği) ve *Zea* (mısır) köklerinin enine kesitlerini göstermektedir. Bu ikisi, türe göre çeşitli tiplerde olabilen, iki, temel farklılığı temsil etmektedir (hepsi LMs).



▲ **Şekil 35.15 Bir yanal (lateral) kökün oluşumu.** Bir yanal (lateral) kök, perisklden kökenlenir. Periskl, bir kökün demet silindirinin en dış tabakasını oluşturur. Yanal kök, korteks ve epidermisten dışa çıkarak büyür. Işık mikroskobunda çekilen bu fotoğraflar, ana kökün enine, yanal kökün ise boyuna kesitini göstermektedir.

Kökte temel doku, çoğunlukla parenkima hücrelerinden oluşur. Temel doku demet silindiri ve epidermis arasındaki korteksi doldurur. Temel dokunun hücreleri karbohidratları biriktirir, topraktan su ve mineralleri absorblar. Korteksin en iç tabakası **endodermis** olarak isimlendirilir. Tek hücre tabakası kalınlığındaki endodermis, korteks ve demet silindiri arasında bir sınır oluşturur. 36. Bölümde göreceğiniz gibi, endodermis, topraktan demet silindirine maddelerin girişini düzenleyen seçici bir engeldir.

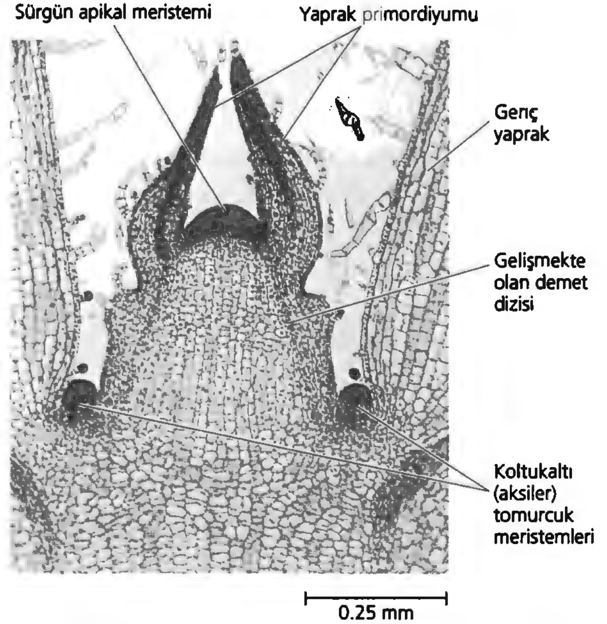
Yanal (lateral) kökler, demet silindirinin en dışında yer alan **perisklden** oluşur. Endodermise komşu olan, periskl daha içte yer alır (bakınız 35.14). Bir yanal (lateral) kök, önceden var olan kökten dışa doğru çıkıncaya kadar, korteks ve epidermisi zorlar (**Şekil 35.15**).

Sürgünlerde Primer Büyüme

Sürgün apikal meristemi, sürgünün ucunda bölünmekte olan hücrelerin oluşturduğu tümsek şeklinde bir kütledir (**Şekil 35.16**).Yapraklar **yaprak primordiyumlarından** (tekili primordiyum) gelişir. Yaprak primordiyumları, apikal meristemin iki yanında yer alan, parmak benzeri uzantılardır. Bir tomurcuğun içindeki internodyumlar çok kısadır. Bu nedenle genç yapraklar birbirlerine çok yakındırlar. Sürgünün uzaması, sürgün ucunun altındaki internodyum hücrelerinin uzamasına bağlıdır.

Dal oluşumu da, primer büyümenin bir parçasıdır. Dallar, koltukaltı tomurcuklarının aktiviteleri sonucunda oluşur. Her bir koltukaltı tomurcuğunun içinde bir sürgün apikal meristemi bulunur. Bu koltukaltı tomurcuğunun dormansiye girmesi, o tomurcuğun aktif bir apikal tomurcuğa olan yakınlığına bağlıdır. Genel olarak, apikal tomurcuğun yakınındaki bir koltuklatı tomurcuğu, apikal tomurcuk tarafından daha fazla engellenir.

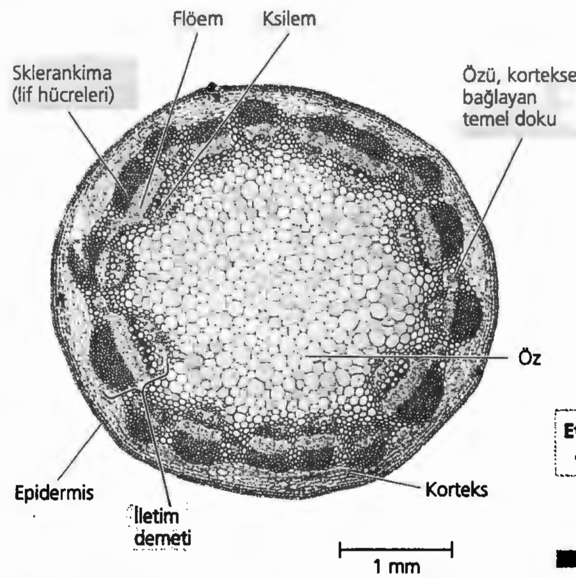
Bazı monokotilerde, özellikle de çimenlerde, meristematik etkinlik gövde ve yaprakların kaidesinde görülür. *İnterkalar meristemler* olarak isimlendirilen bu bölgeler, zarar görmüş yaprakların hızlıca, yeniden büyümesini sağlar. Bu nedenle, çimenler biçildikten sonra yeniden büyürler. İnterkalar meristemler aracılığıyla, çimenlerin yapraklarını yenilemeleri, bitkinin, herbivorların oluşturdukları zararları daha etkili iyileştirebilmesini sağlar.

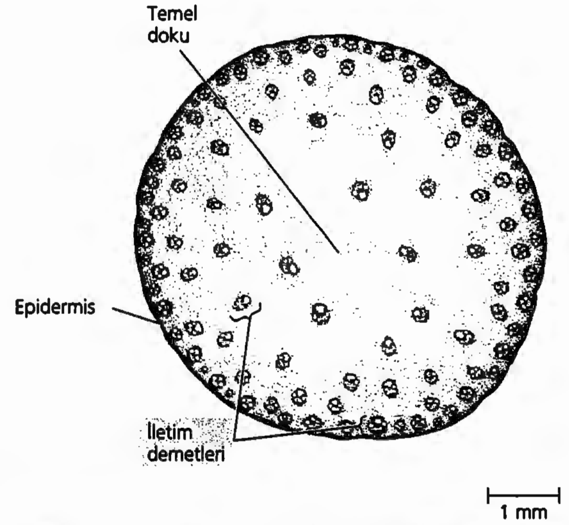


▲ **Şekil 35.16 Sürgün ucu.** Yaprak primordiyumu, tümsek şeklindeki apikal meristemin kanatlarından oluşur. Bu boyuna kesit, *Coleus*'un sürgün ucundan alınmıştır (LM).

Gövde Dokularının Düzenlenişi

Epidermis, kesintisiz örtü doku sisteminin bir parçası olarak, gövdeleri örter. İletim dokusu, iletim demetleri halinde, gövde boyunca uzanırlar. Bir kökte, derindeki iletim dokusundan kökenlenen ve uzadıkça demet silindiri, korteks ve epidermisi parçalayan yanal köklerin aksine (bakınız 35.15), yanal (lateral) sürgünler, gövde yüzeyindeki koltukaltı tomurcuklarının meristemlerinden gelişir. Yanal sürgünler diğer dokuları parçalamaz (bakınız Şekil 35.16). Gövdenin iletim demetleri, toprak yüzeyinin yakınında yer alan geçiş bölgesinde, kökün demet silindiri ile birleşirler.





Etiketlerin anahtarı

Örtü

Temel

İletim

(a) Dairesel dizilişli (eudikotlar için tipik) iletim demetine sahip bir gövdenin enine kesiti. Temel dokunun içe doğru olan kısmı öz, dışa doğru bakan kısmı ise korteks olarak isimlendirilir (LM).

(b) Dağınık dizilişli demetlere sahip (monokotillere özgü) bir gövdenin enine kesiti. Bu tür bir düzenlenmede, temel doku, öz ve korteks şeklinde ayrılmamıştır (LM).

▲ **Şekil 35.17 Genç gövdelerde primer dokunun düzenlenişi.**

? *Öz ve korteks, monokotillerin gövdelerinde temel dokunun tanımlanmasında neden kullanılmaz?*

Eudikot türlerinin çoğunda, iletim dokusu, dairesel düzenlenmiş iletim demetlerinden oluşur (**Şekil 35.17a**). Her bir iletim demetinde ksilem öze, flöem ise kortekse bitişiktir. Monokotillerin çoğunda, iletim demetleri dairesel düzenlenmeyip, temel dokunun içinde dağılmıştır (**Şekil 35.17b**). Hem monokotilerin ve hem de eudikotillerin gövdelerinde, temel doku genellikle parenkima hücrelerinden oluşur. Bununla birlikte, epidermisin hemen altında yer alan kollenkima hücreleri gövdeleri sağlamlaştırır. Özellikle de lifler olmak üzere, sklerenkima hücreleri de, gövdede uzamanın durduğu kısımlara destek sağlar.

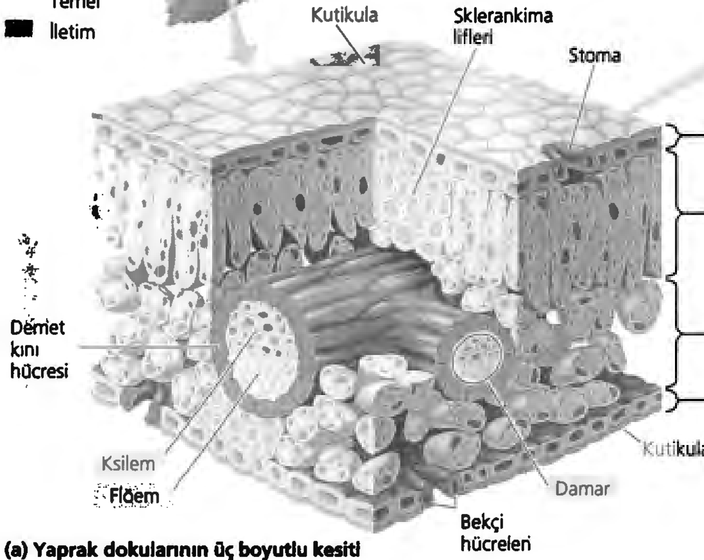
Yaprak dokularının düzenlenişi

Şekil 35.18'de, yaprağın yapısının genel bir görünümü verilmiştir. Epidermis, **stomalar** (tekili stoma) olarak isimlendirilen porlar tarafından kesintiye uğrar. Stomalar, dış hava ve yaprağın fotosentez yapan hücreleri arasında CO_2 ve O_2 alışverişi sağlar. Fotosentez için CO_2 alınımını düzenlemenin yanında, stomalar, suyun evaporasyonla kaybedildiği başlıca yapılardır. *Stoma* terimi, stoma açıklığını veya bir porun çevresinde yer alan, iki adet bekçi hücresinin oluşturduğu, bütün stoma kompleksini ifade eder. **Bekçi hücreleri** porun açılıp kapanmasını düzenler. Stomaları Bölüm 36'da ayrıntılı olarak tartışacağız.

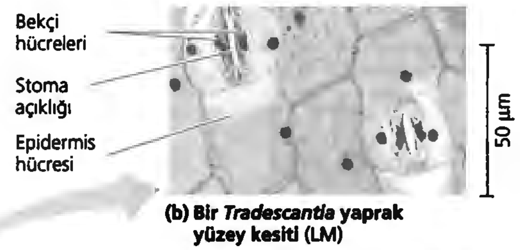
Mezofil (Yunanca mesos orta, *phyll*, yaprak anlamına gelir) olarak isimlendirilen yaprak temel dokusu, üst ve alt epidermisin arasında yerleşmiştir. Mezofil, esas olarak fotosentez için özelleşmiş parenkima hücrelerinden oluşmuştur. Pek çok eudikotun mezofili, palizat mezofili ve sünger mezofili olmak üzere, birbirinden farklı iki tabakaya sahiptir. Yaprağın üst kısmında yer alan *palizat hücreleri*, bir veya birden fazla, uzamış parenkima hücrelerinden oluşmuştur. *Sünger mezofil* hücreleri palizat mezofili hücrelerinin altında bulunur. Aralarında labirent şeklinde hava boşlukları bulunan bu parenkima hücreleri gevşek düzenlenmiştir. Bu boşluklar, CO_2 ve oksijenin, palizatın yer aldığı bölgeye kadar dolaşımını sağlar. Bu hava boşlukları, havadan CO_2 alınıp O_2'nin verildiği stomaların çevresinde özellikle büyüktür.

Her bir yaprağın iletim dokusu gövdedeki demet dokusunun bir devamıdır. Damarlar, tekrarlanan bir biçimde, mezofilde alt damarlara ayrılarak dallanırlar. Oluşan bu ağ, ksilem ve flöemin, fotosentez dokusu ile yakın temas kurmasını sağlar. Fotosentez yapan doku, ksilemden su ve mineralleri alır. Flöeme de, şeker ve diğer organik maddeleri yükler. Flöem, bu maddeleri bitkinin diğer kısımlarına taşır. Ayrıca demetin yapısı, yaprağı sağlamlaştıran bir sistem olarak ta iş görür. Her bir damar koruyucu bir *demet kını* tarafından kuşatılmıştır. Demet kını genellikle bir veya iki adet parenkima hücre tabakasından oluşur. Demet kını hücreleri, C_4 fotosentezi yapan bitki türlerinin yapraklarında özellikle belirgindir (bakınız Bölüm 10).

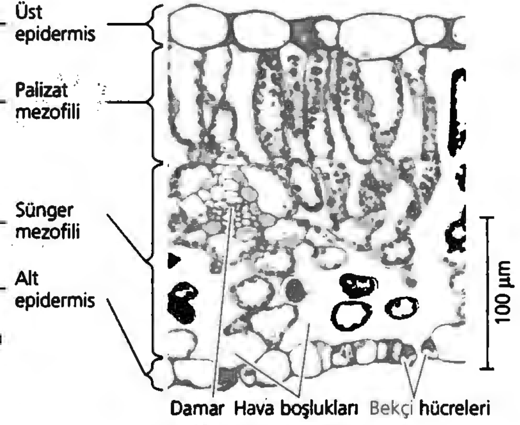
▼ **Şekil 35.18 Yaprak Anatomisi.**



(a) Yaprak dokularının üç boyutlu kesiti



(b) Bir *Tradescantia* yaprak yüzey kesiti (LM)



(c) Bir leylak (*Syringia*) yaprağının enine kesiti (LM)

KAVRAM KONTROLÜ 35.3

1. Köklerde ve sürgünlerde primer büyümeyi karşılaştırınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir bitki türünün yaprakları dikey konumlanmış ise, bu bitkinin yaprağının mezofilinin sünger ve palizat parankiması şeklinde farklılaşmasını beklermisiniz? Açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Kök tüyleri ve mikrovilliler ne tür analog yapılardır? (bakınız s. 100'de Şekil 6.8 ve s. 540'ta Kavram 26.2'de analoji ile ilgili tartışma)

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 35.4

Sekonder büyüme odunsu bitkilerde gövdelerin ve köklerin çapını arttırır

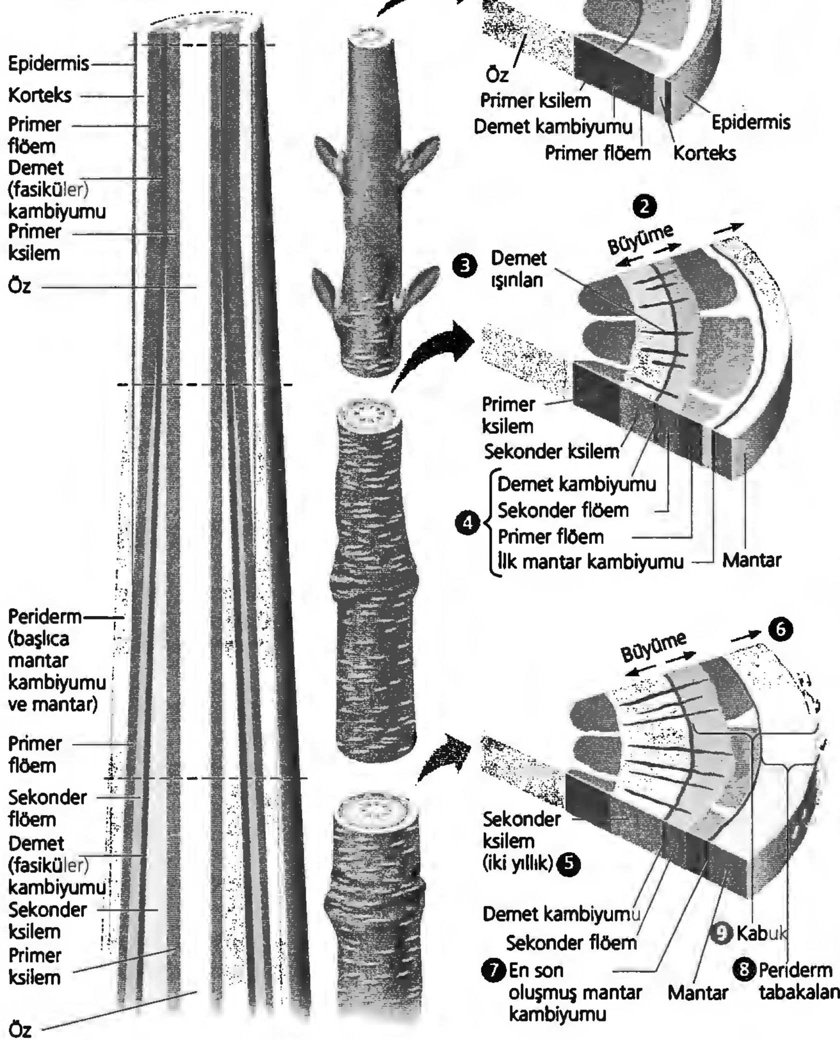
Görmüş olduğunuz gibi, primer büyüme apikal meristemlerden kökenlenir. Kökler, gövdeler ve yapraklar primer büyüme sonucunda oluşurlar. Buna karşın, yanal (lateral) meristemlerin oluşturduğu kalınlaşma büyümesi, yani sekonder büyüme, odunsu bitkilerin gövde ve köklerinde gerçekleşir. Yapraklarda sekonder büyüme nadiren görülür. Demet kambiyumu, demet sayısını arttırır ve sürgüne destek verir. Demet kambiyumu bunu, yeni sekonder ksilem (odun) ve sekonder flöemi katarak yapar. Mantar kambiyumu, sert ve kalın bir örtü oluşturur. Mumsu madde içeren hücrelerden oluşan bu örtü, gövdeyi su kaybına, böcek, bakteri ve fungus saldırılarına karşı korur. Bütün gimnospermlerde ve pek çok eudikot türünde sekonder büyüme görülür. Monokotillerde sekonder büyüme seyrek görülür.

Odunsu bitkilerde, primer büyüme ve sekonder büyüme aynı anda oluşur. Primer büyüme yaprakları oluşturur, bitkinin genç kısımlarında gövde ve köklerin uzamasını sağlar. Sekonder büyüme ise, primer büyümenin durmuş olduğu, yaşlı bölgelerde gövdelerin ve köklerin kalınlaşmasını sağlar. Bu süreç, sürgün ve köklerde benzerlik gösterir. Bir sonraki sayfada, **Şekil 35.19**'da, odunsu bir gövdede büyümenin genel bir taslağı verilmiştir.

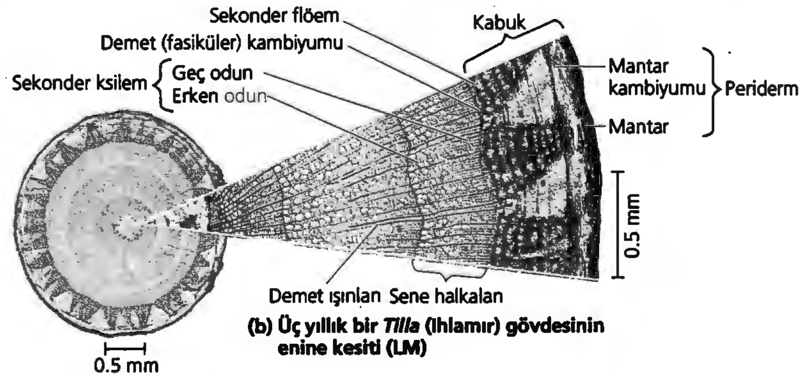
Demet (Fasiküler) Kambiyumu ve Sekonder İletim Dokusu

Demet (fasiküler) kambiyumu, çoğunlukla, sadece tek tabakalı, meristematik hücrelerden oluşan silindirik bir yapıdır. Çap artışı sağlamanın yanında, Içe doğru yeni sekonder ksilem, dışa doğru ise yeni sekonder flöemin katılımını sağlar. Her bir tabakanın çapı bir öncekinden daha büyüktür (bakınız Şekil 35.19). Demet kambiyumu bu yolla köklerin ve gövdelerin kalınlaşmasını sağlar.

Tipik bir odunsu gövdede demet kambiyumu, farklılaşmamış parenkima hücrelerinden oluşan kesintisiz bir silindir şeklindedir. Demet kambiyumu, özün ve primer ksilemin dış, korteks ve primer flöemin ise iç tarafında yer alır. Tipik bir odunsu kökte ise, demet kambiyumu primer ksilemin dışında, primer flöem ve perisklin ise iç kısmında bulunur.



1. Apikal meristemin faaliyeti sonucu oluşan primer büyüme tamamlanmak üzere. Demet kambiyumu henüz oluşmuş.
2. Her ne kadar apikal tomurcukta primer büyüme sürüyor ise de, bu bölgede sadece sekonder büyüme görülür. Demet kambiyumu içe doğru sekonder ksilemi, dışa doğru ise sekonder floemi oluşturdukça gövde kalınlaşır.
3. Demet kambiyumunun bazı inisiyalleri (embriyonik hücreleri) demet ışınlarını oluşturur (bakınız bir sonraki sayfa).
4. Demet kambiyumunun çapı arttıkça, kambiyumun dışındaki sekonder floem ve diğer dokular buna ayak uyduramazlar. Çünkü bu dokulardaki hücrelerin bölünmesi durmuştur. Bunun sonucunda, epidermis dahil bu dokular en sonunda parçalanırlar. Mantar kambiyumu korteksteki parenkima hücrelerinden oluşur. Mantar kambiyumu sekonder bir mantar meristemidir. Mantar kambiyumu epidermisin yerini alan mantar hücrelerini oluşturur.
5. Sekonder büyümeninin ikinci yılında kambiyum daha fazla sekonder ksilem ve sekonder floem oluştururken, mantar kambiyumu da daha fazla mantar oluşturur.
6. Gövdenin çapı artıkça, mantar kambiyumunun dışında kalan dokular parçalanarak dökülür.
7. Pekçok durumda mantar kambiyumu korteksin en içteki tabakalarından yeniden oluşur. Korteks tamamen ortadan kalkınca, kambiyum floem parankiması hücrelerinden oluşur.
8. Her bir mantar kambiyumunun oluşturduğu dokular bir periderem tabakası oluşturur.
9. Kabuk, demet kambiyumunun dışındaki tüm dokuları kapsar.



(b) Üç yıllık bir *Tilia* (Ihlamır) gövdesinin enine kesiti (LM)

▲ **Şekil 35.19 Odunsu bir gövdede primer ve sekonder büyüme.** Sekonder büyümenin evreleri (gelişimi), gövdenin yaşlı kısımlarının ardışık olarak incelenmesinden anlaşılabilir.

? *Demet kambiyumu bazı dokuların parçalanmasına nasıl yol açar?*

Enine kesitte görülen demet kambiyumu, inisiyallerden (kök hücreleri) oluşan bir halka biçimindedir. Meristematik hücreler bölündükçe, demet kambiyumunun çapı artar ve kambiyumun içine doğru sekonder ksilem, dışına doğru ise sekonder flöemin katılımı sağlanır (**Şekil 35.20**). Bazı inisiyaller uzamışlardır. Bu inisiyallerin uzun eksenleri gövde ve kök eksenine paralel yönelmiştir. Bu inisiyaller flöemin kalburlu boru elemanlarını, arkadaş hücrelerini, yanal olarak yönelmiş parenkima ve flöem liflerinin yanısıra, trakeidler, trakeler ve ksilem lifleri gibi hücreleri oluştururlar. Diğer inisiyaller daha kısa olup, gövde ve kökün eksenine dikey yönelmişlerdir. Bu inisiyaller, *demet (öz) ışınlarını* oluştururlar- demet ışınları sekonder ksilem ve sekonder flöemi birbirine bağlayan, çoğunlukla parenkima hücrelerinin oluşturduğu ışın dizileridir (bakınız Şekil 35.19b). Demet ışını hücreleri sekonder ksilem ve flöem arasında su ve besin maddelerini taşır, karbohidratları depolar ve yaraların onarılmasına yardım ederler.

Sekonder büyüme yıllar boyu sürdükçe, sekonder ksilem tabakaları birikir. Sekonder ksilem tabakaları, başlıca trakeidler, trakeler ve liflerden oluşur (bakınız Şekil 35.10). Gimnospermler sadece trakeidlere, angiospermlerin çoğu ise trakeidlere ve trakelere sahiptir. Sekonder ksilem hücrelerinin çeperleri çok fazla ligninlenmiştir. Bu ligninleşme, dokuya sertlik ve direnç kazandırır. Ilıman bölgelerde, erken (ilkbahar) odun olarak bilinen ve erken ilkbaharda oluşan odun nispeten geniş lümenli ve ince çeperli hücrelerden oluşur (bakınız Şekil 35.19b). Bu yapı, suyun yeni oluşmuş yapaklara taşınımını çok arttırır. Mevsimin geri kalan kısmında oluşan odun ise, geç (yaz) odun olarak isimlendirilir. Yaz odunu su taşımaktan çok, destek sağlayan, kalın çeperli hücrelerden oluşmuştur.

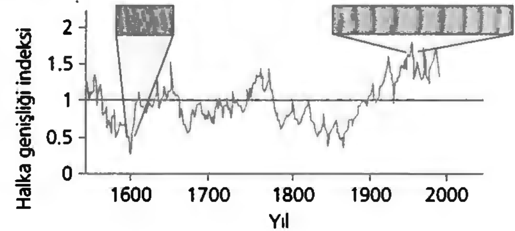
Ilıman bölgelerde, demet kambiyumu kış aylarında aktif değildir. Baharda büyüme başladıktan sonra, yeni oluşan erken odunun hücreleri büyük, bir önceki mevsimde oluşan geç odunun hücreleri ise küçüktür. Dolayısıyla bu hücreler arasında belirgin bir farklılık vardır. Bir yıldaki büyüme, pek çok ağaç ve kökün enine kesitlerinde belirgin bir halka olarak gözükür. Araştırıcılar sene halkalarını sayarak bir ağacın yaşını hesaplayabilirler. *Dendrochronology* (Yunanca *dendron*, ağaçlar anlamındadır) ağaç halkalarının büyüme özelliklerini inceleyen bir bilim dalıdır. Mevsimsel büyümeye bağlı olarak, halkaların kalınlığı değişiklik gösterir. Ağaçlar nemli ve sıcak yıllarda iyi, fakat soğuk ve kurak yıllarda zor büyürler. Kalın bir halka sıcak bir yılın, ince bir halka ise soğuk ve kurak bir mevsimin işaretçisi olduğundan, bilim insanları halkaların şekillerini iklim değişikliklerini araştırmada kullanırlar (**Şekil 32.21**).

▼ **Şekil 35.21** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

İklim Araştırmalarında Dendrolojinin Kullanılması

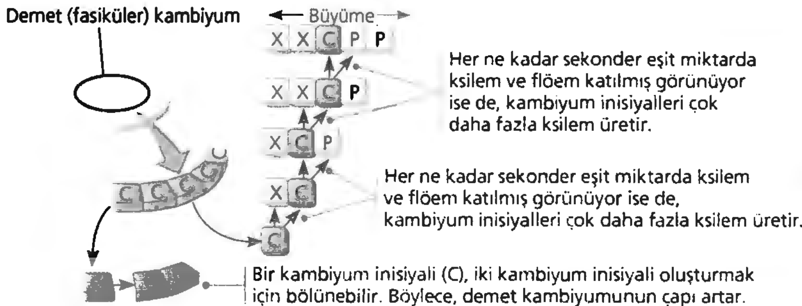
UYGULAMA Ağaç halkalarının incelenmesi ile ilgilenen bir bilim dalı olan Dendroloji, iklimsel değişikliklerle ile ilgili araştırmalarda kullanılmaktadır. Bilim insanlarının çoğu, son küresel ısınmayı fosil yakıtların yakılması sonucu CO_2 ve diğer sera gazlarının havaya verilmesine bağlamaktadırlar. Buna karşın az sayıda bilimci, bunun bir doğal değişiklik olduğunu düşünmektedir. İklimsel özelliklerinin araştırılması için, geçmişteki ve şu anki sıcaklıkların karşılaştırılması gerekir. Fakat cihazlarla alınan iklim kayıtları ancak son yirmi yılı kapsamakta ve sadece bazı bölgelere uygulanabilmektedir. Yaşları, 1500'lü yılların ortalarına kadar giden Moğolistan'daki kozalaklı ağaçların sene halkalarını inceleyen, Lamont-Doherty Earth Observatory'den G. C. Jacoby ve Rosanne D'Arrigo ve arkadaşları Moğolistan'ın geçmişte benzer sıcak dönemler geçirip geçirmediğini araştırmışlardır.

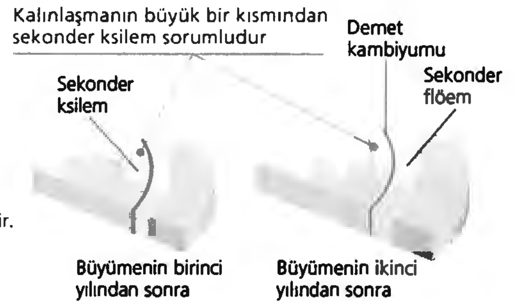
TEKNİK Araştırıcılar, canlı ve ölmüş ağaçlarda sene halkalarını inceleyebilirler. Hatta doğada yaşayan aynı yaştaki örnekler, geçmişte bina yapımında kullanılan örneklerle karşılaştırılarak odun üzerinde çalışabilmektedir. Bunun için, kabuktan başlayarak odunun merkezine kadar, öz bölgesinden yaklaşık bir kurşunkalem kalınlığındaki örnekler alınır. Her bir örnek kurutulur ve halkaların belirginleşmesi için zımparalanır. Araştırıcılar, Moğolistan'daki kozalaklı ağaçlara ait pek çok örneği karşılaştırarak, biraraya getirerek ve ortalamasını alarak bir kronoloji yapmışlardır. Böylece, ağaçlar, çevresel değişimlerle ilgili bir tarih olarak iş görmüşlerdir.



BULGULAR
Bu grafikte, 1550-1993 yılları arasında, Moğolistan'daki kozalaklı ağaçların halka genişlik indeksi bulguları verilmiştir. En hızlı büyüme, 1974 ila 1993 yılları arasında gözlenmiştir. Büyümenin en fazla olduğu 20 büyüme yılının 17'si 1946'dan sonra ortaya çıkmıştır. Bu durum, 1900'lü yıllarda görülen olağandışı ısınmayı göstermektedir.

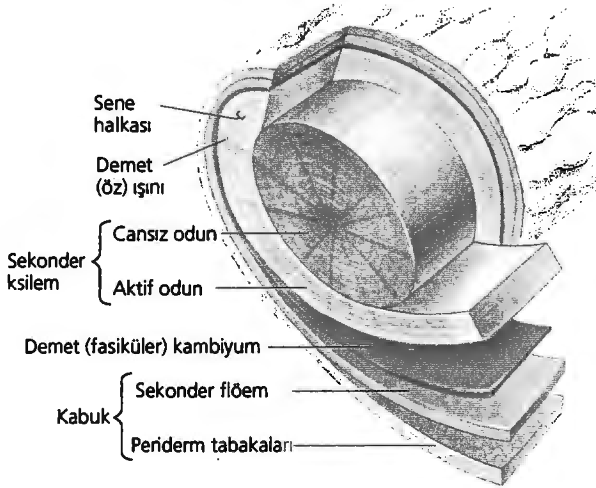
KAYNAK G. C. Jacoby et al., Mongolian Tree Rings and 20th-Century Warming, Science 273:771-773 (1996).





▲ **Şekil 35.20** **Demet kambiyumu tarafından sekonder büyümenin oluşturulması.**

Bir ağaç ya da odunsu çalı yaşlandıkça, sekonder ksilemin yaşlı tabakaları su ve mineralleri (ksilem özsuyu olarak isimlendirilen bir çözelti) taşıyamaz. Bu tabakalar, bir gövde veya kökün merkezine yakın olduklarından *cansız odun (hearthwood)* olarak isimlendirilirler (**Şekil 35.22**). Sekonder ksilemin en yeni oluşmuş dış tabakaları ise ksilem özsuyunu taşımayı sürdürür. Bu nedenle *aktif odun (sapwood)* olarak isimlendirilir. Büyük bir ağacın gövdesinin boş olmasına karşın, hala yaşıyor olmasının nedeni budur (**Şekil 35.23**). Sekonder ksilemde oluşan her bir yeni tabakanın çapı daha büyük olduğundan, sekonder büyümeye bağlı olarak, ksilem her yıl daha fazla özsuyu taşır. Böylece giderek artan sayıda yaprağa özsu sağlanmış olur. Cansız odun, aktif odundan



▲ Şekil 35.22 **Bir ağaç gövdesinin anatomisi.**



◄ Şekil 35.23 **Bu ağaç yaşıyormu yoksa cansızmı?** Kaliforniya Yosemite Ulusal Parkında Wawona Sequois tüneli 1881 'de turizme açılmıştır. Bu dev sekoya (*Sequoiadendron giganteum*) şiddetli geçen bir kış sırasında devrilmeden önce, 88 yıl yaşamıştır. 71.3 m uzunluğundaki bu ağacın 2,100 yaşında olduğu tahmin edilmektedir. Günümüzdeki koruma yasaları böylesi önemli bir türün bozulmasını yasaklıyor ise de, Wavona isimli Sekoya, değerli bir botanik dersi vermiştir: Ağaçlar, cansız odunlarının büyük bir kısmı kesilip çıkarılsa bile, yaşayabilirler.

daha koyu renklidir. Çünkü reçineler ve diğer bileşikler hücredeki açıklıkları doldururlar. Bu maddeler, ağacın öz kısmını funguslardan ve odunda yaşayan böceklerden korur.

Demet kambiyumuna en yakın olan en genç sekonder flöem şeker taşır. Bir gövdenin veya kökün çapı arttıkça, daha yaşlı sekonder flöem soyulur. Sekonder flöemin, sekonder ksilem kadar birikmemesinin nedenlerinden biri budur.

Mantar Kambiyumu ve PeridermÜretimi

Sekonder büyümenin başlangıç evrelerinde, epidermis dışa doğru iterek parçalanır, kurur ve gövde ya da kökte dökülür. Epidermisin yerini, ilk mantar kambiyumu tarafından üretilen iki doku alır. Bu iki dokudan biri gövde korteksinin dış kısmından (bakınız Şekil 35.19) diğeri ise köklerde perisklin dış tabakalarından kökenlenen sürekli bölünebilen hücrelerden oluşmuş, silindirik bir yapıdır. *Felloderm* olarak isimlendirilen bir doku, parenkima hücrelerinin oluşturduğu ince bir tabakadır. Bu doku, mantar kambiyumunun iç kısmında yer alır. Mantar hücrelerinden oluşan diğer doku ise, mantar kambiyumunun dış kısmında bulunur. Mantar hücreleri olgunlaştıkça, çeperlerinde *süberin* olarak isimlendirilen mumsu bir hidrofobik madde biriktirir ve daha sonra da ölürler. Bundan sonra mantar doku, gövde ve kökleri su kaybından, fiziksel zararlardan ve patojenlerden koruyan bir engel olarak iş görür. Her bir mantar kambiyumu ve **oluşturduğu** dokular, bir peridem tabakası oluşturur.

Mantar hücreleri süberin içerdikleri ve genellikle sıkıca paketlendiklerinden, epidermisin aksine, çoğu periderm suya ve gazlara geçirimsizdir. Bu nedenle, bitkilerin çoğunda su ve mineraller esas olarak köklerin en genç kısımlarınca absorblanır. Köklerin yaşlı kısımları bitkiyi toprağa bağlar. Ayrıca, toprak ve sürgünler arasında çözünmüş maddelerin taşınımını sağlar. Peridermdeki küçük kabarcıklara benzeyen, nokta şeklindeki yapılar **lentiseller** olarak isimlendirilir. Mantar hücreleri arasındaki bu lentiseller, odunsu bir gövde veya kökteki canlı hücrelerin dış ortam havası ile gaz alışverişi yapmalarını sağlar. Şekil 35.19a'da görüldüğü gibi, lentiseler genel olarak yatay açıklıklar olarak görünürler.

Bir gövde veya kök kalınlaşınca, ilk mantar kambiyumu parçalanır. Bu mantar kambiyumu, genellikle meristematik aktivitesini kaybetmiş ve mantar hücreleri şeklinde farklılaşmıştır. Bunun sonucunda, daha içte yeni bir mantar kambiyumu oluşur. Böylece ikinci bir periderm tabakası oluşmuş olur. Bu süreç devam ettikçe, peridermin yaşlı tabakaları soyulur. Bunu, pek çok ağaç gövdesinde oluşan yarıklardan ve soyulan kabuktan anlayabiliriz.

Kabuğun, sadece bir gövde veya kökü dıştan örten, koruyucu bir tabakadan oluştuğu düşünülür. Bu bir kavram yanılgısıdır. Aslında **kabuk,** iletim dokusunun dışında kalan bütün dokuları kapsar. Dışa doğru gidildikçe, sekonder flöem (demet kambiyumunun oluşturduğu), en son oluşan periderm ve peridermin bütün yaşlı tabakaları, kabuğun başlıca bileşenlerini oluşturur (bakınız Şekil 35.22).

Sekonder Büyümenin Evrimi

EVRİM Her ne kadar bir ağaç türü olan kavak genomunun (*Populus trichocarpa*) gen dizileri belirlenmiş (sekanslanmış) ise de, sekonder büyümenin moleüküler biyolojisini çalışmak zordur. Çünkü odunsu bitkilerin büyümesi yıllar

alır ve büyütmek için geniş alan gerekir. Şaşırtıcı bir şekilde, sekonder büyümenin evrimine ilişkin bazı bilgiler, otsu bir bitki olan *Arabidopsis thaliana* üzerinde yapılan çalışmalardan sağlanmıştır. Araştırıcılar, bitkiye ağırlık uyguladıklarında, *Arabidopsis* gövdesinde sekonder büyümenin bir ölçüde uyarılabildiğini bulmuşlardır. Bu bulgular, gövdenin taşıdığı ağırlığın gelişimle igili bir programı başlattığını, bunun da odun oluşumuna yol açtığını göstermiştir. Ayrıca, *Arabidopsis*'te sürgün apikal meristemlerini düzenleyen, gelişimle ilgili bazı genlerin, *Populus*'ta demet kambiyumunun faaliyetini düzenlediği bulunmuştur. Bu durum, primer ve sekonder büyüme arasında sanıldığından daha yakın bir evrimsel ilişkinin bulunduğunu göstermektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 35.4

1. Bir ğacın kaidesinin 2 m üstünde bir iz açılmıştır. Eğer ağaç 10 m boylanır ve her yıl 1 m uzarsa, bu izin 10 yıl sonra ne olması beklenir?
2. Hem stomalar hem de lentiseller CO_2 ve O_2 alışverişine katılırlar. Stomaların kapanabilmelerine karşın, lentiseller neden kapanamazlar?
3. Tropik bir ağaçta, belirgin bir büyüme halkası bulunurmu? Neden veya neden değil?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir ağacın çevresinden tam bir halka çıkarılırsa (halka çıkarma olarak isimlendirilmektedir), ağaç genellikle ölür. Bunun nedenini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **35.5**

Büyüme, morfogenez ve hücre farklılaşması bitkinin vücudunu oluşturur

Hatırlayacağınız gibi, dokular, organlar ve organizmaların hücrelerden oluşmasını sağlayan özel değişiklikler dizisi gelişme olarak isimlendirilir. **Gelişme**, bir organizmanın ebevynlerinden aldığı kalıtsal bilgiye göre oluşursa da, dış ortamdan da etkilenir. Tek bir genotip, farklı ortamlarda farklı fenotipler oluşturabilir. Örneğin, *Cabomba caroliniana* olarak isimlendirilen sucul bir bitki, görünümleri çok farklı, iki tip yaprak üretir. Bu, apikal meristemin suyun altında olup olmamasına bağlı oluşmaktadır (**Şekil 35.24**). Yerel çevre koşullarına göre değişebilen bu yetenek, *gelişim ile ilgili esneklik* olarak isimlendirilir. *Cabomba*'dakine benzeyen çok belirgin esneklik örnekleri, hayvanlara göre, bitkilerde çok daha yaygındır. Bu esneklikler, hareketsiz olmaları nedeniyle, olumsuz koşullardan kaçamayan bitkilerin bu özelliklerini kompanze eder.

Gelişimde birbiriyle çakışan üç süreci kısaca inceleyelim: büyüme, morfogenez ve hücre farklılaşması. **Büyüme** boyuttaki geriye dönüşümsüz bir artıştır. **Morfogenez** (Yunanca *morphe*, şekil; *genesis* ise oluşum anlamına gelir) bir doku, organ veya organizmaya şeklini veren ve hücrelerin konumunu belirleyen bir süreçtir. Hücre **farklılaşması** ise, aynı genlere sahip hücrelerin birbirlerinden farklılaşmasına neden olan bir süreçtir. Bu üç süreci inceleyeğiz. Fakat ilk olarak, modern moleküler biyoloji tekniklerinin, özellikle *Arabidopsis thaliana* olmak üzere, model organizmalara uygulanmasının, bitki gelişimi ile ilgili çalışmalarda nasıl devrim yarattığını tartışacağız.



▲ **Şekil 35.24 Sucul bir bitki olan *Cabomba caroliniana*'da gelişim ile ilgili esneklik** *Cabomba*'nın su altındaki yaprakları parçalıdır. Bu, hareketli suya karşı yaprakların dirençlerini azaltarak onları koruyan bir adaptasyondur. Buna karşılık, su yüzeyindeki yapraklar ise, yüzmeyi sağlayan yastıklar şeklindedir. Her iki tip yaprağın kalıtsal özellikleri aynı olmasına karşın, farklı ortamlar, yaprak gelişimi sırasında farklı genlerin açılmasına ve kapanmasına neden olmaktadır.

Model organizmalar: Bitkilerle İlgili Çalışmalarda Yaratılan Devrim

Biyolojinin diğer dallarında olduğu gibi, moleküler biyoloji teknikleri ve ve *Arabidopsis thaliana* gibi model organizmalar üzerine odaklanılması, son yirmi yılda, bitki araştırmalarında bir patlama yaratmıştır. Hardal ailesinin küçük, otsu bir üyesi olan *Arabidopsis*'in tarımsal bir önemi bulunmamaktadır. Fakat bu bitki, pek çok nedenden dolayı, bitki genetikçileri ve moleküler biyologların favorisi olmuştur. *A.thaliana*, çok küçük olması nedeniyle, birkaç metre karelik laboratuvar ortamında yetiştirilebilmektedir. Jenerasyon süresi çok kısadır. Bir tohum, tohum veren olgun bitkiye yaklaşık altı haftada dönüşebilmektedir. Bu hızlı olgunlaşma süresi, biyologların, nispeten kısa bir zaman diliminde, kalıtsal melezleme deneyleri yapabilmelerini sağlar. *Arabidopsis*'in bir bireyi 5,000'den fazla tohum üretebilmektedir. Bu *Arabidopsis*'i, kalıtsal analizler için uygun hale getiren diğer bir özelliktir.

Bu temel özellikler dışında, bitkinin genomu, bu bitkiyi moleküler genetiksel analizler için özellikle kullanışlı yapmıştır. Protein kodlayan 27,400 gene sahip *Arabidopsis* genomu, bitkiler aleminde bilinen en küçük genomlar arasındadır. Bunun dışında, bitkide sadece beş çift kromozom bulunur. Bu, *Arabidopsis*'i özel genlerin yerinin belirlenmesi için kullanışlı yapmaktadır. *Arabidopsis* böylesi küçük bir ge-

Tablo 35.1 *Arabidopsis thaliana* **Genlerinin İşlevleri**

Gen işlevi	Gen Sayısı	Toplam yüzde*
İşlevi bilinmiyor	9,967	%36
Protein metabolizması	3,204	%12
Taşınım	2,253	%8
Transkripsiyon	2,039	%7
Strese yanıt	1,811	%7
Gelişme	1,627	%6
Çevre ile ilgili algılama	1,627	%6
Hücre bölünmesi ve organizasyon	1,201	%4
Sinyal iletimi	1,097	%4
Nükleik asit metabolizması	333	%1
Enerji yolları	304	%1
Hücre ile ilgili diğer süreçler	8,959	%33
Metabolizma ile ilgili diğer süreçler	8,476	%31
Biyoloji ile ilgili diğer süreçler	1,592	%6

Kaynak: *Arabidopsis* Bilgi kaynağı 2010

*Toplam oran, %100'den fazladır. Çünkü listedeki genlerden bazıları birden fazla sınıfta yer almaktadır.



noma sahip olduğundan, bütün genomu sekanslanmış ilk bitkidir- uluslarası bir çabanın sonucunda, altı yıllık bir sürede **(Tablo 35.1)**.

Arabidopsis'in, moleküler biyologların ilgisini çekmesini sağlayan diğer bir özelliği, hücrelerinin, yabancı DNA ile kolayca değişime uğratılabilmesidir. *Arabidopsis*'in değişime uğratılması, genlerin işlevlerini nasıl gördükleri ve diğer genlerle nasıl etkileştiklerinin araştırılmasını sağlar. Biyologlar bitki hücrelerini genellikle *Agrobacterium tumefaciens* isimli bakteri ile değişime uğratırlar. Bunun için, bitkiyi, bakterinin geni değiştirilmiş varyeteleri ile enfekte ederler (bakınız Şekil 20.26). *Arabidopsis* üzerinde çalışan araştırıcılar, bu tekniğin bir başka versiyonunu, bir bitkide mutasyon yaratılmasında da kullanırlar. Bir gende oluşan mutasyonun etkisinin araştırılması, o genin normal işlevine ilişkin önemli bilgiler sağlar. *Agrobacterium,* kendine ait, bitkiyi değişime uğratan DNA'yı bitki genomuna rasgele yerleştirir. Bu nedenle DNA, herhangi bir genin orta kısmına eklenebilir. Bu tür bir gen aktarımı, bütünlüğü bozulmuş olan genin işlevini genellikle bozar. Bunun sonucunda, "nakavt bir mutant oluşur".

Günümüzde, *Arabidopsis*'teki her bir genin işlevini saptamak için, bu tekniğin kullanıldığı geniş ölçekli projeler sürmektedir. Araştırıcılar, her bir genin işlevini saptayıp, her bir biyokimyasal yolu izleyerek, bitki gelişiminin ayrıntılı taslağını aydınlatmayı amaçlamaktadırlar. Günün birinde, bilgisayarda üretilen "sanal bir bitki"yi üretmek mümkün olabilir. Bu, araştırıcıların, gelişimleri sırasında, bitkilerin farklı kısımlarında hangi genlerin aktifleştiğini anlamalarını sağlayacaktır.

Arabidopsis gibi model organizmalar üzerindeki temel araştırmalar, bitki bilimindeki buluşları hızlandırmıştır. Bitki yapısı altında yatan, karmaşık kalıtsal yolların tanımlanması, buna dahildir. Konuya ilişkin daha fazla okudukça, sadece model organizmalarla çalışmanın gücünü değil, ayrıca bütün modern bitki araştırmalarının altında yatan bitki araştırmalarının tarihini de öğreneceksiniz.

Büyüme: Hücre Bölünmesi ve Hücre genişlemesi

Hücre bölünmesi hücre sayısını arttırarak büyüme potansiyelini arttırır. Fakat bitkinin büyümesi hücrenin genişlemesini sağlar. Bitki hücrelerinde bölünme, Bölüm 12'de ayrıntılı olarak anlatılmış (bakınız Şekil 12.10), Bölüm 39'da ise, hücre uzama süreci tartışılmıştır (bakınız Şekil 39.8). Burada, bu süreçlerin, bitkinin şeklinin oluşumuna nasıl katkı yaptığını inceleyeceğiz.

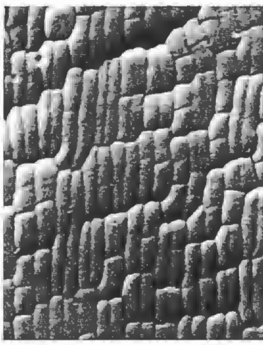
Hücre Bölünme Düzlemi ve Simetrisi

Sitokinez sırasında bitki hücrelerini ikiye ayıran yeni hücre çeperi hücre plağından gelişir (bakınız şekil 12. 10). Hücre plağının kesin düzlemi interfazın sonlarında belirlenir. Bu düzlem genellikle ana hücrenin hacmini ikiye ayıran, en kısa yola karşılık gelir. Yerle ilgili bu yönelimin ilk sinyali hücre iskeletinin yeniden düzenlenmesidir. Sitoplazmada mikrotübüller ön profaz bandı olarak isimlendirilen bir halka şeklinde yoğunlaşmıştır **(Şekil 35.25)**. Bu band metafazdan önce kaybolur. Fakat, daha sonra oluşacak olan hücre bölünme düzlemini belirler.

Hücre bölünme düzleminin, uzun süreden beri, bitki organlarının oluşması için temel oluşturduğu bilinmektedir. Fakat *tangled-1* olarak isimlendirilen ve iç yapısı düzensiz bir mısır mutantı üzerinde yapılan çalışmalar, araştırıcıları bu görüşü sorgulamaya yöneltmiştir. Yabani tip mısır bitkilerinde, yaprak hücreleri ebeveyn bitkinin eksenine göre, ya enine ya da boyuna (uzunluğuna) bölünür. Enine bölünmeler yaprağın uzaması, boyuna bölünmeler ise genişlemesi ile ilgilidir. *tangled-1* yapraklarında enine bölünmeler normaldir. Fakat uzunluğuna bölünmelerin çoğu anormal yönelim gösterir. Bu anormal yönelim hücrelerde şekil bozukluğuna ya da hücrelerin kıvrılmalarına neen olmaktadır **(Şekil 35.26)**. Bununla birlikte, bu anormal hücre bölünmeleri yaprağın şeklini etkilemez. Mutant yapraklar yabani yapraklardan



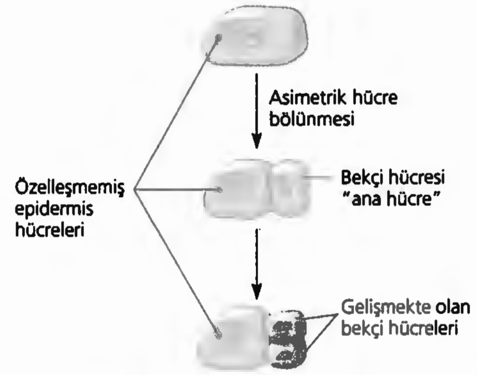
◄ **Şekil 35.25 Ön profaz bandı ve hücre bölünme düzlemi. Ön profaz bandının konumu hücre bölünme düzlemini belirler.** Işık mikroskobunda çekilen bu fotoğrafta, ön profaz bandı yeşil bir floresans proteini ile boyanmıştır. Bu protein mikrotübülün bağlandığı bir proteine bağlıdır.



Yabani tip mısırın yaprak epidermis hücreleri


tangled-1 isimli mutantın yaprak epidermis hücreleri

▲ **Şekil 35.26 Cell division patterns in wild-type versus mutant maize plants.** Compared with the epidermal cells of wild-type maize plants (left), the epidermal cells of the *tangled-1* mutant of maize (right) are highly disordered. Nevertheless, *tangled-1* maize plants produce normal-looking leaves.



▲ **Şekil 35.27 Asimetrik hücre bölünmesi ve stoma.** Stomaları kuşatan, epidermisteki bekçi hücreleri gelişmeden önce, asimetrik bir hücre bölünmesi oluşur (bakınız Şekil 35.18).

daha yavaş büyür. Fakat, yaprağın şekli bütünüyle normaldir. Bu durum, yaprağın şeklinin, sadece hücre bölünmesinin yerinin tam olarak denetlenmesine bağlı olmadığını göstermektedir. Ayrıca son kanıtlar, *Arabidopsis*'te sürgün ucunun şeklinin, hücrenin bölünme düzlemine değil, mikrotübül-bağımlı, mekanik strese bağlı olduğunu göstermiştir. Bu mekanik stres, hücre çoğalması ve büyümesine bağlı "şekil bozukluğundan" kaynaklanır.

Hücre bölünme *düzleminin* bitki organlarının şeklini belirlememesine karşın, hücrenin bölünme *simetrisi* -kardeş hücreler arasında sitoplazmanın dağılımı- hücrenin akibetinin belirlenmesinde önemlidir. Mitoz sırasında, bitki hücrelerinin hepsi iki eşit yarıya bölünmez. Mitoz sırasında kromozomlar kardeş hücrelere eşit olarak dağıtılır. Buna karşın, sitoplazma bazen asimetrik bölünebilir. Mitoz sırasında, sitoplazmanın kardeş hücrelerden birine diğerinden daha fazla gitmesi *asimetrik hücre bölünmesine* neden olur. Bu asimetrik büyüme gelişimde çoğunlukla anahtar bir olayın sinyalidir. Örneğin, bekçi hücrelerinin oluşumunda, hem asimetrik hücre bölünmesi ve hem de hücre bölünme düzleminin değişimi yer alır. Bir epidermis hücresi asimetrik olarak bölünür. Bunun sonucunda hücrelerden biri özelleşmemiş büyük bir hücre olarak kalırken, diğer küçük hücre bekçi hücresinin "ana hücresi" ni oluşturur. Bu küçük ana hücre, ilk hücre bölünmesine dikey olarak bölününce, bekçi hücreler oluşur (**Şekil 35.27**). Kısacası, asimetrik hücre bölünmesi sonucunda, akibeti değişmiş olan hücreler oluşur-yani, hücreler olgunlaşırken, farklı hücre tiplerine dönüşürler.

Asimetrik hücre bölünmesi **polarite** oluşumunda da rol oynar. Polarite, bir organizmanın karşılıklı iki ucunda yapısal ve kimyasal farklılığı yansıtan bir durumdur. Bitkilerde, biri kök diğeri ise sürgünle biten, tipik bir eksen bulunur. Bu polarite, morfolojik farklılıklarda çok belirgin olmanın yanısıra, fizyolojik özelliklerde de kendini gösterir. Örneğin, oksin hormonunun tek yönlü taşınımı ve "çeliklerden" adventif kök ve gövdelerin çıkması buna dahildir. Adventif kökler bir gövde çeliğinin kökle biten ucunda, adventif sürgünler ise, bir kök çeliğinin sürgünle sonlanan ucunda oluşur.

Bir bitkinin vücudunun sürgün ve kök şeklinde polarize olmasını başlatan, zigottaki ilk bölünme normalde asimetriktir. Bu polaritenin deneysel olarak geriye döndürülmesi zordur. Bu da, eksen ile ilgili polaritenin düzgün oluşmasının, bitkilerin morfogenezinde kritik bir basamak olduğunu göstermektedir. *Arabidopsis*'in *gnom* (Almancada bir cüce ve biçimsiz bir yaratık anlamındadır) mutantında polarite oluşumu bozuktur. Çünkü bu mutantta polarite simetriktir. Bunun sonucunda, oluşan bitki bir balona benzer. Ayrıca, kökler ve yapraklar bulunmaz (**Şekil 35.28**).

Hücrenin Genişleme Yönü

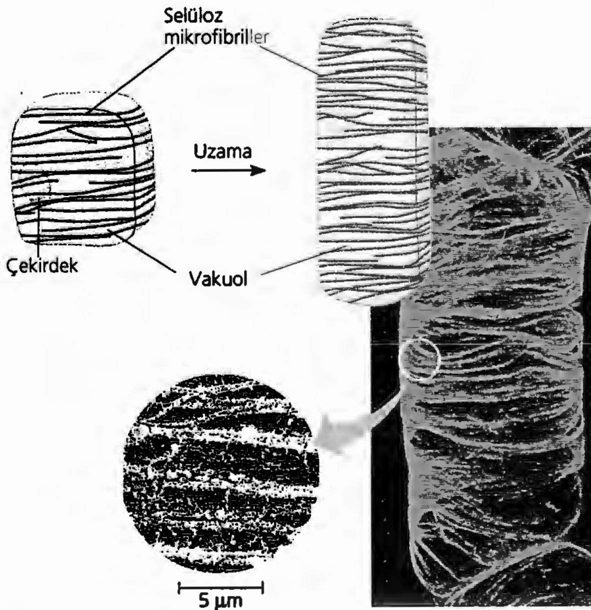
Hücre genişlemesinin, bitkinin şekline nasıl katkı yaptığını tartışmadan önce, bitkiler ve hayvanlar arasında hücre genişlemesindeki farklılıkların tartışılması önem taşır. Hayvan hücreleri, başlıca proteince zengin sitoplazma sentezleyerek büyürler. Bu, metabolik olarak pahalı bir süreçtir. Büyümekte olan bitki hücreleri de sitoplazmalarında fazladan proteince zengin maddeler üretirler. Fakat, bitki hücrelerinde genişle-



◄ **Şekil 35.28 Eksenle ilgili polaritenin oluşması.** Normal *Arabidopsis* fideleri (solda) bir kök ve bir de sürgünle biten eksene sahiptir. *gnom* isimli mutantta (sağda), zigottaki ilk bölünme asimetrik değildir; bu nedenle, bitki balon şeklindedir ve bitkide yaprak ve kök bulunmaz. *gnom* mutantındaki kusurun, oksinin polar taşınımındaki bir bozulma sonucunda oluştuğu belirlenmiştir.

menin yaklaşık %90'ından suyun alınımı sorumludur. Bu suyun çoğu, merkezde yer alan, büyük bir vakuolde tutulur. Çok sulanmış olan vakuol özsuyunda, sitoplazmanın geri kalanında bol bulunan ve enerjitik olarak pahalı makromoleküller neredeyse hiç bulunmaz. Bu nedenle büyük vakuoller boşluk doldurmanın "ucuz" bir yoludur. Bu da bitkinin hızla ve ekonomik olarak büyümesini sağlar. Örneğin, bambu sürgünleri haftada 2m'den fazla büyüyebilir. Sürgünlerin ve köklerin hızlı ve etkili bir şekilde esneyebilirliği önemli bir evrimsel adaptasyondur. Bu adaptasyon, bitkinin ışık ve toprakla temasını artırır.

Bitki hücreleri, bütün yönlere doğru nadiren eşit genişler. Hücrelerde en büyük genişleme genellikle bitkinin ana ekseni boyunca oluşur. Örneğin, kök ucunun yakınında yer alan hücreler orijinal uzunluklarının 20 katı kadar uzayabilirler. Buna karşılık, enine büyümede sadece bir miktar artış görülür. Bu farklı büyümenin sorumlusu, hücre çeperinin iç tabakalarındaki selüloz mikrofibrilleridir. Mikrofibriller esnemezler; bu nedenle **Şekil 35.29**'da görüldüğü gibi, hücreler mikrofibrillerin ana yönelimlerine dik genişlerler. Mikrotübüller, hücre bölünme düzlemi ile birlikte, hücre genişleme düzleminini belirlenmesinde anahtar rol oynarlar. Hücrede sitoplazmanın dışa bakan kısımlarında mikrotübüllerin yönelimi, hücre çeperinin temel yapısal birimini oluşturan selüloz mikrofibrillerinin yönelimini belirler.



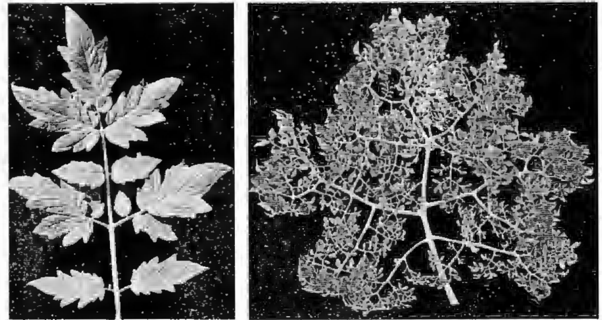
▲ **Şekil 35.29 Bitki hücresinin genişleme yönü.** Büyümekte olan bitki hücreleri esasen suyun alınmasıyla genişler. Büyümekte olan bir hücrede, enzimler hücre çeperindeki çapraz bağları zayıflatır. Bunun sonucunda, su ozmozisle vakuole girdikçe hücre genişler; ayrıca, mikrofibril üretimi artar. Hücre, çeperdeki selüloz mikrofibrillerin yönelimlerine dik olan bir düzlemde büyür. Hücrede, sitoplazmanın en dış kısmındaki mikrotübüllerin yönelimi, selüloz mikrofibrillerin yönelimlerini belirler (floresan LM). Mikrofibriller diğer bir polisakkaritin (selülozik olmayan) matriksinde gömülüdür. Bu mikrofibrillerin bir kısmı TEM'de görülebilen çapraz bağlar oluşturur.

Morfogenez ve Örüntü Oluşumu

Bir bitkinin vücudu, sadece hücre bölünmesi ve ve genişlemesini içermez. Morfogenez sırasında, hücreler düzenli bir şekilde yerleşerek farklı kimlikler kazanırlar. Örneğin, örtü doku dışta, iletim dokusu ise içte oluşur- biri diğerinin yerine asla geçmez. Özel yapıların özel bölgelerde gelişmesi **örüntü oluşumu (vücut planı oluşumu)** olarak isimlendirilir.

Örüntü oluşumu sırasında bitki hücrelerinin akibetlerinin nasıl belirlendiğini açıklayan iki hipotez bulunmaktadır. Bunlardan *soya-dayalı mekanizmalara* dayanan hipotez, hücrenin akibetinin, gelişimin erken evrelerinde belirlendiğini ve hücrelerin bu özelliği yavrularına geçirdiğini öne sürer. Bu görüşe göre, hücre farklılaşmasının temel şekli, meristematik hücrelerin bölünme ve genişleme yönüne göre planlanır. *Konumla-ilgili mekanizmalara* dayanan ikinci hipotez ise, oluşan bir organda hücrenin son konumunu, o hücrenin hangi tipte bir hücreye dönüşeceği belirler. Bu görüşü destekler biçimde, bazı hücrelerin konumlarının lazerle parçalanarak değiştirildiği deneysel çalışmalar, bir bitki hücresinin akibetinin gelişimin sonlarında belirlendiğini ve büyük ölçüde komşu hücrelerden gelen sinyallere bağlı olduğunu göstermiştir.

Bunun aksine, hayvanlarda hücrenin akibeti büyük ölçüde soya bağlı mekanizmalar tarafından belirlenir. Bu mekanizmalar transkripsiyon faktörlerini içerir. Bu tür transkripsiyon faktörlerini kodlayan homeotik (*Hox*) genler, sirke sineği *Drosophila*'da, ayaklar ve antenler gibi embriyonik yapıların uygun sayı ve konumda oluşturulmaları için önemlidir (bakınız Şekil 18.19). İlginç bir şekilde, mısır bitkisi de, *KNOTTED-1* olarak isimlendirilen, *Hox* genlerinin bir homoloğuna sahiptir. Fakat hayvanlar dünyasındaki benzerlerinin aksine, *KNOTTED-1* bitki organlarının uygun sayı ve konumda bulunmalarını etkilemez. Göreceğiniz gibi, bitkilerde bu rolü bir transkripsiyon faktörü sınıfı oynar. Bunlar *MADS-box* proteinleri olarak isimlendirilirler. Bununla birlikte *KNOTTED-1*, bileşik yaprakların üretimi dahil, yaprak morfolojisinin gelişiminde önemlidir. Eğer *KNOTTED-1* geni domates bitkilerinin genomunda normalden çok üretilirse, normalde bileşik olan yapraklar "süper bileşik" yaprağa dünüşür (**Şekil 35. 30**).



▲ **Şekil 35.29 Yaprak oluşumnda *Hox*-benzeri bir genin aşırı ifade olması.** *KNOTTED–1* yaprak ve yaprakçık oluşumunda yer alan bir gendir. Domates bitkilerinde bu genlerin ifadesinin artması, normal yapraklara göre (solda) süper-bileşik olan yaprakları oluşturur.

Gen İfadesi ve Hücre Farklılaşmasının Kontrolü

Gelişmekte olan bir organizmanın hücreleri, ortak bir genomdan geliyor olsalar bile, farklı proteinleri sentezeleyebilir, yapısal ve işlevsel farklılık gösterebilirler. Eğer bir yaprak veya kökten alınmış olgun bir hücre doku kültüründe tekrar farklılaşabilir ve bir bitkideki çeşitli hücre tiplerini oluşturabilirse, o hücrenin, bitkide herhangi bir hücre tipini oluşturmak için gerekli bütün genlere sahip olması gerekir (bakınız Şekil 20.17). Bu nedenle, hücre farklılaşması büyük ölçüde gen ifadesinin kontrolüne bağlıdır- özel proteinlerin oluşumuna yol açan, transkirpsiyon ve translasyonun düzenlenmesi.

Her ne kadar hücre farklılaşması gen ifadesinin kontrolüne bağlı ise de, bir bitki hücresinin akibetini, hücrenin soyu değil, gelişmekte olan organdaki son konumu belirler. Eğer farklılaşmamış olan bir hücrenin yeri değiştirilirse, yeni konumuna uygun bir hücre tipine dönüşür. Bir hücrenin diğerine, konuma ilişkin bilgi vermesi, bitki hücrelerinin aralarındaki etkileşimlerin bir özelliğidir.

Mevcut kanıtlar, hücre farklılaşmasında yer alan özel genlerin aktifleşmesi veya susmasının, büyük ölçüde hücreler arasındaki iletişime bağlı olduğunu göstermiştir. Örneğin, *Arabidopsis*'in kök epidermisinde iki hücre tipi bulunur: kök tüyü hücreleri ve tüy içermiyen epidermis hücreleri. Hücrenin akibeti epidermis hücrelerinin konumuna bağlıdır. Kök korteksine ait iki hücre ile temas eden, farkılılaşmamış bir epidermis hücresi kök tüylerine farklılaşır. Buna karşın, sadece bir korteks hücresi ile temas eden olgunlaşmamış epidermis hücreleri ise, olgun, tüy içermiyen hücreler şeklinde farklılaşır. Kök tüylerinin uygun bir dağılım göstermesi için, *GLABRA-2* (Latince *glaber*, tüysüz) olarak isimlendirilen homeotik bir genin farklı ifade olması gerekir (Şekil 35.31). Araştırıcılar bunu, *GLABRA-2* genini, rapörtör bir gen ile eşleştirerek göstermişlerdir. Bu rapörtör gen, kökte *GLABRA-2*'yi ifade eden her bir hücrenin, belli bir uygulamadan sonra donuk maviye dönmesine neden olur. *GLABRA-2* geni normalde, sadece kök tüylerini oluşturmak üzere farklılaşmayacak olan hücrelerde ifade olur.

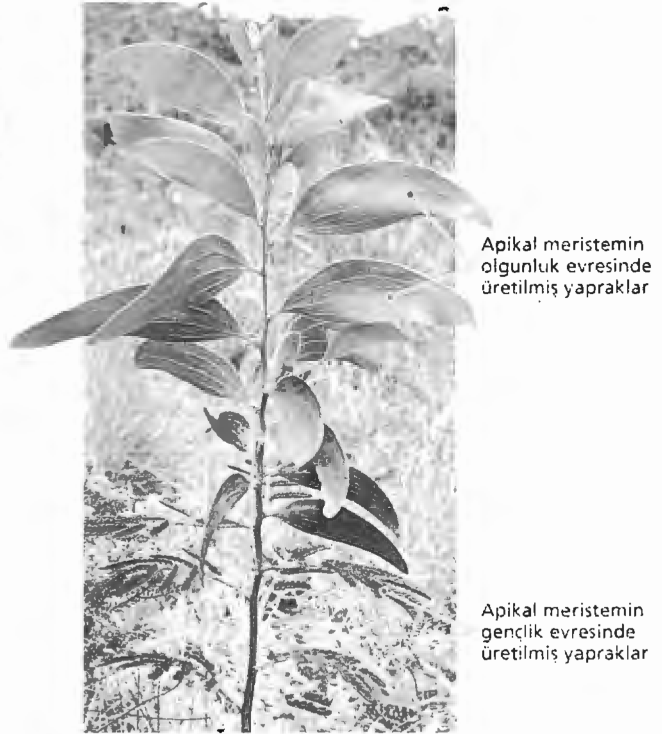


▲ **Şekil 35.31 Kök tüyü farklılaşmasının homeotik bir gen tarafından kontrolü** (LM).

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer GLABRA-2 bir mutasyonla işlevsizleştirilmiş olsaydı köklerin görünümü nasıl olurdu?*

Gelişimde Değişiklikler: Faz Değişimleri

Çok hücreli organizmalar genel olarak gelişimleri sırasında çeşitli evreler geçirir. İnsanlarda bu evreler, üretken olmayan ve üretken evre arasındaki ergenlik dönemi ile, bebeklik, çocukluk, gençlik ve yaşlılık evreleridir. Benzer şekilde, bitkiler de çeşitli evreler geçirirler. Bir gençlik evresinden olgun, vejetatif bir evreye ve ondan da olgunlaşarak bir üreme evresine gçeerler. Hayvanlarda gelişimle ilgili değişiklikler, bir larvanın olgun bir hayvana dönüşmesinde olduğu gibi, organizmanın her yerinde ortaya çıkar. Bunun aksine, fazlar olarak isimlendirilen, bitki gelişimi ile ilgili değişiklikler ise tek bir bölgede oluşur. Bu bölge, sürgün apikal meristemidir. Sürgün apikal meristeminin aktivitesindeki bu değişikliklerden kökenlenen morfolojik değişiklikler **faz değişimleri** olarak isimlendirilir. Bir gençlik evresinden olgunluk evresi-



▲ **Şekil 35.32 *Acacia coa*'nın sürügün sisteminde faz değişimleri.** Hawaiye özgü bu bitki, genç bileşik yapraklara sahiptir. Bu yapraklar, pekçok küçük yaprakçık ve basit olgun yapraklardan oluşur. Bu iki farklı yaprak, her bir sürgünün apikal meristeminin gelişimdeki bir faz değişimini yansıtır. Nodyumlar oluştuktan sonra, gelişimle ilgili evre- gençlik veya olgunluk- belirlenir ve değişmez; yani, bileşik yapraklar basit yapraklar şeklinde olgunlaşmazlar.

ne geçiş sırasında, en belirgin morfolojik değişiklikler, tipik olarak bir yaprağın büyüklük ve şeklinde ortaya çıkar (**Şekil 35.32**). Genç nodyum ve internodyumlar, sürgün uzamaya devam ettikten ve sürgün apikal meristemi olgunlaşma evresine geçtikten sonra bile, gençlik evrelerini korurlar. Bu nedenle, genç nodyumlardaki koltukaltı tomurcuklarından çıkan dallarda oluşan yeni yapraklar genç olacaklardır. Gövdenin ana eksenindeki apikal meristemler yıllarca olgun nodyumlar üretmiş olsalar bile, bu durum geçerlidir.

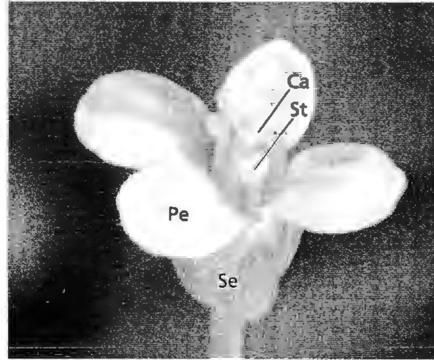
Çevresel koşulların izin vermesi halinde, olgun bir bitkide çiçeklenme uyarılabilir. Biyologlar çiçek gelişiminin kalıtıma bağlı kontrolünün aydınlatılmasında büyük ilerlemeler kaydetmişlerdir. Bu konu, bundan sonraki kısımda incelenecektir.

Çiçeklenmenin Kalıtsal Kontrolü

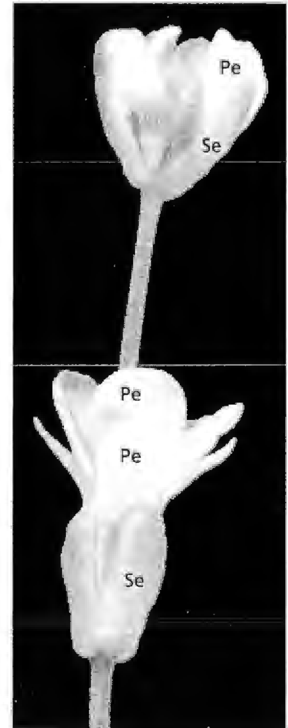
Çiçek oluşumu, vejetatif büyümeden üreme büyümesine bir faz (evre) geçişini kapsar. Bu geçiş, gün uzunluğu gibi çevresel uyartılar ve hormonlar gibi içsel sinyaller tarafından başlatılır (Bu sinyallerin rolüne ilişikin daha fazla bilgiyi Bölüm 39'da öğreneceksiniz.) Sınırsız olan vejetatif büyümenin aksine, çiçek gelişimi sınırlıdır. Bir sürgün apikal meristemi tarafından bir çiçeğin oluşturulması o sürgünde primer büyümeyi durdurur. Vejetatif büyümeden üreme büyümesine geçiş, **çiçek meristeminin kimliğini belirleyen genlerin** açılması ile ilişkilidir. Bu genler transkripsiyon faktörlerini oluşturan proteinleri kodlar. Bu transkripsiyon faktörleri sınırsız büyüyen vejetatif meristemlerin sınırlı büyüyen çiçek meristemlerine dönüşümü için gerekli genleri düzenler.

Bir sürgün apikal meristemi çiçek oluşturmak için uyartıldığında, her bir primordiyumun çıkış sırası, o primordiyumun hangi özel çiçek organını-bir sepal, petal, stamen ve karpel- oluşturacağını belirler (temel çiçek yapısı ile ilgili genel bir değerlendirme için bakınız Şekil 30.7). Bu çiçeğin organları dört halkadan oluşur ve üstten bakıldığında, iç içe geçmiş "halkalar" şeklinde gözükürler. Sepaller ilk (en dıştaki) halkayı; petaller ikinciyi; stamenler üçüncüyü, karpeller ise dördüncü (en içteki) halkayı oluşturur. Bitki biyologları, *MADS-box* ailesine ait **organ kimliğini belirleyen** bazı genleri tanımlamışlardır. Bu genler, karakteristik çiçek yapısının oluşmasını düzenleyen transkripsiyon faktörlerini kodlarlar. Organın konumu ile ilgili bilgi, organ kimliğini denetleyen genlerden hangisinin belirli bir çiçek organı primordiyumunda ifade olacağını belirler. Bunun sonucunda, yeni gelişen bir çiçek primordiyumu özel bir çiçek organı primordiyumuna dönüşür. Bitki organının kimliğini tanımlayan bir gendeki bir mutasyon çiçeklerin anormal gelişimine neden olabilir. Bu durumda, örneğin, stamenlerin oluşacağı yerde petaller gelişir (**Şekil 35.33**). Petal sayısı artmış bazı homeotik mutantlar gösterişli çiçekler üretirler. Bu da, çiçek yetiştiricilerini hoşnut eder.

Anormal çiçekli mutantlar üzerinde çalışan araştırıcılar, organ kimliğini denetleyen üç farklı gen sınıfı tanımlamışlar ve klonlamışlardır. Bu çalışmalar, bu genlerin nasıl iş gördüklerinin anlaşılması için başlangıç oluşturmuştur. **Şekil 35.34a**'da çiçek oluşumu ile ilgili **ABC hipotezinin** basitleştirilmiş bir modeli verilmiştir. Bu modele göre, üç gen sınıfı dört farklı tip çiçek organının oluşumunu yönlendirir. ABC hipotezine göre, organ kimliğini denetleyen her bir gen sınıfı çiçek meristeminin iki özel halkasında açılır. Normalde, *A* genleri en dıştaki iki halkada (sepaller ve petaller); B genleri ortadaki iki halkada (petaller ve satmenler) ; C genleri ise en içteki iki halkada (stamenler ve karpeller) açılır. Sepaller, çiçek meristeminin, sadece *A* genlerinin aktif olduğu bölgelerinde; petaller *A* ve *B* genlerinin aktif olduğu bölgelerde; stamenler *B* ve *C* genlerinin aktif olduğu bölgelerde; karpeller ise sadece C genlerinin aktif olduğu meristem bölgelerinde oluşur. ABC hipotezi, bir eklenti ile, aktif *A*, *B* ve *C* genine sahip olmayan mutant fenotiplerinin nedenini açıklar. A geni, aktifleştiği yerde C genini, *C* geni ise aktif olduğu yerde *A* genini engeller. Eğer *A* veya *C*'den biri eksik ise, diğeri onun yerini alır. **Şekil 35.34b**'de organ kimliğini denetleyen bu genlerden her birinin eksik olduğu mutantlarda çiçek yapısı ve hipotezdeki, çiçek fenotiplerine ilişkin açıklama bir çizimle gösterilmiştir. Bu tür hipotezler oluşturan ve bu hipotezleri sınamak için deneyler tasarlayan araştırıcılar bitki gelişiminin genetik temelini aydınlatmaktadırlar.



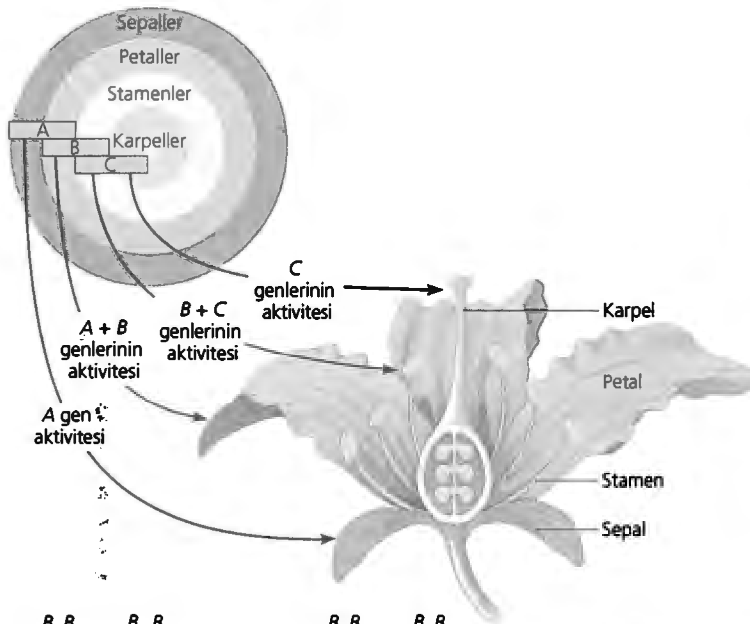
(a) Normal *Arabidopsis* çiçeği. Normalde, *Arabidopsis*'te çiçeğin dört halkası da mevcuttur: sepaller (Se), petaller (Pe), stamenler (St) ve karpeller (Ca).



(b) Anormal *Arabidopsis* çiçeği. Araştırıcılar çiçeğin anormal gelişimine neden olan organ kimliğini belirleyen genlerde bazı mutasyonlar saptamışlardır. Bu çiçek, stamenlerin bulunması gereken yerde fazladan petallere ve normal bitkilerde karpellerin bulunduğu yerde ise, iç tarafta fazladan bir bir çiçeğe sahiptir.

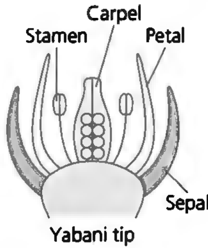
▲ **Şekil 35.33 Çiçek gelişiminde organ kimlik genleri ve model oluşumu.**

BAĞLANTI KUR *Sayfa 366-373'te Kavram 18.4'ü inceleyiniz ve organların yanlış yerde oluşmasına yol açan homeotik bir mutasyon örneği veriniz*



(a) ABC hipotezinin şematik görünümü. Bitki mutasyonları üzerine yapılan çalışmalar, organ kimliğini tanımlayan üç gen sınıfının, çiçeğin kısımlarının yerinin belirlenmesinden sorumlu olduğunu göstermiştir. *A*, *B* ve *C* olarak belirtilen bu genler, sepaller, petaller, stamenler ve karpellerin oluşumundan sorumlu diğer genlerin ifadesini düzenlemektedir. Sepaller sadece *A* genlerinin aktif olduğu mersitem bölgesinden gelişirler. Petaller hem *A* hem de *B* genlerinin ifade olduğu yerlerde gelişirler. Satemenler *B* ve *C* genlerinin aktif olduğu yerde gelişirler. Karpeller ise sadece *C* genlerinin ifade olduğu yerde oluşurlar.

	Yabani tip	*A* geni eksik mutant	*B* geni eksik mutant	*C* geni eksik mutant
Aktif genler:	*B B B B* / *A A C C C C A A*	*B B B B* / *C C C C C C C C*	*A A C C C C A A*	*A A A A* / *A B B A A B B A*
Halkalar:				



Yabani tip



A geni eksik mutant



B geni eksik mutant



C geni eksik mutant

(b) Organ kimliğini belirleyen genleri kusurlu olan çiçeklerin yandan görünüşü. İşlevsel *A*, *B* ve *C* organ kimliğini denetleyen genleri mutasyona uğramış fenotip, (a)'da gösterilen modelin bir araya getirilmesi ile açıklanabilir. Burada kural, *A* veya *C* genlerinin aktif olmaması durumunda, çiçeğin dört halkasında da, diğer aktivitelerin oluşmasıdır.

▲ Şekil 35.34 **Şekil 35.34 Çiçek gelişiminde organ kimliğini belirleyen genlerin işlevleri ile ilgili ABC hipotezi.**

EĞER ÖYLE İSE? *A ve B genleri aktifsizleştirilmiş bir çiçeğin görünümü nasıldır?*

Bu bölümde yaptığımız gibi, bir bitkinin kısımlarını incelemek için parçalara ayırırken, bütün bitkinin birleşik (bir araya toplanmış, entegre) bir organizma olarak iş gördüğünü hatırlamamız gerekir. Bundan sonraki bölümlerde, iletim demetli bitkilerde maddelerin nasıl taşındıklarını (Bölüm 36), bitkilerin besin maddelerini nasıl elde ettiklerini (Bölüm 37), bitkilerin nasıl ürediklerini (Çiçekli bitkilere odaklanarak, Bölüm 38) ve bitkilerin işlevlerinin koordinasyonunu (Bölüm 39) inceleyeceksiniz. Daha fazla okudukça, bitkilerle ilgili bilginiz artacaktır. Bitkinin yapısının, büyük ölçüde, evrimsel adaptasyonları yansıttığını göreceksiniz. Bu adaptasyonlar, karalarda fototrofik bir yaşamı tehdit eden tehlikelere karşı geliştirilmiştir.

KAVRAM KONTROLÜ 35.5

1. Aynı genoma sahip olsalar bile, bir bitkide iki hücrenin yapısı neden büyük farklılık gösterir?
2. Hayvanlardaki gelişim ile bitkilerdeki gelişim arasındaki üç farkı belirtiniz?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bazı türlerde, sepaller petallere benzer. Bu yapı "tepal"olarak isimlendirilir. ABC hipotezine, tepallerin kökeni ile ilgili bir ekleme yapınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

35 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 35.1

Bitkiler, organlar, dokular ve hücrelerden oluşan hiyerarşik bir organizasyon gösterirler (ss. 738-745)

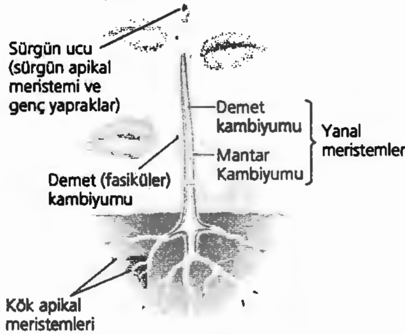
- İletim demetli bitkiler **gövdelere, yapraklara** ve angiospermlerde çiçeklerden oluşan, sürgünlere sahiptir. **Kökler,** bitkiye toğrağa bağlar, su ve mineralleri absorblar, iletir ve besin depolar. Gövdedeki **nodyumlara** tutunmuş olan yapraklar, fotosentez yapılan başlıca **organlardır.** Yapraklar ve gövdelerin eksenlerindeki **koltukaltı (aksiler) tomurcuklar** dalları oluştururlar. Bitki organları özelleşmiş işlevlere uyum sağlamıştır
- İletim demetli bitkiler, bitkinin her yanına dağılmış, örtü, iletim ve temel olmak üzere, üç **doku istemine** sahiptir. **Örtü doku** patojenlere, herbivorlara ve kuraklığa karşı bitkiyi korur; ayrıca su, mineraller ve karbondioksit absorbsiyonuna yardım eder. **İletim dokuları (ksilem ve flöem)** maddelerin uzun mesafeli taşınımını kolaylaştırır. **Temel dokular** depo, metabolizma ve yenilenmede (rejenerasyon) iş görür.
- Nispeten özelleşmemiş ve ince çeperli olan **parenkima hücreleri** bölünebilme yeteneğindedirler; bitkide sentez ve depolama gibi metabolik işlevlerin büyük bir bölümünü gerçekleştirirler. **Kollenkima hücrelerinin** çeperleri eşit kalınlaşmamıştır; bitkinin genç, büyümekte olan kısımlarına destek sağlarlar. **Sklerenkima hücrelerinin**- lifler ve sklereidler- çeperleri ligninleşmiştir. Bitkinin olgunlaşınca, büyümesi durmuş kısımlarına destek sağlarlar. Ksilemin su ileten elemanları, **yani trakeidler ve trakelerin** hücre çeperleri kalındır. Bu hücreler, olgunlaşıp işlevsel hale geldiklerinde cansızdırlar. **Kalburlu boru elemanları** canlı olmalarına karşın, içsel organellerini büyük ölçüde kaybetmişler ve bir hayli değişime uğramışlardır. Angiospermlerde flöemden şekerlerin taşınmasında iş görürler.

? *Kara yaşamına uyum sağlamış, en az üç özelleşmiş bitki organı ve hücresi tanımlayınız.*

KAVRAM 35.2

Meristemler primer ve sekonder büyüme için hücreler üretirler (ss. 746-747)

•



? *Hangi bitki organları meristemlerin etkinliği sonucunda oluşur?*

KAVRAM 35.3

Primer büyüme köklerin ve sürgünlerin uzamasını sağlar (ss. 747-751)

- Kök **apikal meristemi** kök ucunun yakınında bulunur ve burada kök ekseni ve **kök şapkası** için hücreler üretir.
- Bir sürgünün apikal meristemi **apikal tomurcukta** yerleşmiştir. Meristemler bu bölgede ardışık olarak yerleşmiş **internodyumları** ve yaprakları üreten nodyumları oluşturur.

? *Köklerde ve gövdelerde dallanma ne tür bir farklılık gösterir?*

KAVRAM 35.4

Sekonder büyüme odunsu bitkilerde gövdelerin ve köklerin çapını arttırır (ss. 751-755)

- **Demet (fasiküler) kambiyumu,** silindir şeklinde meristematik bir dokudur. Bu kambiyum **sekonder büyüme** sırasında sekonder ksilem ve sekonder flöemi oluşturur. Sekonder ksilemin daha yaşlı tabakaları (cansız odun) aktif değildir, buna karşılık genç tabakaları (canlı odun) su taşır.
- **Mantar kambiyumu** periderm olarak isimlendirilen kalın bir koruyucu örtü oluşturur. Periderm, mantar kambiyumu ve mantar kambiyumunun ürettiği mantar hücresi tabakalarından oluşur.

? *Bitkiler sekonder büyümenin evriminden ne tür avantajlar sağlamışlardır?*

KAVRAM 35.5

Büyüme, morfogenez ve hücre farklılaşması bitkinin vücudunu oluşturur(ss.755-761)

- Hücre bölünmesi ve genişlemesi, **büyümenin** başlıca belirleyicisidir. Bölünen bir hücrede hücre plağının nerede oluşacağını, mikrotübüllerin oluşturduğu bir öz profaz bandı belirler. Mikrotübüllerin yönelimi de hücre uzamasının yönünü etkiler. Bunu, hücre çeperindeki selüloz mikrofibrillerin yönelimini denetleyerek yapar. Vücut şekli ve düzenlenişinin gelişimi **morfogenez** olarak isimlendirilir. Morfogenez, hücrelerin, komşularından aldığı, konuma ilişkin bilgiye yanıt verilmesinin bir sonucudur.
- Farklı genlerin aktifleşmesi sonucu oluşan **hücre farklılaşması,** aynı genoma sahip olsalar bile, bitkideki hücrelerin farklı işlevler görmelerini sağlar. Bitki hücresinin farklılaşma şekli, büyük ölçüde, gelişmekte olan bitkideki hücrenin konumu tarafından belirlenir.
- İçsel veya çevresel uyarılar, bir bitkinin bir gelişim evresinden diğerine geçişine neden olabilir- örneğin, gelişmekte olan genç yaprakların gelişmekte olan olgunlaşmış yapraklara dönüşmesi gibi. Bu tür motfolojik değişiklikler **faz (evre) değişiklikleri** olarak isimlendirilir.
- Gelişmekte olan çiçeklerde organın kimliğini belirleyen genler üzerindeki araştırmalar, yapı oluşumunun araştırılması ile ilgili bir model ortaya çıkarmıştır. **ABC hipotezi** olarak isimlendirilen bu hipotez, organın kimliğini belirleyen bu üç gen sınıfının, sepaller, petaller, stamenler ve karpellerin oluşumunu nasıl denetlediğini açıklar.

? *Bitki hücrelerinin, bütün yönlerde bir balon gibi genişlemek yerine, dik bir eksen boyunca uzama eğiliminde olmasını sağlayan mekanizmalar nelerdir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ ANLAMA

1. Bitkinin vücudunun büyük bir bölümü;
   a. hücre farklılaşması
   b. morfogenez
   c. hücre bölünmsi
   d. hücre uzaması
   e. üreme ile oluşur.

2. Kök korteksinin en iç tabakası aşağıdakilerden hangisidir?
   a. öz
   b. periskl
   c. endodermis
   d. geçit
   e. demet kambiyumu

3. Cansız ve aktif odun;
   a. kabuk
   b. periderm
   c. sekonder ksilem
   d. sekonder flöem
   e. mantar'dan oluşur.

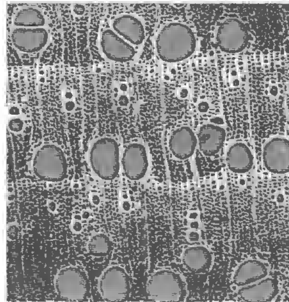
4. Bir apikal meristemde vejetatif gençlik evresinden vejetatif olgunluk evresine geçişi, genellikle aşağıdakilerden hangisi gösterir?
   a. Oluşan yaprakların morfolojisinde bir değişiklik
   b. Sekonder büyümenin başlaması
   c. Lateral köklerin oluşması
   d. Lateral meristemlerde ön profaz bandı ve mikrotübüllerin yönelimindeki bir değişiklik
   e. Çiçek meristeminin kimliğini belirleyen genlerin aktifleşmesi

DÜZEY 2:UYGULAMA/ANALİZ

5. ABC hipotezine dayanarak, A, B ve C genlerinin çiçeğin dört halkasında da normal ifade olduğu bir çiçeğin yapısı aşağıdakilerden hangisinde doğru verilmiştir?
   a. karpel-petal-petal-karpel
   b. petal-petal-stamen-stamen
   c. sepal-karpel-karpel-sepal
   d. sepal-sepal-karpel-karpel
   e. karpel-karpel-karpel-karpel

6. Aşağıdakilerden hangisi, doğrudan veya dolaylı, meristemlerin faaliyeti sonucunda oluşur?
   a. sekonder meristem
   b. yapraklar
   c. örtü doku
   d. yumrular
   e. yukarıdakilerin tümü

7. Bir kökün odunsu kısmının enine kesitinde aşağıdakilrden hangisi görülemez?
   a. skleramkima hücreleri
   b. parenkima hücreleri
   c. kalburlu boru elemanları
   d. kök tüyleri
   e. kalburlu elemanlar



DÜZEY 3:SENTEZ/DEĞERLENDİRME

9. **EVRİM BAĞLANTISI**

   Evrimsel biyologlar, yaşamın evriminde ortak bir oluşumu tanımlamak için *eksaptasyon* terimini bulmuşlardır. Bir uzuv veya organ belirli bir durumda ortaya çıkar. Fakat zamanla yeni işlevler kazanır (bakınız Bölüm 25). Bitki organlarında bazı adaptasyonlara örnekler veriniz.

10. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Büyük herbivorlar o bölgeden uzaklaştırılınca çimenler iyi gelişmez. Aslında, çimenlerin yerini kısa bir süre sonra geniş yapraklı eudikotlar, çalılar ve ağaçlar alır. Monokotiller ve eudikotlar arsındaki yapı ve büyüme özellikleri ile ilgili bilgilerinize dayanarak, bunun nedenini açıklayınız.

11. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Fakir ülkelerin çoğunda, açlık ve yetersiz beslenme acil bir sorundur. Buna karşın, zengin ülkelerdeki biyologlar araştırmalarla ilgili çabalarının büyük bir bölümünü *Arabidopsis thaliana* üzerinde yoğunlaştırmışlardır. Bazı insanlar, bitki biyologlarının dünyadaki açlık sorunu ile gerçekten mücadele etmek istiyorlarsa, çalışmalarını kasava ve bir çeşit muz üzerinde yoğunlaştırmaları gerektiğini öne sürmektedirler. Eğer *Arabidopsis* ile çalışan bir araştırıcı olsaydınız, bu tartışmaları nasıl yanıtlardınız?

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yapı ve İşlev Ligninin evriminin iletim demetli bitkilerin yapı ve işlevini nasıl etkilediğine ilişkin kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

BioFlix **Özel Ders** Bir bitki hücresinde gezinti

Özel Ders Bitkilerde Primer ve Sekonder Büyüme • Bitkilerde Gelişimin Biyolojisi

Aktiviteler Kök, Gövde ve Yaprak Kesitleri • Btiki Büyümesi • Primer ve Sekonder Büyüme

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

2. eTekst

Kitabınız online okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, kitabın önemini vurgulayınız ve daha fazlası

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

İletim Demetli Bitkilerde Kaynak Kullanımı ve Taşınım



▲ **Şekil 36.1 Bitki mi yoksa çakıl mı?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

36.1 Kaynakların kazanılması ile ilgili adaptasyonlar iletim demetli bitkilerin evriminde anahtar basamakları oluşturur

36.2 Maddeler, kısa ve uzun mesafelere farklı mekanizmalarla taşınırlar

36.3 Transpirasyon, ksilem aracılığıyla köklerden sürgünlere su ve minerallerin taşınımını sağlar

36.4 Transpirasyon hızı stomalar tarafından düzenlenir

36.5 Şekerler kaynaklardan havuzlara flöemden taşınır

36.6 Simplast çok dinamiktir

GENEL BAKIŞ

Yeraltı Bitkileri

Güney Afrika'nın Kalahari Çölü yılda yaklaşık sadece 20 cm yağış alır. Bu yağış, kavurucu gündüz sıcaklığının 35-45°C (95-113°F) olduğu neredeyse tamamen yaz aylarında gerçekleşir. Pek çok hayvan yeraltında bir korunak arayarak çöl sıcağından kaçar. Benzer şekilde taş bitkileri (*Lithops*) olarak isimlendirilen çok yıllık bir bitki cinsi, çoğunlukla yeraltında bir yaşar (**Şekil 36.1**). Yüzeyde kalan iki sukkulent yaprağının uçları hariç, bir taş bitkisi tamamen yeraltında yaşar. Her bir yaprak ucunda belirgin, lens benzeri hücrelerin yer aldığı bir bölge bulunur Bu bölge ışığın yeraltındaki fotosentez yapan yapılara geçmesine izin verir. Bu adaptasyonlar taş bitkilerinin nemi korumalarını, onları yiyen kaplumbağalardan saklanmalarını ve çölün potansiyel olarak zararlı sıcaklıklarından ve yüksek ışık şiddetinden sakınmalarını sağlar.

Taş bitkilerinin (*Lithops*) bu ilginç büyüme özellikleri, bitkilerin başarısının, yaşadıkları ortamdan kaynakları alabilme ve koruyabilme yeteneklerine bağlı olduğunu hatırlatmaktadır. Pek çok bitki türü doğal seçilim aracılığıyla, özellikle yaşadıkları ortamda sınırlı olan kaynakları kazanma ve korumada çok büyük bir yetenek kazanmıştır. Bununla birlikte, bu tür özelleşmelerin genellikle bir bedeli vardır. Örneğin, taş bitkilerinin yeraltındaki yaşamı genellikle evaporasyonla su kaybını azaltır, fakat fotosentezi de engeller. Bu nedenle, taş bitkileri çok yavaş büyür.

Bu bölümdeki ilk kavramda, sürgün ve kök sistemlerinde kaynak kazanımını arttıran yapısal özellikler incelenecektir. Bununla birlikte, kaynağın kazanılması hikayenin sonu değil, sadece başlangıcıdır. Kaynakların bitki içinde gereksinim duyulan yerlere taşınması gerekir. Bu nedenle, bu bölümün geri kalan kısmında, su, mineraller ve fotosentez ürünlerinin (şekerler) iletim demetli bitkilerde nasıl taşındıklarını inceleceğiz.

KAVRAM 36.1

Kaynakların kazanılması ile ilgili adaptasyonlar iletim demetli bitkilerin evriminde anahtar basamakları oluşturur

EVRİM Karasal bitkiler tipik olarak iki farklı dünyada yaşarlar- sürgün sistemlerinin güneş ışığını ve CO_2'yi kazandıkları toprak üstü ve kök sistemlerinin su ve mineralleri kazandıkları toprak altı. Kaynakların kazanılmasını sağlayan bu adaptasyonlar olmaksızın bitkiler karalara yerleşemezlerdi.

Karasal bitkilerin ataları olan algler, su, mineraller ve CO_2'yi doğrudan içinde yaşadıkları sudan absorbe etmişlerdir. Bu alglerin her bir hücresi bu maddelerin kaynağına yakın olduğundan taşınım nispeten basit idi. İlk karasal bitkilerde iletim demeti bulunmuyordu. Bu bitkilerin fotosentez yapan sürgünleri, içinde yaşadıkları sığ ve tatlı suların üzerinde büyümekteydi. Bu yapraksız sürgünlerde tipik olarak mumsu bir kütiküla ve birkaç adet stoma bulunuyordu. Bu iki özellik, fotosentez için bir miktar CO_2 ve O_2 alışverişine izin vermekte ve bu bitkileri aşırı su kaybına karşı korumaktaydı. İlk karasal bitkilerin yere tutunma ve absorbe etme işlevlerini gövde tabanı ya da rizoid benzeri yapılarla gerçekleştirdikleri sanılmaktadır (bakınız Şekil 29.8).

Karasal bitkilerin sayıları arttıkça, ışık, su ve mineraller için rekabet şiddetlenmiştir. Geniş ve yaygın uzantıları (çıkıntıları) olan daha uzun boylu bitkiler ışık absorblama avantajı yakalamışlardır. Ancak, yüzey alanındaki bu artış, evaporasyonu ve buna bağlı olarak suya olan gereksinimi arttırmıştır. Ayrıca, daha büyük sürgünlerin, yere tutunma gereksinimleri artmıştır. Bu gereksinimler çok hücreli, dallanmış köklerin üretimini uygun hale getirmiştir. Bu arada, sürgün uzunluğunun artması, fotosentez yapan sürgünün tepe kısmını fotosentez yapmayan toprak altındaki kısımlardan giderek uzaklaştırdıkça, doğal seçilim su, mineral ve fotosentez ürünlerini uzun mesafelere taşıyabilen bitkileri avantajlı hale getirmiştir.

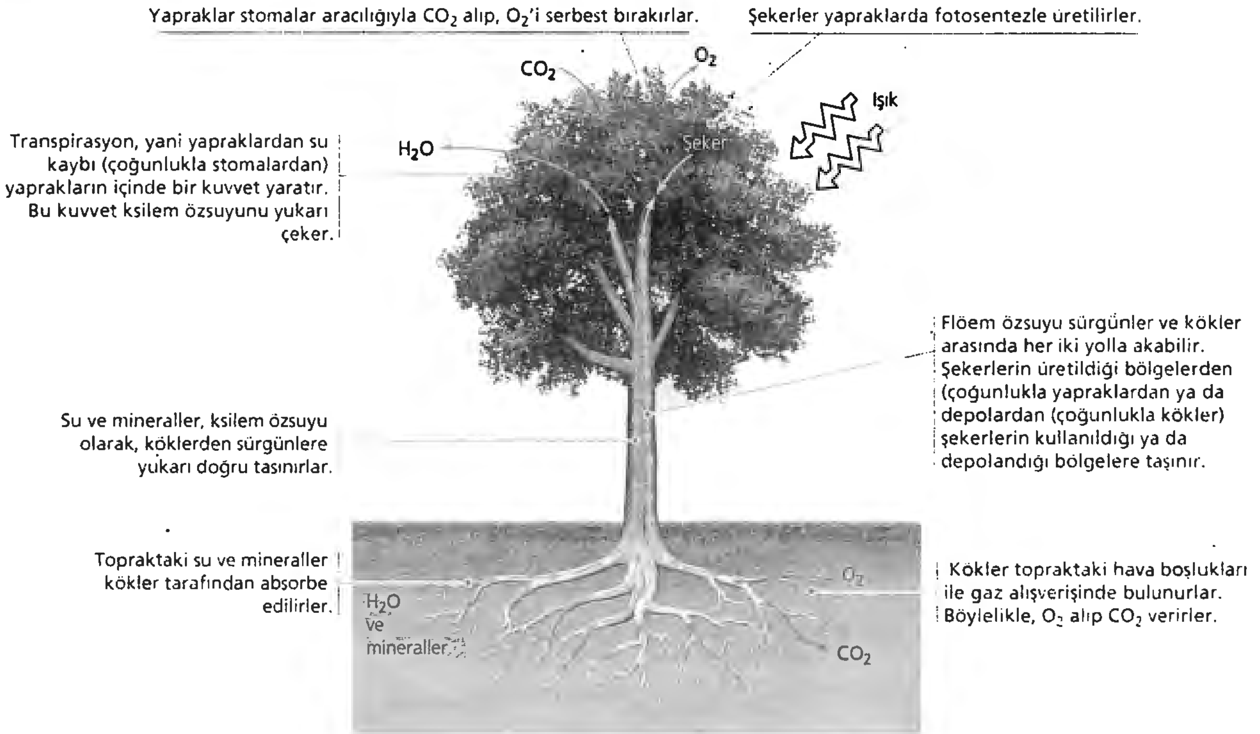
Ksilem ve flöemden oluşan iletim dokusunun evrimi, uzun mesafeli taşınım gerçekleştirebilen kök ve gövde sistemlerinin gelişmesini sağlamıştır (bakınız Şekil 35.10). Ksilem köklerden sürgünlere su ve mineralleri, flöem ise fotosentez ürünlerini üretildikleri ve depolandıkları yerden gereksinim duyuldukları yere taşır. **Şekil 36.2**, iletim demetli bir bitkide kaynak kullanımı ve taşınımının genel şekli görülmektedir.

Bitkinin başarısı fotosenteze bağlı olduğundan, evrim, pek çok yapısal adaptasyon ortaya çıkarmıştır. Bu adaptasyonlar, güneşten ışığın, havadan CO_2'nin ve topraktaki suyun etkili bir şekilde elde edilmesini sağlamıştır. Karasal bitkilerde bunun kadar önem taşıyan diğer bir özellik, kurak ortamlarda, evaporasyonla su kaybının en aza indirilmesidir. Her türdeki bu tip adaptasyonlar, türün yaşadığı özel habitatta fotosentez artışı ve su kaybının en aza indirilmesi arasındaki çelişkiyi yansıtır. Bu bölümde daha sonra, bitkilerin CO_2 alınımı arttırmak ve su kaybını en aza indirmek için stomalarını nasıl düzenlediklerini göreceğiz. Burada, sürgün ve köklerin temel yapılarının bitkinin kaynakları kazanmasına nasıl yardım ettiğini göreceğiz.

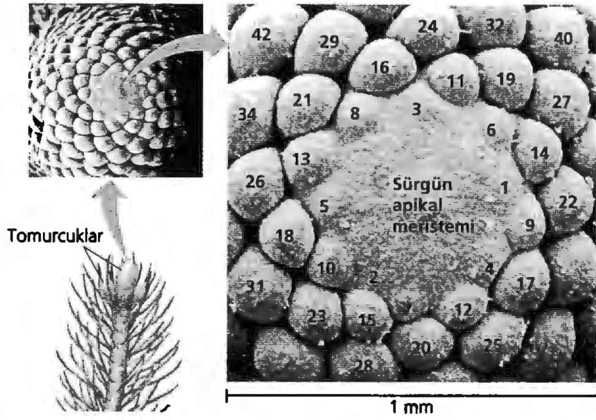
Sürgünün Yapısı ve Işığın yakalanması

Sürgün sistemlerinde, gövdeler yaprakları destekleyen yapılar ve su ve de minerallerin taşınması için araçlar olarak iş görürler. Sürgün sistemlerinde, büyük ölçüde yaprakların şekil ve düzenlenişinden, yanal tomurcukların dışa doğru büyümesinden, gövde uzunluğu ve kalınlığının nispi büyümesinden kökenlenen değişiklikler görülür.

Bitkilerin dış görünümlerindeki çeşitlilik büyük ölçüde yaprak büyüklüğü ve yapısından kaynaklanır. Yapraklar, Birleşik Devletler'in batısındaki kumullarda yetişen pigme otunu (*Crassula erecta*) 1-3 mm'lik yaprakları gibi, çok küçük olabileceği gibi, Afrika'nın yağmur ormanlarında doğal olarak yetişen *Raphia regalis* isimli bir palmiyede olduğu gibi 20 m uzunlukta olabilmektedir. Bu türler, kullanılabilir su bulunabilirliği ve yaprak boyutu arasındaki genel ilişkinin uç örneklerini temsil etmektedir. En büyük yapraklar tipik olarak tropik yağmur ormanlarında bulunur. Buna karşın, en küçükler ise, kurak ya da çok soğuk ortamlarda yetişen türlerde bulunur. Bu ortamlarda, sıvı haldeki su kıt ve yapraklardan evaporasyonla su kaybı potansiyel olarak daha büyük sorun yaratır.

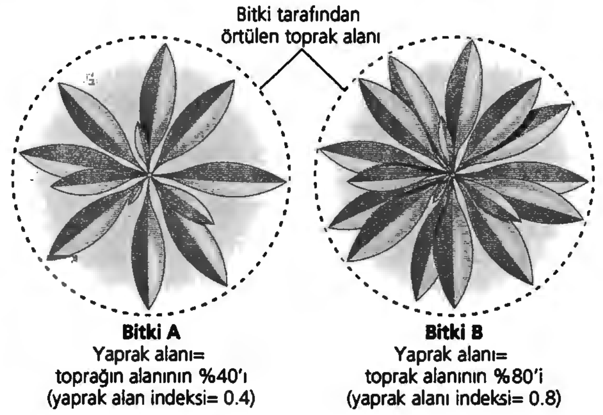


▲ Şekil 36.2 **İletim demetli bir bitkide kaynak kazanımı ve taşınımı.**



▲ **Şekil 36.3 Norveç köknarında fillotaksi oluşumu.** Bu bir sürgünün ucundan alınan bu SEM, yaprakların oluşum özelliğini göstermektedir. Yapraklar, en genç olanına 1 verilerek numaralandırılmıştır. (Numaralandırılmış bazı yapraklar yakından gözükmemektedir.)

? *29 numaralı yapraktan başlayarak, yaprak oluşumunun gelişimini parmağınızla izleyiniz. Şekil nasıldır?*



▲ **Şekil 36.4 Yaprak alan indeksi.** İki bitkinin üstten görünümüne ait bu resimde gösterildiği gibi, tek bir bitkinin yaprak alan indeksi, yaprakların üst yüzeylerinin toplam alanlarının, bitki tarafından örtülen toprağın toplam alanına oranıdır. Pek çok yaprak tabakasının bulunması halinde, bir yaprağın alan indeks değeri kolayca 1'i aşabilir.

? *Yüksek bir yaprak alanı indeksi her zaman toplam fotosentez miktarını artıtırmı? Açıklayınız.*

Bir gövde üzerinde yaprakların düzenlenişi anlamına gelen **fillotaksi,** ışığın yakalanmasında çok önemli olan yapısal bir özelliktir. Sürgün apikal meristemi (bakınız Şekil 35.16) tarafından belirlenen fillotaksi türe özgüdür (**Şekil 36.3**). Bir tür, her bir nodyumda tek bir yaprağa (almaçlı, ya da spiral fillotaksi), her bir nodyumda iki yaprağa (karşılıklı fillotaksi) ya da her bir nodyumda ikiden fazla yaprağa (dairesel fillotaksi) sahip olabilir. Angiospermlerin çoğunda fillotaksi almaçlıdır. Almaçlı fillotakside, yapraklar gövdenin çevresinde bir sarmal olarak yükselir. Birbirini izleyen her bir yaprak, nodyumlara bir öncekinden 137.5°'lik bir açı ile bağlanmıştır. Neden 137.5°? Matematiksel analizciler bu açıda, üstteki yaprakların alttaki yaprakları en az gölgelediklerine öne sürmektedirler. Şiddetli güneş ışığının yapraklara zarar verdiği ortamlarda, karşılıklı düzenlenmiş yaprakların sağladığı daha fazla gölgeleme avantaj sağlayabilir.

Bitkinin kendini gölgelemesini azaltan özellikler ışığın yakalanmasını arttırır. Yaprak alanı indeksi bu açıdan kullanışlı bir ölçümdür. Yaprak alanlı indeksi, tek bir doğal bitki ya da kültür bitkisinin üst yapraklarının yüzey alanının bu bitkilerin üzerinde büyüdükleri toprağın yüzey alanına bölünmesiyle hesaplanır (**Şekil 36.4**). Pek çok kültür bitkisinin yaprak alan indeksleri genellikle 7'dir. Bu değerin üstündeki yaprak alanı indekslerinin tarımsal yararı azdır. Yeni yaprakların katılması, alt yaprakları gölgeler. Bunun sonucunda solunum hızı fotosentez hızını aşabilir. Bu durumda, üretim yapamayan yaprak ya da dallarda programlanmış hücre ölümü görülür ve yapraklar dökülürler. Bu, *kendi kendine budama* olarak isimlendirilir.

Işığın yakalanmasını etkileyen diğer bir etmen, yaprakların yönelimidir. Bazı bitkilerde yapraklar yatay konumdadır; çimenler gibi diğer bitkilerde ise yapraklar dikey konumlanmışlardır Düşük ışık koşullarında, dikey yapraklara göre, yatay yapraklar ışığı daha etkili alırlar. Bununla birlikte, çayırlarda ya da fazla güneş alan diğer bölgelerde yaprakların yatay konumlanması üst yaprakların çok şiddetli ışık almalarına neden olur. Bunun sonucu yapraklar zarar görür ve fotosentez hızı düşer. Fakat bir bitkinin yaprakları dikeye yakın konumlanmışsa, ışık demetleri yaprak yüzeyine paralel geçer. Dolayısıyla, hiçbir yaprak fazla ışık almaz ve alttaki yapraklara daha fazla ışık ulaşır.

Sürgünlerin uzunluğu ve dallanma özellikleri ışığın bitkiler tarafından tutulmasını etkileyen diğer iki yapısal özelliktir. Uzun boylu bitkiler komşu bitkilerin oluşturduğu gölgelemeyi savuştururlar. Uzun boylu bitkilerin çoğu kalın bir gövdeye gereksinim duyar. Kalın bir gövde, yapraklara iletim demetleri aracılığıyla akışı arttırır ve onlara mekanik destek sağlar. Yapraklarını daha yükseğe çıkarmak için diğer yapılara (çoğunlukla diğer bitkiler) bağımlı olan asmalar bunun dışındadır. Odunsu bitkilerin, gövdeleri sekonder kalınlaşma sonucunda kalınlaşırlar (bakınız Şekil 35.11).

Dallanma genel olarak bitkilerin fotosentez için güneş ışığını daha etkili almalarını sağlar. Bununla birlikte, Hindistan cevizi palmiyesi gibi bazı türler hiç dallanmazlar. Dallanma neden bu denli çeşitlenme göstermektedir? Bitkilerin sürgün büyümesine ayırabilecekleri enerji miktarı azdır. Eğer o enerjinin büyük bir kısmı dallanmaya harcanırsa, boy uzamasına harcanacak enerji miktarı azalır ve daha uzun boylu bitkiler tarafından gölgelenme riski artar. Eğer enerjinin en büyük kısmı boy uzamasına harcanırsa, bitkiler toprak üstündeki kaynakları optimum tüketemezler. Doğal seçilim türler arasında çeşitli sürgün mimarisi oluşturmuştur. Bu, her bir türün yaşadığı ekolojik nişte ışık absorpsiyonu optimuma çıkarmıştır.

Kökün yapısı ve Su ve Minerallerin Alınması

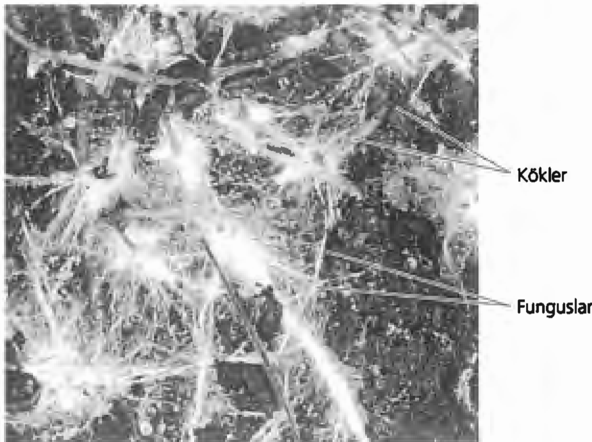
Karbon dioksit ve güneş ışığı sürgün sistemi tarafından kullanılan kaynaklardır; toprak ise kök sistemi tarafından alınan kaynakları içerir. Kök dallanmasının evrimi karasal bitkilerin topraktan su ve besin maddelerini daha etkili bir şe-

kilde almalarını ve toprağa tutunmalarını sağlamıştır. Gimnospermler ve eudikotlar dahil, en uzun boylu bitki türleri çok sayıda dallanmış kuvvetli bir kazık kök sistemi ile toprağa bağlanmıştır (bakınız Şekil 35.2). Her ne kadar palmiyeler gibi istisnalar var ise de, monokotillerin çoğu ağaçlar kadar boylanamaz. Çünkü saçak kök sistemleri uzun boylu bir bitkiyi bir kazık kök sistemi kadar sağlam toprağa bağlayamaz (bakınız Şekil 30.13).

Bitkiler, toprakta kullanılabilir besin maddelerini almak için köklerinin yapı ve fizyolojisini hızla uygun hale getiriler. Örneğin, toprakta kullanılabilir nitrat miktarı düşük olduğunda, kökler dallanmaz ve doğrudan az miktardaki kullanılabilir nitrat kovuğuna uzanırlar. Bunun aksine, toprakta zengin bir nitrat kovuğuna rastladıklarında, kök o bölgede genellikle yoğun olarak dallanır. Ayrıca, kök hücreleri nitrat taşınımı ve özümlenmesinde yer alan proteinleri daha fazla sentezleyerek yüksek nitrat düzeylerine yanıt verirler. Böylece, bitki sadece kütlesinin daha fazla bir kısmını nitratça zengin öbekleri tüketmeye ayırmakla kalmayıp, ayrıca nitratı daha etkili bir biçimde absorblar.

Araştırıcılar, bir bitkinin kök sisteminde rekabeti azaltan, heyecan verici bir mekanizma bulmuşlardır. Buffalo çiminin (*Buchloe dactyloides*) stolonlarından alınan çelikler, başka bir buffalo çim bitkisine ait çeliklerlerle yetiştirildiklerinde, aynı bitkinin çelikleri ile birlikte yetiştirildiklerindekinden daha az sayıda ve daha kısa kökler geliştirmişlerdir. Her ne kadar, bitkinin kendini kendinden olmayandan (diğer bireyden alınan stolonlardan), ayırabilmesinin altında yatan mekanizma bilinmese de, kaynak sınırlı olduğundan aynı bitkinin kökleri arasındaki rekabetin ortadan kalkmasının kesinlikle yararlı olduğu görülmektedir.

Mikoriza (Şekil 36.5) olarak isimlendirilen, kökler ve funguslar arasındaki mutualistik ilişkinin evrimi, o dönemlerde, kullanılabilen toprağın zayıf olduğu göz önüne alındığında, iletim demetli bitkilerin karalara başarıyla yerleşmesinde kritik bir basamak oluşturmuştur. Günümüzde yaşayan bitki türlerinin yaklaşık %80'i mikorizal birlikler oluşturmuşlardır. Mikorizanın hifi, fungus ve bitki köklerine su ve özellikle de fosfat olmak üzere, minerallerin absorblanması için çok büyük bir yüzey alanı sağlar. Bitki beslenmesinde mikorizanın rolü 37. Bölümde daha ayrıntılı incelenecektir.



▲ **Şekil 36.5 Funguslar ve kökler arasındaki mutualistik bir birlik, mikoriza.** Fungusun ince olan hifi, su ve minerallerin absorbsiyonu için yüzey alanını genişletir.

Bir bitki tarafından kaynaklar alındıktan sonra, bu kaynaklara gereksinim duyulan kısımlara taşınması gerekir. Bundan sonraki bölümde, su, mineraller ve şekerler gibi kaynakların bitkinin her yerine taşınmasını sağlayan süreçler ve yolları inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 36.1

1. İletim demetli bitkilerde uzun mesafeli taşınım neden önemlidir?
2. Bitkinin kendini gölgelemesini hangi yapısal özellikler etkiler?
3. Bazı bitkiler onlara sokulan komşularının yapraklarından yansıyan ışık artışının düzeylerini saptayabilmektedirler. Bu saptama, gövdenin uzamasının, yaprakların dik büyümesinin ve yanal dallanmanın azalmasını uyarır. Bu yanıtlar bitki rekabet ederken nasıl yardım ederler?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir bitkinin sürgününü budarsanız, bitkinin dallanması ve yaprak alanı indeksi üzerinde kısa sürede ne tür bir etki yapar?
5. **BAĞLANTI KUR** Besin maddelerinin absorpsiyonu için, fungusun yüzey alanını nasıl arttırdığını anlatınız. Bakınız Kavram 31.1'de ss. 637-638..

İlgili yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 36.2

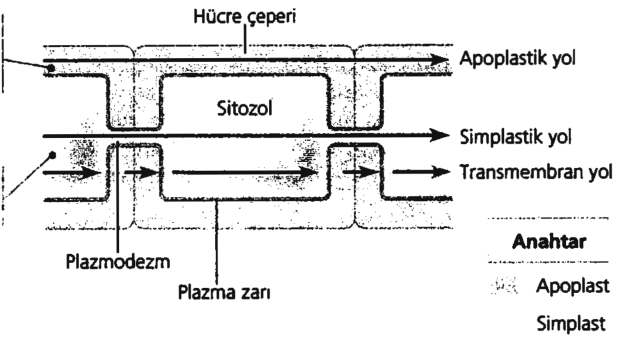
Maddeler, kısa ve uzun mesafelere farklı mekanizmalarla taşınırlar

Bitkilerde taşınan maddelerin çeşitliliği ve bu maddelerin taşınması gereken mesafelerin uzunluğu ve engeller göz önüne alındığında, bitkilerin bu iş için bir dizi taşınım sürecini kullanması şaşırtıcı olmaz. Bununla birlikte, bu süreçleri incelemeden önce, apoplast ve simplast olmak üzere, iki büyük taşınım yolunu inceleyeceğiz.

Apoplast ve Simplast: Sürekli taşınım ortamları

Bitki dokuları, apoplast ve simplast olmak üzere, iki ana bölme olarak görülebilir. Canlı hücrelerin plazma zarları dışındaki her şeyden oluşan **apoplast,** hücre çeperleri, hücreler arası alanlar, trake ve tarkeidler gibi ölü hücrelerin içi kısımlarını içerir (bakınız Şekil 35.10). **Simplast** ise, hücreleri birbirine bağlayan sitoplazma kanalları, yani plazmodezmlerin yanında, bir bitkideki canlı hücrelerin bütün sitozol kütlesinden oluşur.

▶ **Şekil 36.6 Hücrenin bölmeleri ve kısa mesafeli taşınım yolları.** Bazı maddeler birden fazla yolu kullanabilirler.



Bitkilerin bölmeli yapıda olması, bir bitki dokusu ya da organının içinde taşınıma üç yol sağlar: apoplastik, simplastik ve transmembran yol (**Şekil 36.6**). *Apoplastik* yolda, su ve suda çözünmüş maddeler (çözünmüş kimyasallar) hücre çeperleri ve hücreler arası boşluklarda taşınır. *Simplastik* yolda ise su ve suda çözünmüş maddeler sitozol ortamında taşınırlar. Bu yol, bitkiye ilk girdiklerinde, maddelerin bir plazma zarından geçmelerini gerektirir. *Transmembran* yolda, su ve suda çözünmüş maddeler hücrenin dışına çıkarlar, hücre çeperini geçerek komşu hücreye girerler. Bu komşu hücre de, su ve suda çözünmüş maddeleri aynı şekilde bir sonraki hücreye geçirebilir. Transmembran yolda, maddeler bir hücreden çıkıp diğerine girdikçe, tekrar tekrar plazma zarlarından geçmeleri gerekir. Bu üç yol herhangi bir çelişki yaratmaz. Bazı maddeler değişen ölçülerde birden fazla yolu kullanabilirler.

Çözünmüş Maddelerin Plazma Zarlarından Kısa Mesafeli Taşınımı

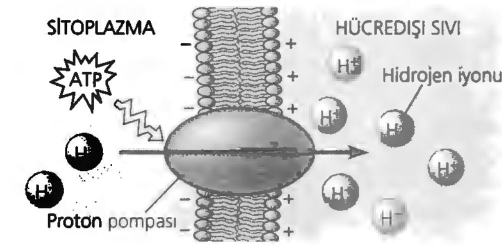
Herhangi bir organizmadaki gibi, bitkilerde de çözünmüş maddelerin hücrelerin içine ve dışına kısa mesafeli taşınımını plazma zarının seçici geçirgenliği kontrol eder (bakınız 7. Bölüm). Bitkilerde hem aktif ve hem de pasif taşınım mekanizmaları bulunur. Bitki hücrelerinin zarları, diğer hücrelerde iş gören pompalar ve taşıyıcı proteinler (kanal proteinleri, taşıyıcı proteinler ve birlikte taşıyıcılar (kotransportörler) ile donanmışlardır. Bu kısımda, hayvanlardan farklı olarak plazma zarlarından çözünmüş madde taşınımında bitkilerde görülen bazı yollar üzerinde odaklanacağız.

Bitki hücrelerinde, sodyum iyonları yerine hidrojen iyonları (H^+) temel taşınım süreçlerinde birincil rol oynar. Örneğin, bitki hücrelerinde zar potansiyeli (zarın iki tarafındaki voltaj), sodyum-potasyum pompalarıyla Na^+'un pompalanmasından çok, proton pompaları tarafından H^+'nin pompalanmasıyla sağlanır (**Şekil 36.7a**). Aynı zamanda, H^+ genel olarak bitkilerde buna karşın Na^+ ise tipik olarak hayvanlarda başka bir madde ile birlikte taşınır. Birlikte taşınım sırasında, bitki hücreleri çok çeşitli çözünmüş maddenin aktif taşınımını gerçekleştirmek için, H^+ gradiyentindeki enerjiyi ve zar potansiyelini kullanır. Örneğin, flöem hücreleri ve diğer hücreler tarafından sakkaroz şekeri gibi nötr bir çözünmüş maddenin absorbsiyonu H^+ ile birlikte taşınarak gerçekleşir. Bir H^+/sakkaroz birlikte taşıyıcısı (kotransporter), H^+'yi kendi gradiyenti yönünde, sakkarozu ise derişiminin aksi yönünde taşır (**Şekil 36.7b**). Ayrıca, kök hücrelerince nitrat (NO_3^-) alınımında olduğu gibi iyonlar da H^+ ile birlikte taşınırlar.

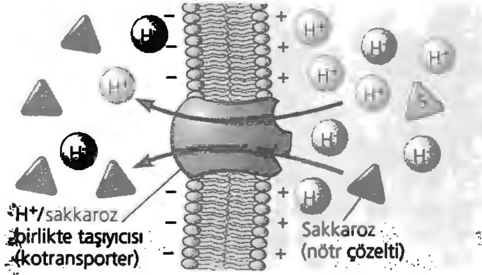
Ayrıca, bitki hücrelerinin zarlarında yalnızca belli iyonların geçişine izin veren iyon kanalları bulunur (**Şekil 36.7d**). Hayvan hücrelerinde olduğu gibi, kanalların çoğu kapılıdır. Kanallar, kimyasallar, basınç ya da voltaj gibi uyartılara yanıt olarak açılır ya da kapanırlar. Bu bölümde, daha sonra, bekçi hücrelerindeki K^+ iyon kanallarının stoma açılması ve kapanmasındaki işlevlerini tartışacağız. Hayvanlardaki aksiyon potansiyellerinki gibi, iyon kanalları da, elektriksel sinyallerin üretilmesinde yer alır (bakınız 48. bölüm). Ancak, bu sinyaller 100 kat daha düşüktür ve hayvan hücrelerinin kullandığı Na^+ iyonu kanallarından çok, Ca^{2+}'un aktifleştirdiği anyon kanallarını kullanırlar.

Plazma Zarlarında Suyun Kısa Mesafeli Taşınımı

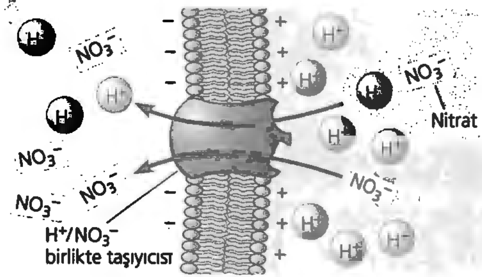
Bir bitki hücresi tarafından suyun absorbsiyonu ve kaybı **osmoz** ile olur. Osmoz, serbest suyun- çözünmüş maddelere ya da yüzeylere bağlı olmayan su- bir zarın içinden difüzyonudur (bakınız Şekil 7.14). Suyun akacağı yönü belirleyen fiziksel özellik **su potansiyelidir**. Su potansiyeli, çözünmüş madde derişimi ve fiziksel basıncın etkilerini içeren bir niceliktir. Serbest su, herhangi bir engel olmaması halinde su potansiyelinin yüksek olduğu bölgelerden düşük olduğu bölgelere taşınır. Örneğin, eğer bir bitki hücresi, su potansiyeli suyunkinden daha yüksek olan bir çözeltiye daldırılırsa, su hücreye girer. Su girdikçe, hücre genişler yani iş yapabilir. *Su potansiyeli* terimindeki *potansiyel* terimi suyun potansiyel enerjisini- suyun, yüksek su potansiyelli bir bölgeden düşük su potansiyelli bir bölgeye taşındıkça iş yapma kapasitesi- ifade eder.



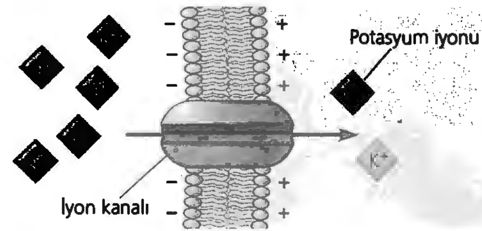
(a) H^+ ve zar potansiyeli. Bitki hücrelerinin plazma zarları hücre dışına H^+ pompalamak için ATP-bağımlı proton pompalarını kullanır. Bu pompalar zar potansiyeli ve zarın iki yanında bir pH gradiyenti oluşmasına katkı yapar. Potansiyel enerjinin bu iki formu çözünmüş maddelerin taşınımını yürütür.



(b) H^+ ve nötr çözeltilerin birlikte taşınması. Şekerler gibi nötr çözeltiler H^+ iyonlan ile birlikte taşınarak bitki hücrelerine yüklenebilir. Örneğin, plazma zarlarındaki H^+/ sakkaroz birlikte, bitkinin her yanına taşınmadan önce, şekerlerin flöeme yüklenmesinde anahtar bir rol oynarlar.



(c) H^+ ve iyonların birlikte taşınması. H^+'nin yer aldığı birlikte taşıma mekanizmaları hücrelerin içine ve dışına iyon akışlarının düzenlenmesinde de yer alır. Örneğin, H^+/NO^{3-} birlikte taşıyıcıları bitki kökleri tarafından NO^{3-}'ın alınmasında önemlidir.



(d) İyon kanalları. Bitki iyon kanalları voltaj, zarın esnemesi ve kimyasal faktörlere tepki vererek açılır ve kapanır. İyon kanalları açıkken özel iyonların zarlardan difüzyon yapmasına izin verir. Örneğin, bir K^+ iyonu kanalı, stomalar kapanınca, bekçi hücrelerinden K^+'ın çıkışını sağlar.

▲ **Şekil 36.7 Bitki hücresi zarlarından çözünmüş madde taşınımı.**

? Bir bitki hücresinin, yukarıda gösterilen dört adet plazma zarı taşıyıcısı proteininin hepsine sahip olduğunu varsayın. Bu dört proteinin, her birinin, özel engelleyicisine de sahip olduğunuzu varsayın. Her bir inhibitör uygulanmasının hücre zarının zar potansiyeli üzerindeki etkisi nasıl olacaktır.

Su potansiyelinin kısaltılmışı Yunanca bir harf olan Ψ'dir (psi, sigh" olarak isimlendirilir). Bitki biyologları Ψ'yi **megapaskal** olarak isimlendirilen bir basınç birimi ile ölçerler. Standart koşullarda atmosferle temas halindeki üstü açık bir tanktaki saf suyun Ψ 'si 0 MPa'dır. Bir MPa deniz seviyesinde yaklaşık 10 katlık bir atmosfer basıncına eşittir. Suyun ozmotik olarak, alınmasına bağlı olarak canlı bir bitki hücresinin içsel basıncı yaklaşık 0.5 Mpa'dır. Bu değer, şişkin bir araç lastiğinin içindeki hava basıncının yaklaşık iki katıdır.

Çözünmüş Maddeler ve Basınç, Su Potansiyelini Nasıl Etkiler

Aşağıdaki su potansiyeli denkleminde verildiği gibi, hem çözünmüş madde derişimi ve hem de basınç, su potansiyelini etkileyebilir.

$$\Psi = \Psi s + \Psi p$$

Yukarıdaki denklemde, Ψ su potansiyeli, Ψs çözünmüş madde potansiyeli (ozmotik potansiyel) ve Ψp basınç potansiyelidir. Bir çözeltinin **çözünmüş madde potansiyeli** (Ψs) onun molaritesi ile doğrudan uygunluk gösterir. Çözünmüş madde potansiyeli, çözünmüş maddeler osmozun yönünü etkilediğinden, ozmotik potansiyel olarak ta isimlendirilir. Mineral iyonlar ve şekerler tipik çözünmüş maddelerdir. Tanım gereği, saf suyun Ψs' sı 0'dır. Çözünmüş maddeler katılınca, bu maddeler su moleküllerine bağlanırlar. Bunun sonucunda, serbest su molekülü miktarı ve böylece, suyun hareket etme ve iş yapma kapasitesi azalır. Dolayısıyla, çözünmüş madde miktarında bir artış su potansiyeli üzerinde negatif bir etki yaratır. Bu, bir çözeltinin Ψs'nin her zaman neden negatif bir nicelik olarak ifade edilmesinin de nedenidir. Örneğin, 0.1 MPa'lık bir şeker çözeltisi -0.23MPa'lık bir Ψs'ye sahiptir. Çözünmüş madde konsantrasyonu arttıkça, Ψs giderek negatifleşir.

Basınç potansiyeli (Ψ) bir çözelti üzerindeki fiziksel basınçtır. Ψs 'nın aksine, Ψp, atmosfer basıncına göre, pozitif ya da negatif olabilir. Örneğin, bir bitki içleri boş ve cansız ksilem hücrelerindeki (trakeidler ve trakeler) suyun basınç potansiyeli çoğunlukla -2MPa'dan daha düşüktür. Bunun aksine, bir araç lastiğinin içindeki hava gibi, canlı hücrelerdeki su, genellikle pozitif bir basınç altındadır. Bu pozitif basınç, suyun ozmotik olarak alınması nedeniyle oluşur. Özel olarak, hücrenin içerdiği maddeler plazma zarını hücre çeperine karşı sıkıştırır ve daha sonra hücre çeperi protoplastı (hücre zarını da içine alan, hücrenin canlı kısmı) sıkıştırır. Bunun sonucunda **turgor basıncı** olarak isimlendirilen bir basınç oluşur. Bu içsel basınç bitkinin işlevi için önemlidir. Çünkü bir yandan bitki dokularının dikliğinin korunmasına yardım eder, diğer yandan hücrenin uzaması için yürütücü bir güç sağlar.

Seçici bir zardan su taşınımı üzerinde çözünmüş madde ve basıncın etkilerini göstermek için U-biçimindeki bir tüp kulla-

nılabilir (**Şekil 36.8**). Bu modeli düşünürken, şu anahtar noktayı aklınızda tutmanız gerekir: *Su, su potansiyeli yüksek olan bölgelerden potansiyeli düşük olan bölgelere taşınır.*

Bitki Hücresi Zarlarından Suyun Taşınımı

Şimdi, su potansiyelinin, canlı bir hücre tarafından suyun absorbsiyonu ve hücreden suyun kaybını nasıl etkilediğini görelim. İlk olarak, içerdiği suyu kaybettiği için **pörsümüş** (sertliğini yitirmiş) olan bir hücreyi düşünelim. Hücrenin Ψp'si 0 Mpa'dır. Bu hücrenin, çözünmüş madde potansiyeli kendisininkinden daha yüksek (çözünmüş madde potansiyeli daha negatif olan) olan bir çözeltide (**Şekil 36.9a**), yüzdürüldüğünü varsayalım. Hücrenin protoplastı plazmolize uğrar- yani, büzülür ve hücre çeperinden uzaklaşır. Eğer pörsümüş olan bu hücre saf suyun (Ψ =0 MPa) içine konursa (**Şekil 36.9b**), su osmoz ile hücreye girer. Bunun nedeni, hücrenin içerdiği çözünmüş maddeler nedeniyle, su potansiyelinin suyunkinden daha düşük olmasıdır. Hücrenin içeriği şişmeye başlar ve plazma zarını hücre çeperine sıkıştırır. Kısmen elastik olan hücre çeperi turgor basıncı yaratarak basıncı artmış protoplastı sınırlandırır. Oluşan bu basınç, hücrenin içerdiği çözünmüş maddeler nedeniyle, suyun girme eğilimini dengelemeye yetince, Ψp ve Ψs eşitlenir ve Ψ =0 olur. Bu, hücre dışındaki ortamın su potansiyelini (bu örnekte 0 Mpa'dır) dengeler. Artık bu noktada dinamik bir dengeye ulaşılmış ve net su akışı durmuştur.

Pörsümüş bir hücrenin aksine, çözünmüş madde içeriği, içinde bulunduğu ortama göre, daha fazla olan çeperli bir hücre şişkin ya da çok serttir. Odunsu olmayan bir dokudaki **turgorlu** hücreler birbirlerini itince doku sertleşir. Turgor kaybının etkileri hücrelerin su kaybetmesi sonucu yapraklar ve gövdeler dökülünce, **solma** sırasında ortaya çıkar.





▼ **Şekil 36.8 Çözünmüş maddeler ve basıncın su potansiyeli (Ψ) ve suyun hareketi üzerindeki etkileri.**

Çözünmüş maddeler su moleküllerine bağlanarak ψ üzerinde negatif bir etki yaratır.

Saf su eşitlik halinde

$\rightleftharpoons$ H_2O

Sağ kola çözünmüş madde katılması, orada ψ'yi düşürür. Bunun sonucunda saf su sağ kola hareket eder:

Saf su

Zar

H_2O ⟶

Çözünmüş madde

Pozitif basınç suyu ittiği için ψ üzerinde pozitif bir etkiye sahiptir.

Saf su eşitlik halinde

$\rightleftharpoons$ H_2O

Sağ kola pozitif basınç uygulanması orada ψ'yi arttırır. Bunun sonucunda su sol kola hareket eder:

Pozitif basınç

⟵ H_2O

Çözünmüş maddeler ve pozitif basınç suyun hareketi üzerinde birbirinin zıttı etkiye sahiptir.

Saf su eşitlik halinde

$\rightleftharpoons$ H_2O

Bu örnekte, çözünmüş maddenin katılması, pozitif basınç tarafından dengelenir. Bunun sonucunda net su hareketi oluşmaz:

Pozitif basınç

Çözünmüş maddeler

$\rightleftharpoons$ H_2O

Negatif basınç (gerilim) suyu çekerek bir negatif etki yaratır.

Saf su eşitlik halinde

$\rightleftharpoons$ H_2O

Sağ kola negatif basınç uygulanması orada ψ'yi düşürür. Bu, suyun sağ kola net hareketini sonuçlandırır.

Negatif basınç

H_2O ⟶

Başlangıçta pörsümüş hücre:
$\psi_P = 0$
$\psi_S = -0.7$
$\psi = -0.7$ **MPa**

Plazmolize uğramış hücre
Ortam ile ozmotik dengede
$\psi_P = 0$
$\psi_S = -0.9$
$\psi = -0.9$ **MPa**





Turgorlu hücre:
Ortam ile ozmotik dengede
$\psi_P = 0.7$
$\psi_S = -0.7$
$\psi = 0$ **MPa**

(a) (a) Başlangıçtaki koşulları: hücrenin ψ'si > ortamın ψ'si. Hücre su kaybederek plazmolize uğrar. Plazmoliz tamamlandıktan sonra, hücrenin ve ortamın su potansiyelleri eşitlenir.

(b) Başlangıç koşulları: hücrenin ψ'si < ortamın ψ. Osmoz ile suyu net olarak alınır. Bunun sonucu hücre turgorlu hale gelir. Suyun bu girme eğilimi esnek hücre çeperinin geri basıncı ile dengelenince, hücrenin ve ortamın su potansiyelleri eşitlenir. (Hücredeki hacim değişikliği bu şekilde abartılmıştır.)

▲ **Şekil 36.9 Bitki hücrelerinde su ilişkileri.** Bu denemelerde, gevşemiş hücreler (protoplastı hücre çeperi ile bağlantılı olan, fakat turgor basıncı olmayan) iki ortama konulmuştur. Mavi oklar suyun net hareketinin başlangıcını göstermektedir.

Aquaporinler: Suyun Difüzyonunun Kolaylaştırılması

Zarlardan suyun taşınımının *yönünü* su potansiyelindeki farklılık belirler, fakat aslında su molekülleri zarlardan nasıl geçerler? Çift lipid tabakanın iç kısmı hidrofobik olsa bile, su molekülleri fosofolipit çift tabakadan difüzyonla geçecek kadar küçüktürler. Bununla birlikte, su molekülleri zarlardan çok hızlı geçer. Bu geçiş hızı, tek başına difüzyon ile açıklanamaz. Zarlardan su moleküllerinin taşınımını taşıyıcı proteinler kolaylaştırır. Bu taşıyıcı proteinlere **aquaporinler** denir (bakınız 7. Bölüm). Bu seçici kanallar su moleküllerinin zardan ozmotik olarak geçme *hızını* etkiler. Aquaporin kanal proteinleri çok dinamiktir: geçirgenlikleri sitoplazmanın kalsiyum konsantrasyonundaki artış ya da sitoplazmanın pH'sının düşmesi ile azalır.

Uzun Mesafeli Taşınım: Kitlesel Akışın Rolü

Difüzyon, hücre düzeyinde, kısa mesafelerde etkili bir taşınım mekanizmasıdır. Ancak, difüzyon bir bitkide uzun mesafeli taşınımda iş görmek için çok yavaştır. Her ne kadar, hücrenin bir ucundan diğer ucuna difüzyon saniyeler içinde gerçekleşirse de, dev bir sekoyanın köklerinden tepesine kadar difüzyon birkaç yüzyıl alır. Bu nedenle, uzun mesafeli taşınım **kitlesel akışla** gerçekleşir. Kitlesel akış, sıvıların bir basınç gradiyentine göre taşınmasıdır. Maddelerde kitlesel akış, her zaman yüksek basınçtan düşük basınç yönünde gerçekleşir. Osmozun aksine, kitle akışı çözünmüş madde derişiminden bağımsızdır.

Uzun mesafeli taşınım ksilemin trake ve trakeleri ve de flöemin kalburlu borularında gerçekleşir. Bu iletim hücrelerinin yapıları kitle akışını uygun hale getirir. Şekil 35.10'da gördüğünüz gibi, trakeidler ve trakeler ölü hücreler olduklarından sitoplazmaları bulunmaz. Kalburlu elemanların sitoplazmalarında neredeyse hiç içsel organel yoktur. Daha önce kısmen tıkanmış bir kanalizasyon ile uğraştıysanız, akışın hacminin borunun çapına bağlı olduğunu bilirsiniz. Tıkanıklıklar borunun etkili çapını azaltırlar. Bu tür deneyimler, bitki hücrelerinin yapılarının kitlesel akış için nasıl özelleştiklerini anlamamızı sağlar. Tıkanmamış bir mutfak gideri gibi, bir bitkinin sıhhi tesisatında sitoplazmanın bulunmayışı ya da indirgenmiş olması, ksilem ve flöemden kitle akışının etkili bir şekilde gerçekleşmesini sağlar. Ayrıca, kalburlu elemanların uç kısımlarındaki perforasyon plakları ve kalburlu elemanları birbirine bağlayan delikli kalburlu plaklar kitlesel akışı artırırlar.

Difüzyon, aktif taşınım ve kütle akışı bitkinin her yanına kaynakların taşınmasında uyum halinde işler. Örneğin, bir basınç farkına bağlı olarak oluşan kitlesel akış, flöemde şekerlerin uzun mesafeli taşınım mekanizmasıdır, fakat bu basınç farkını hücre düzeyinde aktif şeker taşınımı sağlar. Bundan sonraki üç kısımda, su ve minerallerin köklerden sürgünlere taşınımını, evaporasyonun kontrolünü ve şekerlerin taşınımını daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 36.2

1. Eğer saf suya daldırılmış bir bitki hücresinin Ψ_s'si -0.7 Mpa ve Ψ 'si 0 Mpa ise, hücrenin Ψ_p'si kaçtır? Eğer o hücreyi Ψ'si -0.4 Mpa olan üstü açık bir beherdeki bir çözeltinin içine alırsanız, denge halinde o hücreninΨ_p'si kaç olur?
2. Aquaporin kanallarının sayısındaki bir azalma bir bitki hücresinin yeni ozmotik koşullara kendini ayarlamasını nasıl etkiler?
3. Olgunluk süresinde canlı olmaları halinde, trake ve trakelerden suyun uzun mesafeli taşınımı nasıl etkilenir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir bitki protoplazmasını saf suyun içen koyarsanız ne olur? Açıklayınız.

İlgili yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **36.3**

Transpirasyon, ksilem aracılığıyla köklerden sürgünlere su ve minerallerin taşınımını sağlar

Kendinizi 19 kg (42 pound) gelen, 19-L (5 galon)'lik bir su bidonunu birkaç basamak yukarı taşımak için çabalarken hayal edin. Bunu günde 40 kez yaptığınızı düşünün. Daha sonra kalbi ya da kasları olmayan orta büyüklükte bir ağacın her gün aynı hacimdeki suyu herhangi bir çaba harcamaksızın taşıdığını gözünüzün önüne getirin. Ağaçlar bunu nasıl başarmaktadırlar? Bu soruyu yanıtlamak için, suyun ve minerallerin köklerden yapraklara yolculuğundaki her bir basamağı izleyeceğiz.

Su ve Minerallerin Kök Hücreleri Tarafından Absorpsiyonu

Her ne kadar, bütün bitki hücreleri besin maddelerini plazma zarlarından absorblarlarsa da, kök ucunun yakınındaki hücreler özellikle önemlidir. Çünkü su ve mineraller genellikle burada absorblanır. Bu bölgede, epidermis hücreleri suya geçirgen olup, çoğu, değişime uğrayarak kök tüyleri şeklinde farklılaşmışlardır. Kök tüyleri suyun köklerden absorpsiyonunun büyük bir kısmından sorumludurlar (bakınız Şekil 35.3). Kök tüyleri toprak çözeltisini absorblar. Toprak çözeltisi, su molekülleri ve toprak partiküllerine sıkıca bağlanmış çözünmüş mineral iyonlardan oluşur. Toprak çözeltisi epidermis hücrelerinin hidrofilik çeperlerine çekilir ve hücre çeperleri ve hücre dışı alanlardan kök korteksine serbestçe geçer. Bu akış, korteks hücrelerinin toprak çözeltisiyle temasını arttırır. Böylece, tek başına epidermisin yüzey alanına göre, absorbsiyon için çok daha büyük bir yüzey alanı sağlanmış olur. Her ne kadar, toprak çözeltisinin mineral konsantrasyonu düşük ise de, aktif taşınım, köklerin, K^+ gibi önemli mineralleri, topraktakinin yüzlerce katı daha yüksek derişimlerde biriktirmelerini sağlar.

Su ve Minerallerin Ksileme Taşınımı

Topraktan kök korteksine geçen su ve mineraller demet silindiri (merkezi silindir) ya da steleye girinceye kadar bitkinin diğer kısımlarına taşınamaz. Kök korteksinin en içteki hücre tabakası, yani **endodermis**, minerallerin korteksten demet silindirine seçilerek geçişleri için son kontrol noktasıdır (**Şekil 36.10**). Simplastta giren mineraller endodermise ulaşmadan önce endodermis hücrelerinin plazmodezmlerinden yollarına devam ederek demet silindirine geçer. Bu mineraller, epidermis ya da korteksteki simplastta geçmeden önce plazma zarı tarafından bir taramadan geçirilmişlerdir. Endodermise apoplasttan ulaşmış olan mineraller ise, bu minerallerin demet silindirine geçişini durduran, ölü bir çıkmaz ile karşılaşırlar. Her bir endodermis hücresinin enine ve ışınsal çeperlerinde yerleşmiş olan bu engel **Kaspari şeridi** olarak isimlendirilir. Kaspari şeridi su ve suda çözünmüş minerallere geçirimsiz, mumsu bir madde olan süberinden yapılmış bir şerittir (bakınız Şekil 36.10). Böylece, su ve mineraller endodermisi geçemez ve apoplasttan demet silindirine girerler. Kaspari şeridi, apoplasttan pasif olarak taşınan su ve mineralleri demet silindirine girmeden önce, bir endodermis hücresinin plazma zarından geçmeye zorlar.

Kaspari şeridine sahip endodermis, seçici geçirgen plazma zarından geçmeksizin, hiçbir mineralin kökün iletim dokusuna ulaşmasına izin vermez. Ayrıca, endodermis, ksilemde birikmiş olan çözünmüş maddelerin toprak çözeltisine, geri sızmasını engeller. Endodermisin yapısı ve stratejik konumu, apoplastik bir engel olarak, korteks ve demet silindiri arasındaki işlevi ile uygunluk gösterir. Endodermis zorunlu minerallerin topraktan ksileme taşır ve istenmeyen pek çok gereksiz ya da zehirli maddenin dışta tutulmasını sağlar.

Toprak-ksilem-toprak yolağındaki son bölüm, su ve minerallerin ksilemin trakeidlerine ve trakelerine geçişidir. Su ileten bu hücreler olgunken protoplazma içermediklerinden, bulunmadığından, apoplastın bir bölümünü oluştururlar. Demet silindirinin içindeki canlı hücrelerin yanı sıra, endodermis hücreleri de kendi protoplazmalarındaki mineralleri kendi çeperlerine çıkarırlar. Çözünmüş maddelerin simplasttan apoplasta bu taşınımında, hem difüzyon ve hem de aktif taşınım iş görür. Artık, trakeid ve trakelere girmek üzere serbest kalan su ve mineraller trake ve trakeidlerden kitle akışıyla sürgün sistemine taşınırlar.

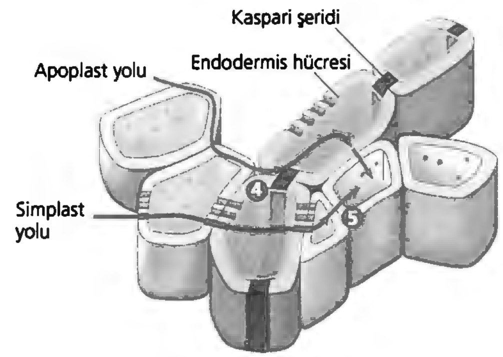
Ksilemden Kütle Akışı Taşınımı

Topraktan bitkiye köklerin epidermisinden giren su ve mineraller kök korteksini geçerek demet silindirine girerler. Ksilem özsuyu, yani su ve çözünmüş mineraller, kitle akışıyla her bir yaprağın her yanına dağılmış damarlara uzun mesafeli olarak taşınırlar. Daha önce belirtildiği gibi, kitle akışı, difüzyon ya da aktif taşınımdan çok daha hızlıdır. Ksilem özsuyunda taşınım hızları, geniş trakeli ağaçlarda 15 ila 45 m/saat arasındadır. Gövdeler ve yapraklar gereksinim duydukları su ve mineraller için bu etkili iletim sistemine bağlıdırlar.

Ksilem özsuyunun taşınım süreci şaşırtıcı miktarda suyun **transpirasyonla** kaybını içerir. Transpirasyon, suyun bitkinin yaprakları ve hava ile temas eden diğer kısımlarından buhar halinde kaybıdır. Örneğin, tek bir mısır bitkisi bir büyüme mevsiminde transpirasyonla 60 L su (12-onsluk 170 şişeye eşittir) kaybeder. Bir hektarlık bir alanda 60,000 bireyin yetiştiği mısır bitkileri, her bir büyüme mevsiminde, transpirasyonla yaklaşık 4 milyon L (her büyüme mevsiminde dönüm başına yaklaşık 400,000 galon su) su kaybederler. Transpirasyonla yitirilen suyun yerini köklerden alınarak yukarı taşınan su almazsa, yapraklar solar ve sonuçta bitki ölür.

Ksilem özsuyu en uzun ağaçlarda 120 m'den daha yükseğe çıkabilir. Özsuyu esas *olarak* köklerden yukarımı *itilmektedir* ya da yukardan mı *çekilmektedir*? Şimdi bu iki mekanizmanın birbirine göre önem derecelerini karşılaştıralım.

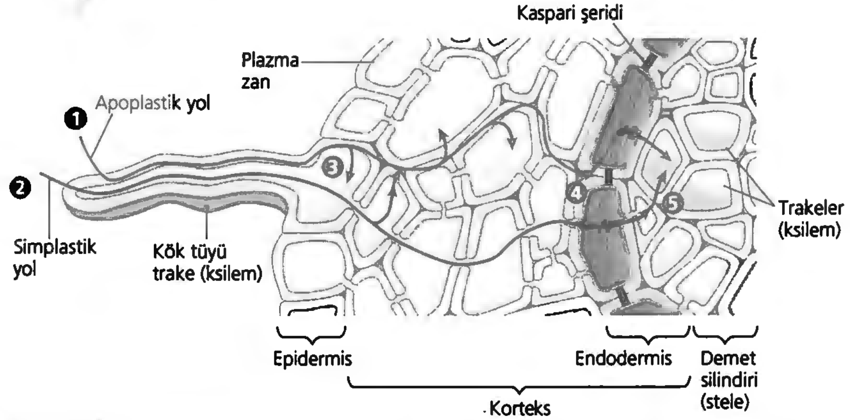




❶ **Apoplastik yol.** Kök tüylerinin hidrofilik çeperleri tarafından toprak çözeltisinin alınması apoplasta giriş sağlar. Daha sonra, su ve mineraller çeperler ve hücredışı alanların bu matrisi boyunca kortekse difüzyonla geçer.

❷ **Simplastik yol.** Kök tüylerinin plazma zarından geçen su ve mineraller simplasta girebilir.

❸ **Transmembran yolu.** Toprak çözeltisi apoplast boyunca harekete ederken, bir miktar su ve mineral epidermis ve korteks hücrelerinin protoplastlarına ve daha sonra simplast ile içe doğru taşınır.



❹ **Endodermis: demet silindirine (stele) kontrollü giriş.** Her bir endodermis hücresinin enine ve ışınsal çeperlerinde Kaspari şeridi bulunur. Kaspari şeridi suyun ve çözünmüş minerallerin geçişini engelleyen mumsu bir kuşaktır (mor şerit), Sadece önceden simplasttaki ya da endodermis hücresinin plazma zarını geçerek o yola girmiş olan mineraller Kaspari şeridini dolanarak (içinden geçmeden) demet silindirine (steleye) girebilir.

❺ **Ksilemde taşıma.** Endodermis hücreleri ve demet silindirindeki canlı hücreler su ve mineralleri çeperlerine boşaltırlar. Daha sonra, ksilemdeki trakeler su ve mineralleri, kitle akışıyla yukarıya, sürgün sistemine gönderirler.

▲ **Şekil 36.10 Kök tüylerinden ksileme su ve minerallerin taşınımı.**

? *Kaspari şeritleri, su ve mineralleri endodermis hücrelerinin plazma zarından geçmeye nasıl zorlar?*

Ksilem özsuyunun İtilmesi: Kök Basıncı

Transpirasyonun neredeyse hiç gerçekleşmediği geceleri, kök hücreleri mineral iyonları demet silindirinin ksilemine aktif olarak pompalarlar. Bu sırada, endodermisteki kaspari şeridi iyonların kortekse ve toprağa geri dönmesini önler. Bunun sonucu minerallerin birikimi, demet silindirinde su potansiyelini düşürür. Su, kök korteksinden içeri akarak bir **kök basıncı** yaratır. Kök basıncı ksilem özsuyunu yukarı iter. Kök basıncı bazen yapraklardan transpirasyonla dışa atılan sudan daha fazla suyun yapraklara girmesini sağlar. Bunun sonucunda, gutasyon oluşur. **Gutasyon**, bazı bitki yapraklarının uçları ya da kenarlarında sabahları görülebilen su damlalarının dışa atılmasıdır (**Şekil 36.11**). Gutasyon sıvısı, yoğunlaşmış atmosferik nem, yani çiğ ile karıştırılmamalıdır.

Bitkilerin çoğunda, kök basıncı, ksilem özsuyunun yukarı yükselmesinde küçük (ikincil) bir mekanizma durumundadır. Kök basıncı suyun en fazla birkaç metre yükselmesi-



▲ **Şekil 36.11 Gutasyon.** Kök basıncı bu çilek yaprağından aşırı suyu dışarıya atmak için zorluyor.

ni sağlar. Üretilen pozitif basınç, özellikle uzun boylu bitkilerde, ksilemdeki su sütununa etki eden yerçekimi kuvvetinin üstesinden gelemez. Pek çok bitki bir kök basıncı oluşturamaz ya da büyüme mevsiminde kısmen oluşturur. Gutasyon yapan bitkilerde bile, kök basıncı güneş doğduktan sonra transpirasyonu dengeleyemez. Genellikle, kök basıncı ile ksilem özsuyu aşağıdan itilmeyip yukarıdan çekilir.

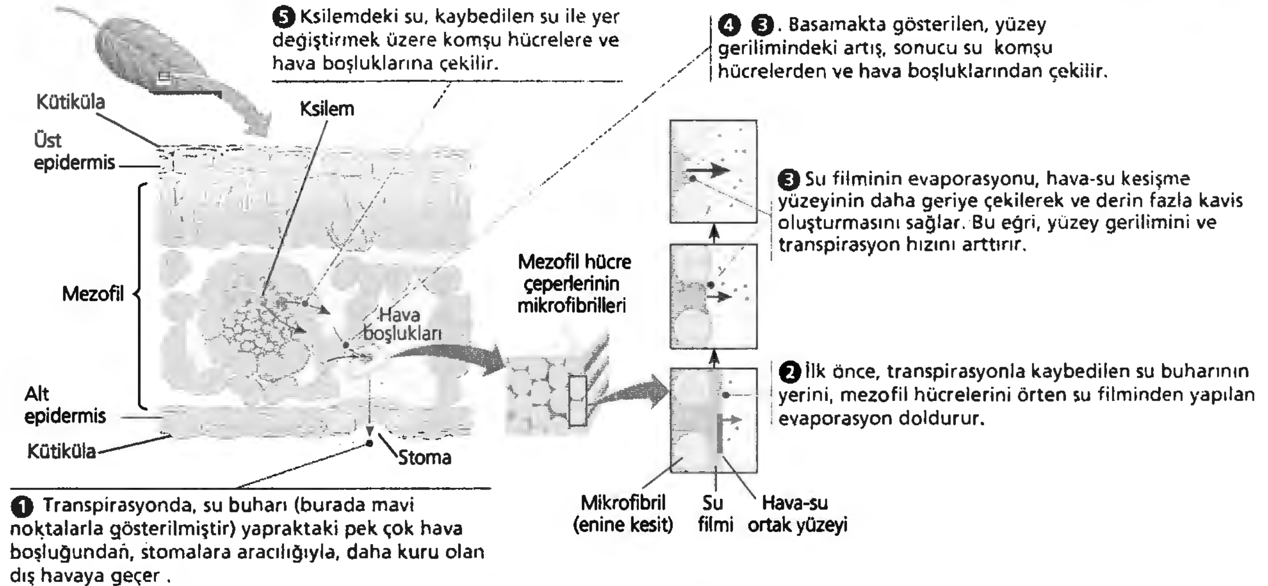
Ksilem Özsuyunun Çekilmesi: Kohezyon-Gerilim Hipotezi

Görmüş olduğumuz gibi, bitkiler tarafından çözünmüş maddelerin aktif taşınımına bağlı oluşan kök basıncı ksilem özsuyunun yükselmesinde küçük bir kuvvet oluşturur. Hücrelerin metabolik aktivitesinden bağımsız olarak, bir ağaçta yükselen ksilem özsuyunun büyük bir kısmı bunun için canlı hücrelere bile gereksinim duymaz. 1891'de Eduard Strasburger tarafından gösterildiği gibi, alt uçları zehirli bakır sülfat ya da asit çözeltilerine daldırılmış yapraksı gövdeler, gövdenin sıvının yüzeyinin altından kesilmesi halinde bu zehirleri kolayca yukarı çeker. Zehirli çözelti yükseldikçe, yolunun üzerindeki bütün canlı hücreleri ve sonuçta yapraklara ulaşınca yaprak hücrelerini de öldürür. Bununla birlikte, Strasburger'in de ifade ettiği gibi, zehirli çözeltilerin alınımı ve ölü yapraklardan su kaybı haftalarca sürer.

Strasburger'in bulgularından birkaç yıl sonra, 1894'te İrlandalı iki bilim insanı, John Joly ve Henry Dixon, bir hipotez ortaya atmıştır. Bu hipotez, ksilem özsuyunun yükselmesini açıklayan başlıca hipotezdir. Bu **kohezyon-gerilim** hipotezine göre, transpirasyon ksilem özsuyunun yükselmesi için bir çekim oluşturur ve su moleküllerinin kohezyonu, sürgünlerden köklere kadar, ksilem boyunca bu çekimi iletir. Dolayısıyla, ksilem özsuyu normalde negatif basınç ya da gerilim altındadır. Transpirasyon bir "çekme" işlemi olduğundan, kohezyon-gerilim mekanizmasına bağlı ksilem özsuyunun yükselmesi ile ilgili açıklamamıza, köklerle değil yapraklarla başlayacağız. Çünkü transpirasyona bağlı çekişin sürükleyici kuvveti yapraklarda başlar.

Transpirasyona Bağlı Çekiş Bir yaprağın yüzeyindeki stomalar içsel hava boşlukları için bir labirent oluşturur. Bu içsel hava boşlukları mezofil hücrelerinin, fotosentez için gereksinim duydukları CO_2 ile temas etmesini sağlarlar. Bu boşluklardaki hava, hücrelerin nemli çeperleri ile temas ettiğinden, su buhan ile doymuştur. Gündüzleri, genellikle yaprak dışındaki hava kurudur; yani, dış havanın su potansiyeli yaprağın içindeki havanınkinden daha düşüktür. Bu nedenle, bir yaprağın hava boşluklarındaki su buharı su potansiyeli gradiyenti yönünde difüzyon yaparak stomalardan dışarı çıkar. Difüzyon ve evaporasyon ile olan bu su kaybı transpirasyon olarak isimlendirilir.

Fakat yapraktan su buharı kaybı bir bitkide suyun yükselmesi için nasıl bir çekici kuvvet oluşturur? Suyun ksilemde yukarı yönde hareketine neden olan negatif basınç potansiyeli yaprağın içindeki mezofil hücre çeperlerinin yüzeylerinde oluşur (**Şekil 36.12**). Hücre çeperi çok ince kılcal bir ağ olarak iş görür. Su, hücre çeperinin selüloz mikrofibrillerine ve diğer hidrofilik bileşenlerine tutunur. Su, hücreyi kuşatan su filminden buharlaştıkça (evapore oldukça) , hava-su yüzeyi hücre çeperinin iç kısımlarına doğru daha fazla çekilir. Suyun yüzey gerilimi yüksek olduğundan, hava-su ortak yüzeyinin kavisi suda bir gerilim ya da negatif basınç potansiyeli yaratır. Hücre çeperinden su giderek daha fazla buharlaştıkça, hava-su yüzeyinin kavisi artar ve suyun basıncı giderek negatifleşir. Daha sonra, yaprağın daha fazla nem içeren kısımlarındaki su molekülleri bu bölgelere çekilir ve gerilim düşürülür. Bu çekici kuvvetler ksile-



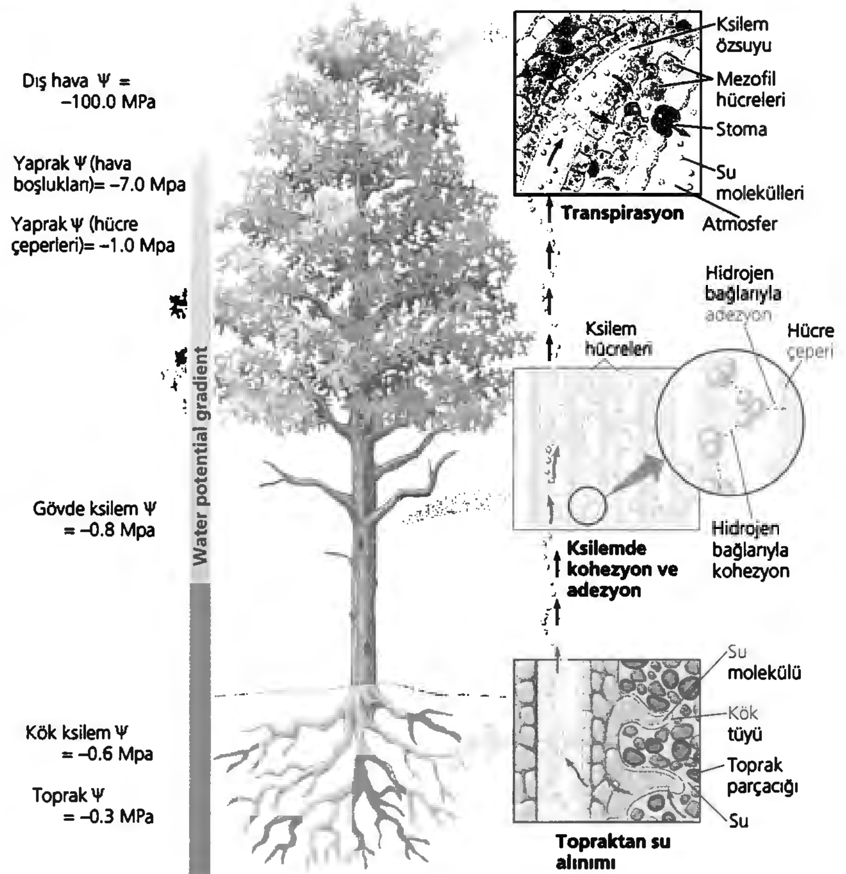
▲ **Şekil 36.12 Transpirasyona bağlı çekişin oluşması.** Yaprakta hava-su kesişme yüzeyinde negatif basınç (gerilim) transpirasyona bağlı çekişin temelini oluşturur. Bu çekiş suyu ksilemin dışına çeker.

me iletilir. Çünkü her bir su molekülü bir sonraki su molekülüne hidrojen bağlarıyla kohezyon yaparak bağlanır.Dolayısıyla, transpirasyona bağlı çekiş, suyun, 3. bölümde tartışılan bazı özelliklerine bağlıdır: adezyon, kohezyon ve yüzey gerilimi.

Transpirasyonda negatif basıncın rolü, su potansiyeli formülü ile uyumludur. Çünkü negatif basınç potansiyeli (gerilim) su potansiyelini *azaltır* (bakınız Şekil 36.8). Su, yüksek potansiyelli bölgelerden düşük bölgelere taşındığından, hava-su ortak yüzeyinde oluşan daha negatif bir basınç potansiyeli ksilemin içindeki suyun mezofil hücrelerine "çekilmesine" neden olur. Mezofil hücreleri suyu hava boşluklarına verir. Su oradan stomalar aracılığıyla havaya difüzyonla geçer. Bu yolla, yaprakların negatif su potansiyelleri transpirasyona bağlı oluşan çekimde, "çekimi" sağlar. Ksilem özsuyunun transpirasyonla kaybının oluşturduğu çekim, yapraklardan kök uçlarına ve hatta toprak çözeltisine, bütün yol boyunca iletilir (**Şekil 36.12**).

Ksilem Özsuyunun Yükselmesinde Adezyon ve Kohezyon Adezyon ve kohezyon suyun kitlesel akışla taşınımını kolaylaştırır. Adezyon, su molekülleri ve diğer polar maddeler arasındaki çekici kuvvettir. Hem su, hem de selüloz polar moleküller olduklarından, ksilem hücrelerinin çeperlerinde su ve selüloz molekülleri arasında kuvvetli bir çekim oluşur. Kohezyon aynı maddenin molekülleri arasındaki çekici kuvvettir. Su, alışılmışın dışında yüksek bir kohezyon kuvvetine sahiptir. Bunun nedeni, her bir su molekülünün diğer bir su molekülüyle potansiyel olarak hidrojen bağı oluşturabilmesidir. Ksilemin içindeki suyun kohezyon kuvvetinin, aynı çaptaki bir çelik telinkine eşit bir gerilme kuvveti oluşturduğu hesaplanmıştır. Suyun bu kohezyonu, ksilem özsuyu sütununun, su moleküllerinin birbirinden ayrılmaksızın, aşağıdan yukarıya çekilmesini sağlar. Yapraktaki ksilemden çıkan su molekülleri komşu su molekülerini çeker. Bu çekiş bir molekülden diğerine, ksilemin daha altındaki bütün su sütununa geçirilir. Bu arada, su moleküllerinin ksilem hücrelerinin hidrofilik çeperlerine kuvvetle tutunması, (gene hidrojen bağlarıyla) aşağı doğru bir çekim yaratan yerçekimi kuvvetinin üstesinden gelinmesini sağlar.

Özsuyunun yukarı doğru çekilmesi, esneyebilen borulara benzeyen trake ve trakeidlerin içinde gerilim yaratır. Pozitif basınç esnek bir borunun şişmesine neden olurken, gerilim borunun çeperlerini içe doğru çeker. Hatta, sıcak bir günde, bir ağacın gövdesinin çapındaki azalma ölçülebilir. Transpirasyona bağlı çekiş trake ve trakeidleri gerilim altına soktukça, bu hücrelerin kalın sekonder çeperleri trake ve trakeidlerin çökmesini önler. Bu, bir kablonun halkalarının, bir vakumlu temizleyicinin hortumunun şeklini korumasını sağlamasına benzer. Transpirasyon etkisiyle oluşan çekişin neden olduğu gerilim, kökün ksileminde su potansiyelini düşürür. Bu düşüş, suyun topraktan kök korteksine, oradan da demet silindirine pasif olarak akmasına yetecek büyüklüktedir.



▲ **Şekil 36.13 Ksilem özsuyun yükselmesi.** Hidrojen bağları, parçalanmamış bir su zinciri oluşturur. Bu zincir, yapraklardan toprağa kadar uzanır. Ksilem özsuyunda yükselmesini sağlayan kuvvet su potansiyelindeki bir gradiyenttir (Ψ). Uzun mesafelerde kitle akışının Ψ gradiyenti, esas olarak basınç potansiyelindeki gradiyente göre oluşur (Ψ). Transpirasyon, ksilemin sonlandığı yaprakta Ψ_p yi, kökün sonlandığı uçtaki Ψ_p'ye göre, düşürür. Solda gösterilen Ψ değerleri bir "enstantane"'dir. Bu değerler gündüzleri değişebilir, fakat Ψ gradiyentinin yönü aynı kalır.



BioFlix Bitkilere Su Taşınımı üzerine BioFlix 3-D animasyonu için **www. masteringbiology.com'da** Çalışma Alanını ziyaret ediniz.

Transpirasyona bağlı çekiş, aşağıya köklere kadar, yalnızca su moleküllerinin oluşturduğu, parçalanmayan bir zinciri aracılığıyla uzanabilir. Bir su buharı cebinin oluşumu, yani kavitasyon, bu zinciri koparır. Kavitasyon, trakeidlere göre, daha geniş olan trakelerde daha yaygın olup, kuraklık stresi altında ya da kışın ksilem özsuyu donduğunda oluşur. Kavitasyon sonucu oluşan hava kabarcıkları genişleyerek ksilemin su kanallarını kapatır. Hava boşluklarının hızla genişlemesi gövdede çatırdama sesleri çıkarır. Bu sesler gövdenin üstüne yerleştirilen duyarlı mikrofonlarla duyulabilir.

Kavitasyon, ksilem özsuyundaki taşınımı her zaman kalıcı olarak bozmaz. Su molekülerinin oluşturduğu zincir, komşu trake ve trakeidler arsındaki geçitler aracılığıyla hava kabarcıklarının çevresinden dolaşabilir (bakınız Şekil 35.10). Ayrıca, kök basıncı küçük bitkilerin su taşınımı durmuş trakelerini yeniden doldurabilmelerini sağlar. Son elde edilen bulgular, kavitasyonun, mekanizması bilinmemekle birlikte, ksilem özsuyu negatif basınç altındayken onarılabileceğini göstermiştir. Ayrıca, sekonder büyüme her yıl yeni ksilem halkalarının katılmasını sağlar. Sekonder ksilemin yalnızca en genç tabakaları su taşır. Daha yaşlı sekonder ksilem su taşımasa da, ağaca destek sağlar (bakınız Şekil 35.22).

Ksilem Özsuyu Kitlesel Akışla Yükselir: Bir Derleme

Yerçekimine karşı ksilem özsuyunun taşınmasını sağlayan kohezyon-gerilim mekanizması fiziksel süreçlerin biyolojik süreçlere nasıl uygulanabildiğini gösteren mükemmel bir örnektir. Suyun köklerden yapraklara kitlesel akışla uzun mesafeli taşınımını, ksilem dokusunun karşılıklı uçlarının su potansiyelindeki farklılık yürütür. Su potansiyelindeki farklık, suyun yaprak hücrelerinden evaporasyonla çıkması sonucu, ksilemin yapraktaki ucunda yaratılır. Evaporasyon, hava-su ortak yüzeyinde su potansiyelini düşürür. Böylece, suyun ksilemde yükselmesini sağlayan bir negatif bir basınç (gerilim) oluşur.

Ksilemdeki kitlesel akış bazı yönlerden difüzyondan ayrılır. İlk olarak, kitlesel akış, basınç potansiyelindeki (Ψp) bir farklılık tarafından yürütülür; çözünmüş madde potansiyeli bir faktör değildir. Bu nedenle, esasen ksilemin içindeki su potansiyeli gradiyenti önemli bir basınç gradiyentidir. Ayrıca, bu akış canlı hücrelerin plazma zarında değil, içi boş, ölü hücrelerde gerçekleşir. Bundan başka, bütün çözeltinin birlikte taşınımını sağlar- yalnızca su ya da çözünmüş maddenin değil- ve bu taşınım, difüzyona göre çok daha hızlıdır.

Bitki kitlesel akışla ksilem özsuyunu yukarıya taşımak için enerji harcamaz. Bunun yerine, transpirasyonun büyük bölümünden güneş ışığının absorbsiyonu sorumludur. Transpirasyon suyun mezofil hücrelerinin nemli yüzeylerinden buharlaşmasını sağlar. Bunun sonucu yaprak içindeki hava boşluklarında su potansiyelini düşer. Dolayısıyla, fotosentez süreci gibi, kilsem özsuyunun yukarıya taşınmasını da güneş enerjisi sağlar.

KAVRAM KONTROLÜ 36.3

1. Ksilem hücreleri uzun mesafeli taşınımı nasıl kolaylaştırır?
2. Bir çiçek yetiştiricisi, *Zinnia*'nın çiçekleri şafakta kesildiğinde, gövdenin üzerinde küçük bir su damlası toplandığını gözlemiştir. Bununla birlikte, çiçekler öğlen kesildiğinde, damla gözlenmemiştir. Bunun nedenini açıklayınız.
3. Bir bilim insanı transpirasyon yapan bir bitkinin köklerine suda çözünebilen bir fotosentez engelleyicisi vermiş, fakat fotosentez engellenmemiştir. Niçin?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** İşlevsel aquaporinleri eksik bir *Arabidopsis* mutantının, yabani tip bitkilere göre, üç kat daha fazla kök kütlesine sahip olduğunu varsayın. Bunun nedenini açıklayınız.
5. **BAĞLANTI KUR** Kaspari şeridi ve epitel hücreleri arasındaki suya geçirimsiz sıkı bağlantılar ne tür bir benzerlik gösterirler? Bakınız sayfa 121, Şekil 6.32.

İlgili yanıtlar için Ek A'ya bakınız

KAVRAM **36.4**

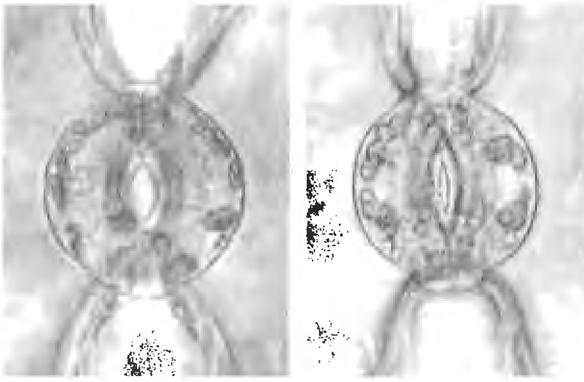
Transpirasyon hızı stomalar tarafından düzenlenir

Yapraklar genel olarak büyük bir yüzey alanı ve yüksek bir yüzey-hacim oranına sahiptir. Geniş yüzey alanı fotosentez için ışık absorpsiyonunu artırır. Yüzey alanının, hacme göre yüksek olması, fotosentezde bir yan ürün olarak O_2 çıkışının yanında, fotosentez sırasında CO_2 absorpsiyonuna yardım eder. CO_2 stomalardan difüzyonla girdikten sonra sünger mezofili hücrelerinin oluşturduğu, bal peteği şeklindeki hava boşluklarına girer (bakınız Şekil 35.18). Bu hücrelerin düzensiz şekilli oluşu nedeniyle, yaprak içinin yüzeyi dış yüzey alanından 10 ila 30 kat daha büyük olabilir.

Yüzey alanının ve yüzey-hacim oranının büyük oluşu, fotosentez hızını arttırır, ancak stomalardan suyun kaybını da arttırır. Dolayısıyla, bir bitkinin su gereksiniminin çok fazla olması, büyük ölçüde sürgün sisteminin fotosentez için bol miktarda CO_2 ve O_2 alışverişine gereksinim duymasıdır. Bekçi hücreleri stomaların açılıp kapanmasını sağlayarak, bitkinin fotosentez ve suyu koruma gereksinimlerini, dengelemesine yardım eder **(Şekil 36.14)**.

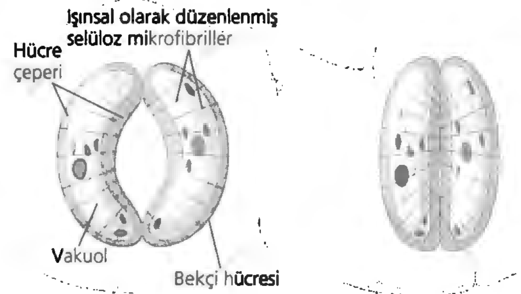
Stomalar: Su Kaybının Belli Başlı Yolları

Stomalar yaprak dış yüzeyinin yalnızca %1-2'sini örtmesine karşın, bir bitki suyun yaklaşık %95'ini stomalardan kaybeder. Mumsu kütiküla, yaprak yüzeyinin geri kalan yüzeyinden su kaybını sınırlandırır. Her bir stoma bir çift bekçi hücresi tarafından kuşatılmıştır. Bekçi hücreleri şekil değiştirerek stomaların çapını, böylece bekçi hücrelerin aralarındaki genişleme ya da daralmayı denetler. Aynı koşullar altında bir

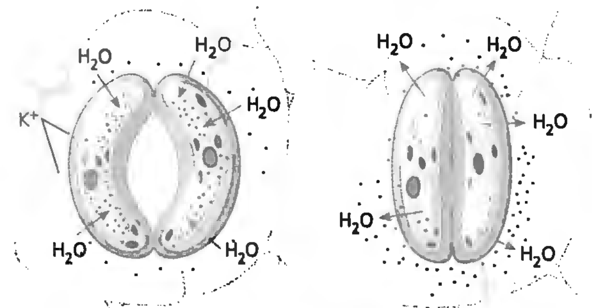


Şekil 36.14 Açık bir stoma (solda) ve kapalı stoma (LMs).

Bekçi hücreleri turgorlu/stoma açık Bekçi hücreleri gevşek/Stoma kapalı



(a) Bekçi hücrelerinin şeklindeki değişiklikler, stoma açılması ve kapanması (yüzeyden görünüş). Tipik bir angiospermin bekçi hücrelerinin turgorlu (stoma açık) ve büzüşmüş (kapalı stoma) evreleri görülmektedir. Hücre çeperlerindeki selüloz mikrofibrillerin ışınsal düzenlenişi, bekçi hücreleri turgorlu haldeyken, turgor artınca, boyu ene göre arttırır. İki bekçi hücresi, uç kısımlarda sıkıca birleştiğinden, turgorluyken dışa doğru eğilir ve stoma açılır.



(b) Stoma açılması ve kapanmasında potasyumun rolü. Plazma zarı ve vakuol zarından K^+ (burada potasyum iyonları, kırmızı noktalar olarak gösterilmiştir) taşınımı bekçi hücrelerinde turgoru değiştirir. Malat ve klor iyonları gibi anyonların alınımı (burada gösterilmemiştir), da bekçi hücrelerinin şişmesine katkı yapar.

▲ **Şekil 36.15 Stoma açılma ve kapanma mekanizmaları.**

yaprağın kaybettiği su, büyük ölçüde stomaların sayısına ve porların ortalama büyüklüğüne bağlıdır.

Bir yaprakta stoma yoğunluğu 20,000 m^2 kadar büyük olabilir. Bu yoğunluk, hem genetiksel ve hem de çevresel koşullar tarafından kontrol edilir. Örneğin, doğal seçilimin etkisine bağlı evrim sonucu, bataklık bitkilerine göre, çöl bitkilerinin stoma yoğunlukları daha düşüktür. Bununla birlikte, stoma yoğunluğu pek çok bitkide gelişime bağlı, esnek bir özelliktir. Pek çok türde, yaprak gelişimi sırasında, yüksek ışık ve düşük CO_2 düzeylerinin etkisi sonucu stoma yoğunluğu artar. Bilim insanları yaprak fosillerinde stoma yoğunluğunu ölçerek, geçmiş iklimlerde atmosferdeki CO_2 düzeylerine ilişkin bilgiler elde etmişlerdir. İngiliz bilimciler tarafından yapılan son bir çalışmada, pek çok odunsu bitkide stoma yoğunluğunun, benzer bir çalışmanın yapıldığı, 1927'den bu yana azaldığını gözlenmiştir. Bu gözlem, atmosferdeki CO_2 düzeylerinin 20. Yüzyılın sonundan beri arttığını gösteren diğer bulgularla uyumludur.

Stoma Açılması ve Kapanması

Bekçi hücreleri komşu hücrelerden osmoz ile su alınca, turgorlu hale geçer. Angiospermlerin pek çok türünde, bekçi hücrelerin çeperlerinin kalınlıkları eşit değildir. Ayrıca, selüloz mikrofibriller, bekçi hücrelerinin, turgorlu haldeyken, dışa doğru kavis (bombe) oluşturmalarını sağlayacak şekilde yönelmişlerdir (**Şekil 36.15a**). Dışa doğru yapılan bu kavis, bekçi hücreleri arasındaki porun boyutunu arttırır. Hücreler su kaybedip sertliklerini kaybedince, daha az kavis yaparlar ve porlar kapanır.

Bekçi hücrelerinin turgor basıncındaki değişikliklerin başlıca nedeni, K^+'nın geriye dönüşebilen absorbsiyonu ve kaybıdır. Bekçi hücreleri komşu epidermis hücrelerinden K^+'yı aktif olarak alıp biriktirince stomalar açılırlar (**Şekil 36.15b**). Bekçi hücrelerinin plazma zarından K^+ akışına, proton pompalarının yarattığı bir zar potansiyeli eşlik eder (bakınız Şekil 36.7). Stoma açılması, bekçi hücrelerinin hücre dışına H^+'i aktif olarak taşımaları ile bağlantılıdır. Oluşan voltaj (zar potansiyeli) sonucu K^+ daki zar özel kanallardan hücrelere girer. K^+'un absorbsiyonu bekçi hücrelerinde su potansiyelini düşürür. Bunun sonucu osmoz ile su girdikçe hücrelerin turgoru artar. K^+ ve suyun büyük bir kısmı vakuolde biriktirildiğinden, vakuol zarı da bekçi hücrelerin dinamiklerinin düzenlenmesinde bir rol oynar. Bekçi hücrelerinden komşu hücrelere K^+'un kaybı, suyun ozmotik olarak yitirilmesine yol açtığından, stomaların kapanmasına neden olur. Aquaporinler de bekçi hücrelerinin ozmotik olarak şişmeleri ve büzülmelerinin düzenlenmesine yardım ederler.

Stoma Açılması ve Kapanmasının Uyarılması

Genelde, stomalar gündüzleri açılıp geceleri ise kapanırlar. Böylece, fotosentezin yapılmadığı koşullarda bitkin su kaybetmesi önlenir. Gün doğarken stomaların açılmasına en az

üç uyarıcı katkı yapar: ışık, CO_2'nin azalması ve bekçi hücrelerindeki içsel "saat".

Işık, bekçi hücrelerini K^+ biriktirerek turgorlu hale geçmeleri için uyarır. Bu yanıtın verilmesini, bekçi hücrelerinin plazma zarındaki mavi ışık reseptörlerinin ışığı alması tetikler. Bu reseptörlerin aktifleşmesi bekçi hücrelerinin plazma zarındaki proton pompalarının aktifleşmesini uyarır. Bu uyarılma K^+ absorpsiyonunun artırır.

Ayrıca, stomalar fotosentez sonucu yaprak hava boşluklarında CO_2'nin azalmasına yanıt vererek açılırlar. Gündüzleri CO_2 konsantrasyonu azaldıkça, yaprağa yeterli su sağlanırsa, stomalar giderek açılırlar.

Üçüncü faktör, bekçi hücrelerindeki içsel "saattir"'. Bu saat stomaların açılıp kapanarak günlük ritimlerini sürdürmelerini sağlar. Bitki karanlıkta bırakılsa bile bu ritim sürer. Bütün ökaryotik organizmalarda döngüsel süreçleri düzenleyen içsel saatler bulunur. Yaklaşık 24 saatlik aralıklarla gerçekleşen döngüler **sirkadiyen ritimler** olarak isimlendirilirler. Buna ilişkin bilgiler Bölüm 39'da verilmiştir.

Kuraklık, yüksek sıcaklık, rüzgar gibi çevresel stresler stomaların gündüzleri kapanmasına neden olabilir. Bir bitki su kıtlığı çekince, bekçi hücreleri turgorlarını kaybeder ve stomalar kapanır. Ayrıca, Su kıtlığına yanıt olarak kökler ve yapraklarda üretilen ve **absisik asit (ABA)** olarak isimlendirilen bir hormon, bekçi hücrelerine kapanmaları için sinyal gönderir. Bu yanıt solmayı önler, fakat CO_2 girişini sınırlandırır. Bunun sonucunda fotosentez yavaşlar. Hücre uzaması için turgor gerektiğinden, bitkinin her yerinde büyüme durur. Bunlar, kuraklığın, kültür bitkilerinin verimliği üzerindeki etkilerinin nedenlerini açıklamaktadır.

Bekçi hücreleri bir dizi içsel ve dışsal uyarıyı bütünleştirerek fotosentez transpirasyon çelişkisini sürekli kontrol eder. Bir ormandan bir bulutun geçişi ya da güneş ışığındaki geçici bir değişiklik transpirasyon hızını etkiler.

Solma ve Yaprak Sıcaklığı Üzerinde Transpirasyonun Etkileri

Stomaların çoğu açık kaldığı sürece, güneşli, sıcak, kurak ve rüzgarlı günlerde evaporasyon çok artar. Çünkü bu çevresel faktörler evaporasyonu arttırırlar. Eğer transpirasyonla yapraklara yeterli su çekilemezse, hücreler turgor basıncını kaybettikleri için sürgün biraz solar. Bitkilerin, bu tür bir ılımlı kuraklık stresine karşı stomalarını kapatarak yanıt vermelerine karşın, kütiküladan evaporasyonla bir miktar su kaybı devam eder. Uzun süren kuraklık koşullarında, yapraklar çok şiddetli solar ve geriye dönüşümsüz zarar görürler.

Ayrıca, transpirasyon evaporasyonla serinleme sağlar. Bunun sonucunda, yaprak sıcaklığı ortamın hava sıcaklığının 10 C^0 altına düşebilir. Bu soğuma, yaprak sıcaklığının, fotosentezde ve diğer süreçlerde yer alan enzimleri denatüre edebilecek düzeye ulaşmasını önler.

Evaporasyona Bağlı Su Kaybını Azaltan Adaptasyonlar

Kalahari Çölünün taş bitkileri (bakınız Şekil 36.1) gibi, kurak ortamlara uyum sağlamış bitkiler **kserofitler** (Yunanca *xero*, kurak'tan gelmektedir) olarak isimlendirilirler. **Şekil 36.16**'da diğer örnekler verilmiştir. Bitkiler fotosentez yapabilmek için önemli miktarda sıvı haldeki suya gereksinim duyarlar. Bu nedenle kurak topraklar nispeten verimsizdirler. Bununla birlikte, suyun bulunabilmesinin bitkinin verimliliği ile bu denli ilişkili olmasının nedeni, fotosentezin bir substrat olarak suya doğrudan gereksinim duyması değildir. Bundan çok, kolay bulunabilen suyun stomaların açık kalmasını sağlamasına ve dolayısıyla daha fazla CO_2 alınmasına bağlıdır.

Pek çok çöl bitkisi kısa süren yaşam döngülerini yağmurlu mevsime sığdırarak kurumayı önler. Çöllerde yağmur seyrek yağar, fakat yağış olduğunda bitki örtüsü değişime uğrar. Tek yıllık bitkilerin dormant (uyku haldeki) tohumları, hızla çimlenir, çiçek açar ve kurak mevsim başlamadan önce yaşam döngüsü tamamlarlar. Daha uzun ömürlü türler ise, morfolojik ve fizyolojik adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Bu adaptasyonlar bu bitkilerin kavurucu çöl koşullarına karşı koymalarını sağlar. Kaktüsler gibi pek çok kserofit bitkinin de yaprakları bir hayli indirgenmiştir. İndirgenmiş yapraklar aşırı su kaybına karşı direnç sağlar; bu bitkiler başlıca gövdeleriyle fotosentez yaparlar. Pek çok kserofitin gövdesi etsidir. Çünkü uzun süren kurak dönemlerde kullanmak için su depolarlar. Meskit gibi bazı çöl bitkilerinin kökleri 20 m'den uzundur. Bu denli uzun bir kök, su tablasındaki ya da yakınındaki suyu alabilmelerini sağlar.

Crassulacean asit metabolizması (CAM) kurak habitatlara diğer bir adaptasyondur. CAM, Crassulaceae familyası ve diğer bazı familyaların sukkulent bitkilerinde bulunan, özel bir fotosentez şeklidir (bakınız Şekil 10.12). CAM bitkileri CO_2'i geceleri alır. Bu nedenle, stomalar evaporasyon stresinin daha fazla olduğu gündüzleri kapalıdır. Stomalar CO_2 alınımı gereksinimi ve suyun korunması arasındaki çelişkiyi ortadan kaldırır.

KAVRAM KONTROLÜ 36.4

1. Stomaların açılma ve kapanmasını denetleyen uyarılar nelerdir?
2. *Fusicoccum amygdali* isimli hastalık yapıcı bir fungus, fusikokkin olarak isimlendirilen bir zehir salgılar. Bu zehir bitki hücrelerinin plazma zarındaki proton pompalarını aktifleştirir ve denetimsiz bir su kaybına yol açar. Proton pompalarının aktifleştirilmesinin şiddetli bir solgunluğa yol açmasına neden olan bir mekanizma anlatın.
3. EĞER ÖYLE İSE? Eğer kesik çiçek satın alırsanız, çiçekçi, neden gövdeleri suyun altında kestikten sonra, kesik uçlar hala yaş iken bir vazoya almanızı önerir?
4. BAĞLANTI KUR Yapraklardan yapılan evaporasyonun yaprak sıcaklığını neden düşürdüğünü açıklayınız. Bakınız Sayfa 49'da Kavram 3.2

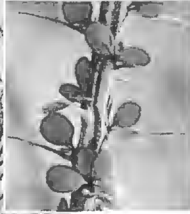
İlgili yanıtlar için Ek A'ya bakınız

▼ **Şekil 36.16 Bazı kserofitik adaptasyonlar.**

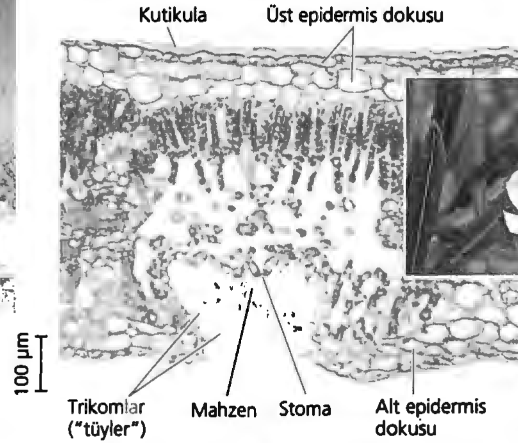
► Ocotillo (*Fouquieria splendens*) Birleşik Devletler'in ve Kuzey Meksika'nın güneybatı bölgelerinde yaygındır. Yılın büyük bir bölümünde yapraksızdır. Bu nedenle, aşırı su kaybını savuşturur (sağda). Aşırı yağmurdan hemen sonra küçük yapraklar üretir (aşağıda ve resmin içinde). Toprak kurudukça, yapraklar hızla buruşur ve ölürler.

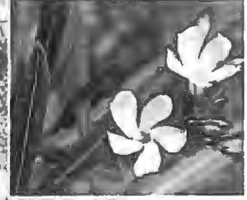




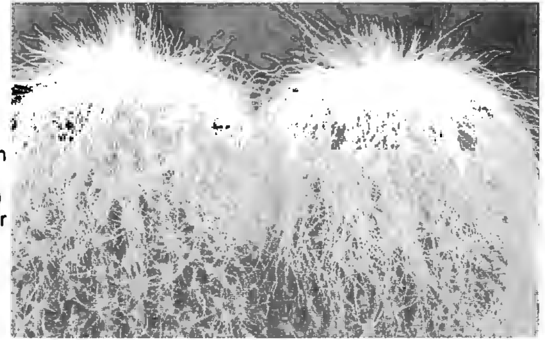


▼ Resimin içinde, küçük karede verilen zakkum (*Nerium oleander*), yaygın olarak kurak iklimlerde bulunur. Yaprakları, su kaybını azaltan, kalın bir kütiküläya ve çok tabakalı bir epidermis dokusuna sahiptir. Stomalar "mahzen" olarak isimlendirilen oyuklarda yer alır. Bu, stomaları sıcak ve kuru rüzgarlardan koruyarak transpirasyon hızını azaltan bir adaptasyondur. Trikomlar hava akışını keserek transpirasyonu en aza indirirler. Böylelikle mahzen, onu kuşatan atmosferden daha nemli kalır.





► Bu fotoğrafta, bir Meksika çöl bitkisi olan ve yaşlı adam kaktüsü (*Cephalocereus senilis*) olarak isimlendirilen bir kaktüsün gövdeleri görülmektedir. Uzun, beyaz tüyler ve güneş ışığını yansıtırlar.



KAVRAM **36.5**

Şekerler kaynaklardan havuzlara flöemden taşınır

Su ve minerallerin kök hücreleri tarafından nasıl absorblandıklarını, endodermisten nasıl taşındıklarını, ksilemin trake ve tarkeidlerine nasıl bırakıldıklarını ve de transpirasyona bağlı gerçekleşen kitlesel akışla bitkilerin en tepe noktalarına nasıl taşıdıklarını öğrendiniz. Ancak, transpirasyon, bitkinin uzun mesafeli taşınım gereksinimin tamamını karşılayamaz. Su ve minerallerin topraktan köklere, oradan da yapraklara akışı, şekerlerin, yapraklardan, enerji ve büyüme için büyük miktarda şekere gereksinim duyan kök ucu gibi daha alttaki organlara taşınmasının aksi yönünde gerçekleşir. **Translokasyon** olarak bilinen, fotosentez ürünlerinin taşınması diğer bir doku, yani flöem tarafından gerçekleştirilir.

Şeker Kaynaklarından Şeker Havuzlarına Taşınma

Angiospermlerde, aktarma işleminde rol alan özelleşmiş hücreler kalburlu boru elemanlarıdır. Bu hücreler, uç uca gelerek uzun kalburlu boruları oluştururlar (bakınız şekil 35.10). Bu hücrelerin arasında kalburlu plaklar bulunur. Kalburlu plaklar kalburlu borulardan özsuyunun akmasını sağlarlar.

Kalburlu borulardan akan akıcı çözelti, yani **flöem özsuyu,** trake ve trakeidlerde taşınan ksilem özsuyundan belirgin bir farklılık gösterir. Flöem özsuyunda en yaygın çözünmüş madde, sakkaroz formundaki şekerdir. Özsuyunda sakkaroz konsantrasyonu %30'a çıkabilir. Bu, özsuyuna şuruppsu bir kıvam kazandırır. Flöem özsuyu aynı zamanda, amino asitler, hormonlar ve mineraller içerir.

Ksilem özsuyunun köklerden yapraklara olan tek yönlü taşınımının aksine, flöem özsuyu şeker üretim bölgelerinden şekerin kullanılacağı ya da tüketileceği yerlere taşınır (bakınız 36.2). Bir **şeker kaynağı,** fotosentez ya da ni-

şastanın parçalanmasıyla, net bir şeker üreticisi durumundaki bir bitki organıdır. Bir **şeker havuzu ise,** net şeker tüketicisi ya da biriktiricisi bir organdır. Büyüyen kökler, tomurcuklar, gövdeler ve meyveler şeker havuzlarıdır. Büyümekte olan yapraklar şeker havuzları olmalarına karşın, yeterli ışık aldıkları taktirde, olgun yapraklar, şeker kaynaklarıdır. Bir yumru ya da soğan gibi bir depo organı, mevsime bağlı olarak, bir kaynak ya da havuz olabilir. Bu organlar, karbonhidratların tüketildiği yaz aylarında havuz, İlkbaharda, dormansi kırıldıktan sonra ise kaynaktırlar; çünkü içerdikleri nişasta şekere parçalanarak büyüyen sürgün uçlarına taşınır.

Havuzlar, genellikle, en yakın şeker kaynağından şeker alırlar. Örneğin bir daldaki üstü yapraklar büyümekte olan sürgün ucuna şeker sağlarken, alt yapraklar köklere şeker gönderirler. Büyümekte olan bir meyve, onu kuşatan şeker kaynağını tekeline alır. Her bir kalburlu boruda, taşınımının yönü, o boru ile bağlantılı şeker kaynağı ve şeker havuzunun konumuna bağlıdır. Bu nedenle, birbirine komşu kalburlu borular farklı bölgelerde kökenlenmiş ve sonlanmışlarsa, birbirlerinin aksi yönlerde özsuyu taşıyabilirler.

Şeker, şeker havuzlarına gönderilmeden önce kalburlu boru elemanlarına taşınmalı ya da yüklenmelidir. Türlerin çoğunda, şeker mezofil hücrelerinden kalburlu boru elemanlarına plazmodezmlerden geçerek simplasttan taşınır. Diğer türlerde, simplastik ve apoplastik yollardan taşınabilir. Örneğin, mısır yapraklarında, sakkaroz fotosentez yapan mezofil hücrelerinden küçük damarlara simplasttan difüzyonla geçer. Daha sonra, sakkarozun büyük bir kısmı apoplasta taşınır ve yakındaki kalburlu boru elemanlarında birikir. Bu, ya doğrudan ya da arkadaş hücreleri aracılığıyla, dolaylı oluşur (**Şekil 36.17a**). Bazı bitkilerde, arkadaş hücrelerinin çeperleri içe doğru çok sayıda girinti yapmıştır. Bu girintiler apoplast ve simplast arasında çözünmüş madde taşınımını arttırır.

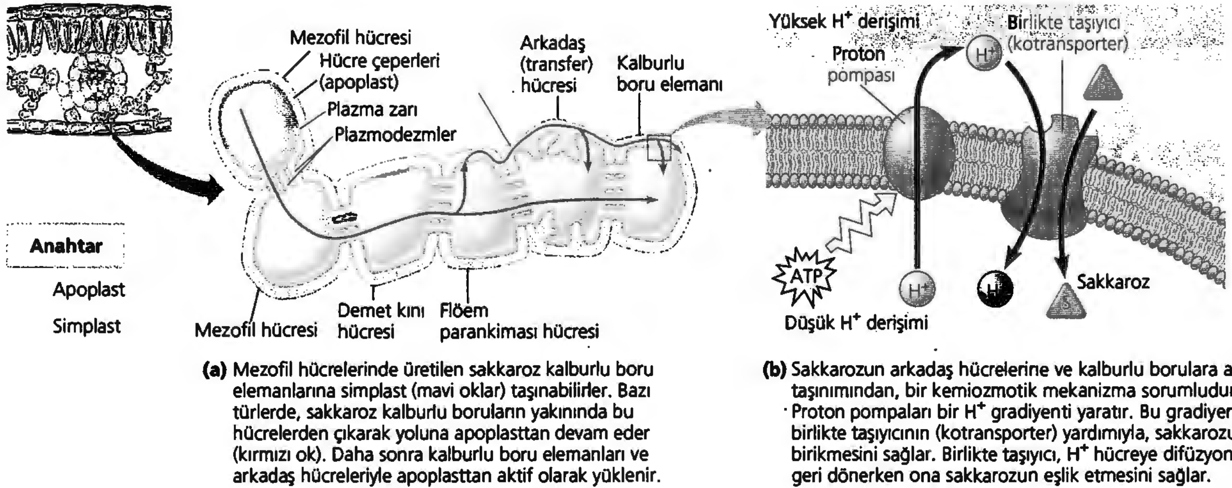
Bitkilerin çoğunda, şeker flöeme taşınması aktif olarak taşınır. Çünkü kalburlu boru ve arkadaş hücrelerinde sakkaroz derişimi mezofilinkinden daha yüksektir. Proton pompalanması ve H^+/sakkarozun birlikte taşınımı, sakkarozun mezofil hücrelerinden kalburlu boru elemanlarına ya da arkadaş hücrelerine geçmesini sağlar (**Şekil 36.17b**).

Sakkaroz bir kalburlu borunun havuza bakan ucunda boşaltılır. Bu süreç türe ve organa göre değişiklik gösterir. Bununla birlikte, havuzda serbest şeker derişimi kalburlu borununkinden her zaman daha düşüktür. Çünkü boşaltılmış şeker, havuzdaki hücre büyümesi ya da metabolizmasında tüketilir ya da nişasta gibi, suda çözünmeyen polimerlere dönüştürülür. Bu şeker gradiyentinin bir sonucu olarak, şeker molekülleri flöemden havuz oluşturan dokulara difüzyonla geçer. Daha sonra bunu, osmozla suyun geçişi izler.

Pozitif Basınçla Kitlesel Akış: Angiospermlerde Taşınımın Mekanizması

Flöem özsuyu kaynaktan havuza saatte 1 m gibi büyük bir hızla taşınır. Bu hız, difüzyon ya da sitoplazmik akışkanlığınkinden yüksektir. Araştırıcılar flöem özsuyunun angiospermlerin kalburlu borularında kitle akışıyla taşındıkları sonucuna varmışlardır. Bu kitle akışı, *basınç akışı* olarak bilinen, pozitif basınçla yürütülür (**Şekil 36.18**). Kaynakta basıncın oluşması, havuzda ise azalması özsuyunun kaynaktan havuza akmasını sağlar.

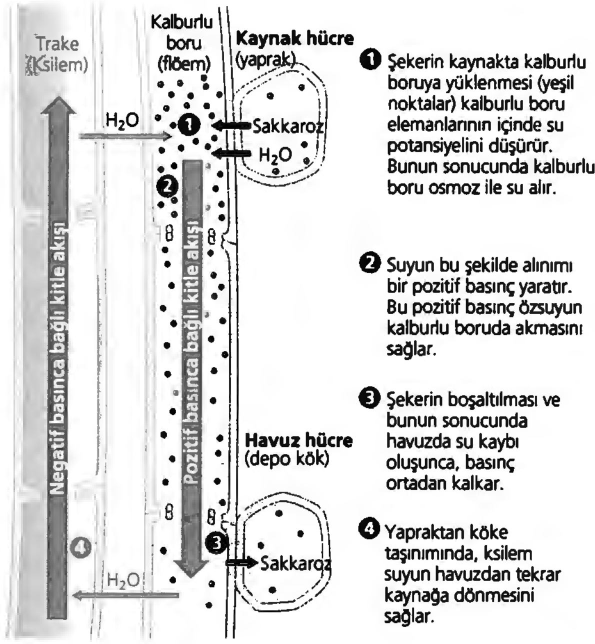
Fakat, elektron mikroskobu ile yapılan çalışmalar, iletim demetli çiçeksiz bitkilerde, flöem hücreleri arasındaki porların basınç akışına izin vermeyecek kadar çok küçük ya da engelleyici olduğunu göstermiştir. Basınç akış hipotezi, flöem özsuyunun niçin kaynaktan havuza aktığını açıklar; ve deneyler, angiospermlerdeki translokasyon mekanizması olarak basınç akışı için güçlü bir durum oluşturdu (**Şekil 36.19**).



(a) Mezofil hücrelerinde üretilen sakkaroz kalburlu boru elemanlarına simplast (mavi oklar) taşınabilirler. Bazı türlerde, sakkaroz kalburlu boruların yakınında bu hücrelerden çıkarak yoluna apoplasttan devam eder (kırmızı ok). Daha sonra kalburlu boru elemanları ve arkadaş hücreleriyle apoplasttan aktif olarak yüklenir.

(b) Sakkarozun arkadaş hücrelerine ve kalburlu borulara aktif taşınımından, bir kemiozmotik mekanizma sorumludur. Proton pompaları bir H^+ gradiyenti yaratır. Bu gradiyent, bir birlikte taşıyıcının (kotransporter) yardımıyla, sakkarozun birikmesini sağlar. Birlikte taşıyıcı, H^+ hücreye difüzyonla geri dönerken ona sakkarozun eşlik etmesini sağlar.

▲ Şekil 36.17 **Flöeme şekerin yüklenmesi.**



▲ **Şekil 36.18 Bir kalburlu boruda pozitif basınç (basınç akışı) ile kütle akışı.**

Havuzlar, enerji gereksinimi ve şekerlerin boşaltılma kapasiteleri açısından değişiklik gösterirler. Bazen kaynağın destekleyebileceğinden daha fazla havuz bulunur. Böyle bir durumda, bir bitki çiçeklerinin, tohumlarının ya da meyvelerinin bir kısmını dökebilir. Bu süreç kendi kendine seyreltme olarak isimlendirilir. Havuzların uzaklaştırılması bahçe kültürleri açısından da uygundur. Örneğin, büyük elmalar küçüklere göre, daha iyi para ettiğinden, yetiştiriciler bazen çiçekleri ya da genç meyveleri uzaklaştırarak daha az sayıda, fakat daha büyük meyve elde ederler.

KAVRAM KONTROLÜ 36.5

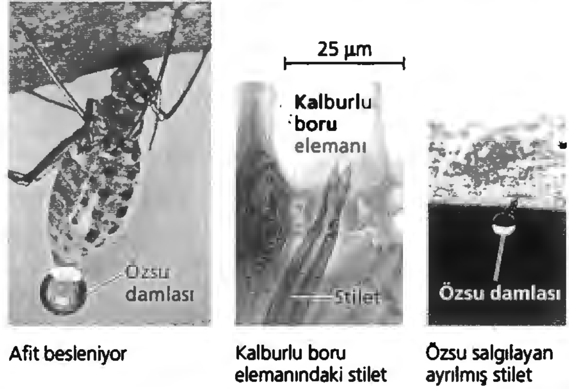
1. Flöem özsuyu ve ksilem özsuyunu uzun mesafelere taşıyan kuvvetleri karşılaştırarak ve çelişen yönlerini belirtiniz.
2. Şeker kaynağı, şeker havuzu ve hem kaynak ve hem de havuz olabilen organları tanımlayınız.
3. Ksilemin, ölü hücreleri kullanarak su ve mineralleri taşımasına karşın, flöem neden canlı hücrelere gereksinim duyar?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Japonya'da elma üreticileri bazen büyüme mevsiminden sonra uzaklaştırılacak olan, ağaç kabuklarının çevresinde öldürücü olmayan halka biçiminde kesikler açarlar. Bu uygulama elmaların tadını arttırır. Neden?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

▼ **Şekil 36.19** **SORGULAMA**

Flöem özsuyu, kaynakların yakınında havuzlardan daha fazlamı şeker içerir?

DENEY Basınç akış hipotezine göre, flöem özsuyundaki şeker içeriğinin, kaynağın yakınında, havuzların yakınındaki flöemin şeker içeriğinden daha fazla olması gerekir. Araştırıcılar hipotezin bu yönünü sınamak için, flöem özsuyu ile beslenen afitleri kullanmışlardır. Bir afit, kalburlu boru elemanının içine giren ve stilet olarak isimlendirilen hipodermik benzeri bir ağız kısmı ile sonda yapar. Araştırıcılar kalburlu borunun basıncı flöem özsuyunu stiletlere doğru ittikçe, afitleri stiletlerden ayırmışlardır. Bu stiletler daha sonra saatlerce akan özsuyu muslukları olarak iş görmüştür. Araştırıcılar, daha sonra, bir kaynak ve havuz arasındaki farklı noktalarda stiletlerin özsuyundaki şeker derişimini ölçmüşlerdir.



Afit besleniyor — Kalburlu boru elemanındaki stilet — Özsu salgılayan ayrılmış stilet

BULGULAR Bir şeker kaynağına yakın olan stiletin şeker içeriğinin daha fazla olduğu bulunmuştur.

SONUÇ Bu tür bir deneyin sonuçları basınç-akış hipotezini desteklemektedir. Basınç akış hipotezi, şeker derişiminin şeker kaynağının yakınındaki kalburlu borularda daha yüksek olması gerektiğini öngörmektedir.

KAYNAK S. Rogers ve A.J.Peel, Some evidence fort he existence of turgor pressure in the sive tubes of willow (*Salix*), Planta 126:259-267 (1975).

EĞER ÖYLE İSE? Salyaböcekleri ksilem özsuyu ile beslenirler. Bu böcekler kuvvetli kaslarını, ksilem özsuyunu bağırsaklarına pompalamada kullanırlar. Salyaböceklerinin kesik stiletlerindeki ksilem özsuyunu izole edebilirmisiniz?

KAVRAM 36.6

Simplast çok dinamiktir

Her ne kadar, taşınımı, boruların içinden çözeltilerin akışına benzer şekilde, genellikle fiziksel anlamda tartışmış olsak da bu süreç çok dikkatlice düzenlenir. Yeni, bitki hücresinin gereksinim duyduğu taşıma, hücrenin gelişimi sırasında tipik olarak değişir. Ayrıca, çevresel değişiklikler de bitki taşınım süreçlerinde belirgin yanıtların verilmesini başlatabilir. Su stresi sinyal iletim yollarını değiştirebilir. Sinyal iletim yolları, su ve minerallerin topluca taşınımını elinde tutan zar proteinlerinin özelliklerini büyük ölçüde değiştirebilir. Simplast canlı bir doku olduğundan, bitkideki taşınım süreçlerinden büyük ölçüde sorumludur.

Plazmodezmlerdeki Değişiklikler

Plazmodezmler simplastın çok dinamik bileşenleridir. Biyologlar, çoğunlukla elektron mikroskobundan alınan durağan görüntülere dayalı olarak, önceleri plazmodezmleri değişmeyen por benzeri yapılar olarak düşünmüşlerdir. Fakat, son yıllarda, yeni teknikler, plazmodezmlerin geçirgenlik ve sayıları değişebilen, çok dinamik yapılar olduklarını göstermiştir. Plazmodezmler, turgor basıncı, sitoplazmadaki Ca^{2+} düzeyleri, ya da sitosöl pH'indeki değişimlere yanıt vererek hızla açılıp kapanabilirler. Bundan başka, farklılaşma sırasında işlev kaybı yaygındır. Örneğin, bir yaprak bir havuz olmaktan çıkarak bir kaynağa dönüştükçe, o yaprağın plazmodezmleri ya kapanır ya da yok olur, ve flöemde taşınım durur.

Bitki fizyologları ve patologları yaptıkları ilk çalışmalarda, plazmodezmin por büyüklüğü ile ilgili farklı sonuçlara ulaşmışlardır. Fizyologlar hücrelere moleküler büyüklükleri farklı olan ve flüoresans yapabilen sondalar yerleştirerek bu moleküllerin komşu hücrelere geçip geçmediklerini araştırmışlardır. Bu gözlemler sonucunda, por büyüklüğünün yaklaşık 2.5 nm olduğu bulunmuştur. 2.5 nm, protein gibi makromoleküllerin geçebilmesi için çok küçüktür. Bunun aksine, patologlar elde ettikleri elektron mikroskobu görüntülerinde, 10 nm ya da daha büyük virüs partiküllerinin geçebildiğini bulmuşlardır (**Şekil 36.20**). Bu çelişkili bulguları açıklamak için, virüslerin plazmodezmleri genişlettikleri öne sürülmüştür.

Daha sonra, bitki virüslerinin *virüs hareket proteinleri* ürettiği anlaşılmıştır. Bu proteinlerin plazmodezmlerin genişlemesine neden olduğu ve virüs RNA'sının hücreler arasında geçişini sağladığı anlaşılmıştır. Elde edilen daha yeni kanıtlar ise, bitki hücrelerinin kendilerinin, bir iletişim ağının parçası olarak, plazmodezmleri düzenlediklerini göstermiştir. Virüsler hücredeki plazmodezm düzenleyicilerini taklit ederek bu ağı değiştirmektedirler.

Daha yüksek düzeyli sitozolik bağlantılar yalnızca belli hücre ve doku gruplarında bulunur. Bunlar simplastik domainler olarak bilinirler. Proteinler ve RNA'lar gibi bilgilendirici moleküller her bir simplastik domainin içinde, hücreler arasında gelişimi organize eder. Simplastik iletişimin bozulması halinde, gelişim bütünüyle etkilenir.



▲ **Şekil 36.20 Şalgamın yaprak hücrelerini birbirine bağlayan bir plazmodezm aracılığıyla bir hücreden diğerine geçen virüs partikülleri** (TEM).

Flöem: Bilgi Taşıyan bir Otoyol

Flöem, şekerleri taşımasının yanında, makromoleküllerin ve virüslerin taşınması için süper bir otoyoldur. Bu taşıma, sistemik olup, bitkinin sistemleri ya da organlarının çoğunu ya da hepsini etkiler. Flöemden taşınan makromoleküller, proteinleri ve çeşitli tipteki RNA'ları kapsar. Bu moleküller plazmodezmlerden kalburlu borulara girerler. Plazmodezmler, hayvan hücreleri arasındaki açıklık bağlantılarına benzerlerse de, proteinlerin ve RNA'nın değiş-tokuş edilmesinde eşsizdirler.

Flöem aracılığıyla sağlanan sistemik iletişim, bitkinin bütün işlevlerini bütünleştirir. Çiçeklenme sinyalinin yapraklardan vejetatif meristemlere taşınması bunun klasik bir örneğidir. Lokal enfeksiyona yanıt verilmesi diğer bir örnektir. Bu yanıt sırasında, flöemde taşınan bir sinyal enfekte olmamış dokularda savunma genlerini aktifleştirmektedir.

Flöemde Elektriksel Sinyallerin İletimi

Flöemde iletilen hızlı ve uzun mesafeli elektriksel sinyal simplastın diğer bir dinamik özelliğidir. Elektriksel sinyal iletimi, küstümotu (*Mimosa pudica*) ve böcek kapan (*Dionaea muscipula*) gibi, yapraklarını hızlı hareket ettirebilen bitkilerde yoğun olarak çalışılmıştır. Fakat, elektriksel sinyal iletiminin diğer türlerdeki rolü daha az bilinmektedir. Bazı çalışmalar bir bitkinin bir kısmındaki bir uyartının flöemde bir elektriksel sinyal oluşturabildiğini göstermiştir. Bu sinyal, bitkinin başka bir yerinde gen transkripsiyonu, solunum, fotosentez, flöemin boşaltılması ya da hormonların düzeyinde bir değişiklik yaratabilir. Böylece, flöem birbirinden uzak organlarda elektriksel iletişimin değişmesini sağlayarak izin vererek bir sinir ağı gibi iş görür.

Madde ve bilginin organize taşınımı bitkinin varlığını sürdürebilmesi için esastır. Bitkiler yaşamları boyunca sadece belirli bir miktarda kaynak kazanırlar. Sonuç olarak, kaynakların başarılı bir biçimde kazanılması ve optimum dağıtılması, o bitkinin rekabette başarılı olup olamayacağının en önemli ölçütüdür.

KAVRAM KONTROLÜ 36.6

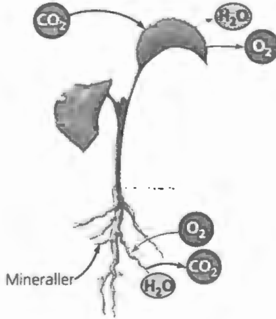
1. Plazmodezmlerin, açıklık bağlantılarından farkı nedir?
2. Hayvanlarda sinir benzeri sinyaller, bitkideki benzerlerinden binlerce kez daha hızlıdır. Bu farklılığın davranışla ilgili nedenini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bitkilerin virüs taşıyıcı proteinlere yanıt vermeyecek şekilde, kalıtsal olarak değişime uğratıldıklarını varsayın. Bu süreç enfeksiyonun yayılmasının önlenmesinde iyi bir yol olur muydu? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 36.1

Kaynakların kazanılması ile ilgili adaptasyonlar iletim demetli bitkilerin evriminde anahtar basamakları oluşturur (ss. 764-767)



- Yapraklar tipik olarak güneş ışığı ve CO_2'nin toplanmasında iş görür. Gövdeler yaprakları destekler, su ve besin maddelerinin uzun mesafeli taşınımında iletim hattı olarak iş görür. Kökler toprağı su ve mineraller için kazar ve bitkinin yere tutunmasını sağlar. Kökler ve bazı toprak fungusları arasındaki mutualistik birlikler oluşturan mikoriza, minerallerin ve suyun absorpsiyonuna yardım eder.
- Doğal seçilim sonucu oluşan bitki yapısı, bitkinin doğal olarak yaşadığı ekolojik nişte, kaynak kazanımını optimuma çıkarmıştır.

? *Ksilem ve flöemin evrimi iletim demetli bitkilerin karalara başarılı bir biçimde yerleşmelerine nasıl katkı yapmıştır.*

KAVRAM 36.2

Maddeler, kısa ve uzun mesafelere farklı mekanizmalarla taşınırlar (ss. 767-771)

- Maddelerin hücrelerin içine girişi ve çıkışını plazma zarının seçici geçirgenliği denetler. Bitkilerde hem aktif ve hem de pasif taşınım mekanizmaları bulunur.
- Bitki dokularında başlıca iki bölme bulunur: **apoplast** (plazma zarının dışındaki her şey) ve **simplast** (sitozol ve hücreleri birbirine bağlayan plazmodezm)
- Su taşınımının yönü **su potansiyeline** bağlıdır. Su potansiyeli, çözünmüş madde derişimi ve fiziksel basıncı içeren bir sayıdır. Bitki hücreleri tarafından suyun ozmotik olarak alınımı ve buna bağlı oluşan içsel basınç, bitki hücrelerini **turgorlu hale** getirir.
- Uzun mesafeli taşınım kitle akışıyla gerçekleşir. **Kitle akışı**, bir basınç gradiyentine yanıt olarak ortaya çıkan sıvı hareketidir. Kitle akışı ksilemin trake ve trakeidlerinde ve flöemin kalburlu elemanlarında ortaya çıkar.

? *Ksilem özsuyu genellikle yukarıdan mı çekilir yoksa aşağıdan mı itilir?*

KAVRAM 36.3

Transpirasyon, ksilem aracılığıyla köklerden sürgünlere su ve minerallerin taşınımını sağlar (ss. 772-776)

- Topraktaki su ve mineraller köklerin epidermisinden bitkiye girer, kök korteksini geçer ve daha sonra **endodermisin** seçici geçirgen hücrelerinden demet silindirine girer. Ksilem özsuyu demet silindirinden kitle akışıyla yaprağın her yanına dallanmış damarlara doğru uzun mesafeli taşınır.
- **Kohezyon-gerilim hipotezine** göre, ksilem özsuyunun taşınımının, yaprak hücrelerinden suyun evaporasyonu ile, ksilemin yapraktaki ucunda yaratılan su potansiyelindeki bir farklılıkla yürütülür. Evaporasyon, hava ile suyun kesiştiği yüzeyde, su potansiyelini düşürür. Böylece, ksilemden suyun çekilmesini sağlayan bir negatif basınç yaratılır.

? *Su molekülerinin hidrojen bağları oluşturması, ksilem özsuyunun hareketi için neden önemlidir?*

KAVRAM 36.4

Transpirasyon hızı stomalar tarafından düzenlenir (ss. 776-778)

- **Transpirasyon** bitkilerden suyun buhar halinde kaybıdır. Transpirasyonla kaybedilen su, köklerden yapılan absorbsiyonla yenilenmezse, **solgunluk** oluşur.
- Bitkilerden su kaybı başlıca stomalardan gerçekleşir. Bekçi hücreleri stoma porlarını genişletir ya da daraltır. Stoma açılması ve kapanması ışık, CO_2, kuraklık hormonu olan **absisik asit** ve **sirkadiyen ritim** tarafından kontrol edilir.
- İndirgenmiş yapraklar ve CAM fotosentezi kurak ortamlara adaptasyon örnekleridir.

? *Stomalar neden gereklidir?*

KAVRAM 36.5

Şekerler kaynaklardan havuzlara flöemden taşınır (ss. 779-781)

- Her ne kadar depo organları mevsimlere göre kaynak oluştursa da, olgun yapraklar başlıca **şeker kaynaklarıdır.** Kökler, gövdeler ve meyveler gibi büyümekte olan organlar ise başlıca **şeker havuzlarıdır.**
- Flöemin yüklenmesi sakkarozun aktif taşınımına bağlıdır. Sakkaroz, proton pompaları tarafından yaratılan bir gradiyentin yönünde difüzyon yapan H^+ ile birlikte taşınır (kotransport). Kaynakta şekerin yüklenmesi, havuzda ise boşaltılması bir basınç farkı yaratır. Bu basınç farkı, bir kalburlu borudan özsuyunun akmasını sağlar.

? *Flöemde taşınımın neden bir aktif işlem olduğu düşünülmektedir?*

KAVRAM 36.6

Simplast çok dinamiktir (ss.781-782)

- Plazmodezmin geçirgenliği ve sayısı değişebilir. Plazmodezmler genişlediklerinde, simplasttaki taşıyıcı proteinler, RNA'lar ve diğer makro moleküllerin uzun mesafeli taşınımı için bir geçiş oluşturur. Ayrıca, flöem bütün bitki işlevinin bütünleşmesine yardım eden, sinir benzeri elektriksel sinyaller olarak ta iş görür.

? *Simplasttaki iletişim hangi mekanizmalarla düzenlenir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Simplast aşağıdakilerden hangisini taşımaz?
   a. şekerler
   b. mRNA
   c. DNA
   d. proteinler
   e. virüsler

2. Aşağıdakilerden hangisi kökler tarafından su ve minerallerin alınımını arttıran bir adaptasyondur?
   a. mikoriza
   b. kavitasyon
   c. trakeler tarafından aktif alınım
   d. korteks hücrelerinin ritmik kasılmaları
   e. plazmodezmlerden pompalama

3. Aşağıdaki yapı ya da bölmelerden hangisi simplasttın bir parçasıdır?
   a. bir trakenin iç kısmı
   b. bir kalburlu borunun iç kısmı
   c. bir mezofil hücresinin hücre çeperi
   d. bir hücre dışı boşluk
   e. bir kök tüyünün hücre çeperi

4. Bir kaynaktan havuza flöem özsuyunun taşınımı,
   a. kalburlu boru elemanlarının apoplastında ortaya çıkar.
   b. sonuçta proton pompalarının aktivitesine bağlıdır.
   c. gerilim ya da negatif basınç potansiyeline bağlıdır.
   d. suyun kaynakta kalburlu borulara pompalanmasına bağlıdır.
   e. başlıca difüzyon sonucunda oluşur.

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

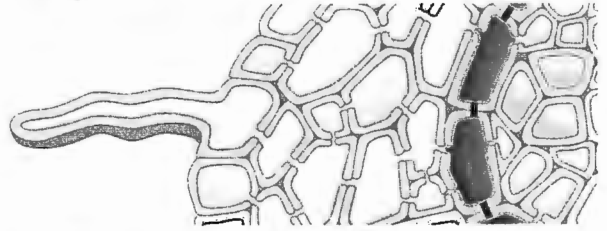
5. Yapraklar solduğunda, fotosentezin asıl durma nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Solan yapraklarda klorofilin parçalanması
   b. Gevşemiş mezofil hücrelerinin fotosentez yapamamaları.
   c. Stomaların kapanarak CO_2'in yaprağa girişinin engellenmesi
   d. Fotosentezde suyun parçalanması süreci olan fotolizin su kıt olduğunda oluşamaması.
   e. Yaprakta CO_2'nin birikiminin enzimleri engellemesi

6. Bir bitki hücresi tarafından suyun alınımını aşağıdakilerden hangisi artırır?
   a. Ortam çözeltisinin Ψ'sinda azalma
   b. Hücre çeperinin yarattığı basıncın artması
   c. Hücreden çözeltilerin kaybı
   d. Sitoplazmanın Ψ'sının artması
   e. Ortamın çözeltisi üzerindeki pozitif basınç

7. Ψs'sı -0.65 MPa olan bir bitki hücresi üstü açık bir kap içindeki, Ψs'si -0.30 MPa olan bir çözeltiye batırıldığında hacmini korumaktadır. Hücre'nin Ψp'si;
   a. +0.65 MPa'lık
   b. -0.65 MPa'lık
   c. +0.35 MPa'lık
   d. +0.30 MPa'lık
   e. 0 MPa'dır.

8. Zarında birkaç aquaporin proteini bulunan bir hücreye göre, pek çok aquaporin proteini içeren bir hücre,
   a. daha hızlı osmoz yapar
   b. daha düşük bir su potansiyeline sahiptir
   c. daha yüksek bir su potansiyeline sahiptir.
   d. daha hızlı aktif taşıma hızına sahiptir.
   e. aktif taşıma ile su biriktirir.

9. Aşağıdakilerden hangisi transpirasyonu arttırır?
   a. bir fırtına
   b. gömük stomalar
   c. kalın kütiküla
   d. yüksek stoma yoğunluğu
   e. iğnemsi yapraklar



10. **ÇİZİNİZ** Bir kökte simplastik ve apoplastik yolu izleyerek, kök tüylerinden endodermise, su ve mineral alınımını izleyiniz.

DÜZEY 3. SENTEZ/DEĞERLENDİRME

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Kelpler olarak isimlendirilen büyük kahverengi alglerin boyları 25 m'ye ulaşbilir. Kelpler okyanus tabanına demirlemiş bir kanca, yüzeyde yüzen ve ışığı toplayan yaprak benzeri bir yapı, ve bunları kancaya bağlayan uzun bir saptan oluşurlar (bakınız Şekil 28.15). Her ne kadar iletim demetleri olmasa da, saptaki özelleşmiş hücreler şeker taşıyabilir. Kalburlu boru elemanlarının eşi olan bu yapıların kelplerde neden evrimleşmiş olabileceğini açıklayınız.

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Pamuk bitkileri köklerinin su altında kaldığında, birkaç saat içinde solar. Su baskını, düşük oksijenli koşullara, sitosolik Ca^{2+}'de bir artışa ve sitosolde pH'nın düşmesine yol açar. Su baskınlarının neden solmaya yol açtığını açıklayınız.

13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yapı ve İşlev Doğal seçilim bitkilerin yapısında değişikliklere yol açmıştır. Bu değişiklikler bitkilerin yaşadıkları ekolojik nişlerde daha etkili fotosentez yapmalarını sağlamıştır. Kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazarak sürgünün mimarisinin fotosentezi nasıl arttırdığını açıklayınız.

İlgili yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

Toprak ve Bitki Beslenmesi



▲ Şekil 37.1 **Bir sıçan tuzağı mı?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

37.1 Toprak, canlı ve karmaşık olan bir ekosistemdir
37.2 Bitkiler yaşam döngülerini tamamlamak için zorunlu elementlere gereksinim duyarlar
37.3 Bitki beslenmesi çoğunlukla diğer organizmalarla ilişkileri içerir

GENEL BAKIŞ

Korkutan Bir Keşif

1858'de, iki İngiliz gezgin, Kuzey Borneo'da Kinabalu dağına tırmanırken ürkütücü bir keşif yaptılar: ölü bir sıçan. Bu sıçanla ilgili alışılmadık olan, *Nepenthes rajah* isimli bitkinin kısmen sindirilmiş yemeğini oluşturmasıydı. Karnivor bir bitki grubunun bir üyesi olan *Nepenthes rajah*, sürahiye benzeyen ve çok fazla değişime uğramış yaprağı nedeniyle "suibriği" olarak isimlendirilir (**Şekil 37.1**). Her bir suibriği bitkisi, kendi ürettiği, biraz akışkan olan bir sıvı içerir. Bitki bu sıvıyı avı kendisine çekmek için kullanır. Tuzağın üst dudağı boyunca avın kaçmasını olanaksızlaştıran, kaygan bir mumsu örtü bulunur. Dudağın üstünde suibriğinin içindeki kaygan sıvının yağmur suyuyla sulanmasını önleyen bir kapak mevcuttur. Tuzağın alt kısmı, yakalanmış avdaki besin elementlerini absorblayan bezlere sahiptir. Suibriği bitkilerinin karnivorluk özellikleri iyi bilinse de, avı yakalayan değişime uğramış yaprağının büyük olması, *N. rajah*'ı diğer *Nepenthes* türlerinden ayıran bir özelliktir. *N. rajah*'ın değişime uğramış yaprağı birkaç litre çözelti alabilir. Bu bitki doğada memeli yakalayabildiği rapor edilmiş ilk *Nepenthes* türlerinden biridir.

Bu olağanüstü adaptasyonun anlaşılabilmesi için, Kinabalu dağının yamaçlarındaki verimsiz serpantin toprağın dikkate alınması gerekir. Serpantin topraklar Dünya'nın eriyen magmasından kökenlenen fakir topraklardır: bu toprakların metal içeriği yüksek olmasına karşın, kalsiyum, potasyum ve fosfor gibi besin elementlerince fakirdirler. *N. rajah*'ın sıra dışı bu karnivorluk alışkanlığı bir adaptasyondur. Bu adaptasyon bitkinin, sindirdiği avdan açığa çıkan mineraller ile toprağın yetersiz mineral içeriğini takviye etmesini sağlar.

Bitki besleme, bitki büyümesi için gerekli olan kimyasal elementlerin araştırılmasıdır. Bölüm 36'da tartışıldığı gibi, bitkiler besin maddelerini hem atmosferden ve hem de topraktan elde eder. Bitkiler enerji kaynağı olarak güneş ışığını kullanıp, fotosentez ile karbon dioksiti şekerlere indirgeyerek organik besinleri üretirler. Karasal bitkiler aynı zamanda, kök sistemleri ile su ve çeşitli mineralleri alırlar. Bu bölümde, toprakları ve toprak kalitesini belirleyen temel fiziksel özellikleri ele alacağız. Daha sonra, bazı bitki inorganik besin maddelerinin bitkinin işlevi için neden gerekli olduklarını inceleyeceğiz. Son olarak, çoğunlukla diğer organizmalarla kurulan ilişkiler sonucu oluşanlar olmak üzere, bitkilerde beslenme ile ilgili bazı adaptasyonları inceleyeceğiz.

KAVRAM 37.1

Toprak, canlı ve karmaşık olan bir ekosistemdir

Bitkilerin gereksinim duydukları su ve minerallerin neredeyse tamamını absorbladıkları toprak üst tabakalarında çok çeşitli canlı organizmalar bulunur. Bu canlılar kendi aralarında ve fiziksel ortamla etkileşirler. Yüzlerce yılda oluşmuş bu karmaşık sistem, insanların yanlış kullanımı sonucu birkaç yılda yok olabilir. Toprağın neden korunması gerektiği ve neden belirli bitkilerin orada büyüdüklerini anlamak için, ilk olarak toprağın temel fiziksel özelliklerinin incelenmesi gerekir: toprağın dokusu (tekstürü) ve bileşimi.

Toprak Yapısı

Toprağın yapısı, içerdiği partiküllerin (parçacıkların) büyüklüğüne bağlıdır. Toprak partikülleri kaba kum (boyutu 0.02-2 mm arasında değişen), mil (boyutu 0.002-0.02 mm arasında değişen) ve mikroskobik kil partiküllerinden (0.002 mm'den küçük) oluşabilir. Farklı büyüklükteki bu parçacıklar ana kayanın ayrışması sonucunda oluşur. Kayaların çatlaklarında donan su kayaları mekanik olarak, topraktaki zayıf asitler ise kimyasal olarak parçalar. Organizmalar kayaların içine girince, kimyasal ve mekanik yollarla parçalanmayı hızlandırırlar. Örneğin, bitki kökleri kayayı ayrıştıran asitler salgılar. Çatlaklarda büyüyen bitki kökleri mekanik kırılmalara neden olur. Ayrışma sonucu açığa çıkan parçacık halindeki mineraller, canlı ve ölü organizmalar ve de diğer organik madde kalıntılarının oluşturduğu **humus** ile karışarak **üst toprağı** oluşturur. Üst toprak ve diğer belirgin tabakalar **toprak horizonları** (katmanları) olarak isimlendirilir **(Şekil 37.2)**. Üst toprak ya da A horizonu milimetreler ile metreler arasında değişebilen bir derinliğe sahiptir. Araştırıcılar genellikle üst toprağın özelliklerine odaklanır. Çünkü bu tabaka bitki büyümesi açısından en önemli toprak tabakasıdır.

Bitkiler, üst topraktaki toprak çözeltisi ile beslenirler. Toprak çözeltisi, toprak parçacıkları arasındaki porlarda bulunan su ve minerallerden oluşur. Şiddetli bir yağmurdan sonra, su toprağın içindeki büyük boşluklardan süzülmesine karşın, daha küçük boşluklar bu suyu tutarlar. Çünkü, kil ve diğer parçacıklardaki negatif yükler su moleküllerini çeker.

En verimli olan üst toprak –en fazla büyümeyi sağlayan- eşit miktarda kum, mil ve kil içeren **tınlardan** oluşur. Tınlı topraklar yeterince küçük, mil ve kil parçacıklarından oluşur. Bu parçacıklar, minerallerin ve suyun adezyonu ve de tutulması için geniş bir yüzey alanı sağlar. Kum parçacıkları ve bu parçacıkların aralarındaki büyük boşluklar ise köklere yeterli oksijenin girişine izin verir. Genelde, kumlu topraklar bitkinin iyi büyümesini sağlamak için yeterince su tutmazken, killi topraklar çok su tutarlar. Toprak yeterince drene edilmezse, havanın yerini su alır. Bunun sonucunda kökler oksijen kıtlığı çekerler. Tipik olarak, en verimli üst toprakların hava boşluklarının yarısı su, diğer yarısı ise hava içerir. Bu özellik nedeniyle, havalanma, drenaj ve su depolama kapasitesi arasında iyi bir denge sağlanır. Toprakların fiziksel özellikleri turba yosunu, kompost, hayvan gübresi ya da kum gibi toprak iyileştiricileri katılarak iyileştirilebilir.



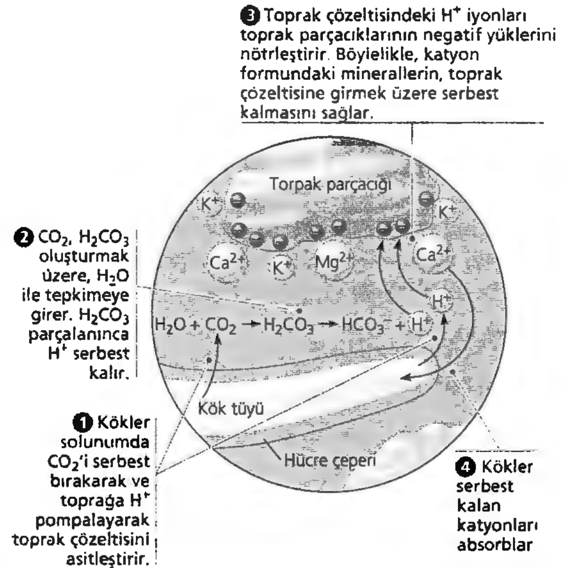
▲ **Şekil 37.2 Toprak horizonları.**

Üst Toprağın Bileşimi

Bir toprağın bileşimini toprağın inorganik (mineral) ve organik kimyasal elemanları oluşturur. Toprakta yaşayan pek çok yaşam formu, toprağın organik elemanlarını oluşturur.

İnorganik Elemanlar

Toprak parçacıklarının yüzeylerindeki yükler, bu parçacıkların çeşitli besin maddelerine bağlanabilme yeteneklerini belirler. Toprak parçacıklarının çoğu negatif yüklüdür. Pozitif yüklü iyonlar (katyonlar)- potasyum (K^+), kalsiyum (Ca^{2+}) ve magnezyum (Mg^{2+})- bu parçacıklara tutunurlar. Böylelikle, topraktan suyun akıp gitmesi, yani *süzülmeyle* kolay kaybolmazlar. Bununla birlikte, kökler mineral katyonları doğrudan absorblayamaz ve bu nedenle toprak çözeltisinden alırlar. Katyon formundaki mineraller toprak çözeltisine **katyon değişimi** ile girerler. Katyon değişimi, toprak parçacıklarındaki katyonların diğer katyonlar, özellikle de H^+ ile yer değiştirmesidir **(Şekil 37.3)**. Bu nedenle, bir toprağın kat-



▲ **Şekil 37.3 Toprağın katyon değiştirme kapasitesi.**

? *Şiddetli yağmurlarla, katyonların mı, yoksa anyonların mı uzaklaşma olasılığı daha yüksektir? Açıklayınız.*

yon değiştirme kapasitesini, katyon adezyon bölgelerinin sayısı ve toprağın pH'sı belirler. Yüksek kapasiteli topraklar genel olarak mineral besin maddelerini daha fazla biriktirirler.

Negatif yüklü iyonlar (anyonlar), yani nitrat (NO_3^-), fosfat ($H_2PO_4^-$) ve sülfat (SO_4^{2-}) negatif yüklü toprak parçacıklarına bağlanmadıklarından kolayca serbest kalırlar. Bu anyonlar, şiddetli yağmur ya da sulama sırasında yeraltına süzülerek bitki köklerince alınamaz hale gelirler.

Organik Elemanlar

Üst toprağın başlıca organik bileşeni humustur. Humus, ölü organizmalar, dışkılar, dökülmüş yapraklar ve diğer organik maddelerin bakteri ve funguslar tarafından parçalanmasıyla açığa çıkan organik maddeden oluşur. Humus, kil parçacıklarının kümelenmesini önler ve suyu tutabilen, kolay ufalanır bir toprak oluşturur. Fakat bu sırada, hala köklerin yeterince havalanmasına yetecek kadar por içerir. Ayrıca, toprağı katyon değiştirme kapasitesini arttırır ve mikroorganizmaların organik maddeyi parçalaması sonucu, yavaş yavaş toprağa geri dönen mineral besin maddesi kaynağı olarak iş görür.

Üst toprak şaşırtan sayı ve çeşitlilikte organizmayı barındırır. Bir çay kaşığı üst toprakta, funguslar, algler ve diğer Protista üyeleri, böcekler, toprak solucanları, nematodlar ve bitki kökleri ile birlikte yaşayan, yaklaşık 5 milyar bakteri bulunur. Bütün bu organizmaların faaliyeti toprağın fiziksel ve kimyasal özelliklerini etkiler. Örneğin, organik maddeyi tüketen toprak solucanları, besinlerini bu maddeler üzerinde büyüyen bakteri ve funguslardan elde eder. Ayrıca atıklar salgılar ve toprak yüzeyine bol miktarda madde taşırlar. Bunun dışında, organik maddeyi toprağın derin tabakalarına götürürler. Aslında toprak solucanı, toprak parçacıklarını karıştırıp küme haline getirerek, gaz difüzyonu kolaylaştırır ve suyun tutulmasını sağlar. Bitki kökleri de toprak doku ve bileşimini etkiler. Örneğin, toprağa bağlanarak erozyonu azaltır ve asit salgılayarak toprak pH'sını düşürürler.

Toprak Korunması ve Sürdürülebilir Tarım

Çok eski dönemlerde yaşayan çiftçiler belirli bir toprak parçasında verimliliğin yıllar geçtikçe azaldığını fark etmişlerdir. Kültüre alınmamış alanlara göç ettiklerinde, verimliliğin zamanla o bölgelerde de azaldığını görmüşlerdir. Sonunda, gübrelemenin, toprağı yenilenebilir bir kaynak haline getirdiğinin farkına varmışlar ve belirli bir bölgede ardışık mevsimlerde kültür bitkisi yetiştirilebilmişlerdir. Bu yerleşik tarım, yeni bir yaşam başlatmıştır. İnsanlar, kalıcı ilk yerleşimleri, yani ilk köyleri kurmaya başlamışlardır. Ayrıca, iki hasat dönemi arasında kullanmak için besin depolamışlardır. Besin artışları, bu ilk toplulukların bazı üyelerinin çiftçilik dışındaki mesleklerde özelleşmelerini sağlamıştır. Kısacası, gübreleme ve diğer uygulamalarla toprağın işlenmesi, modern toplumları doğurmuştur.

Maalesef, toprağın kötü yönetilmesi, insanlık tarihinde tekrarlayan bir sorundur. 1930'larda Amerika Birleşik Devletleri'nin Büyük Platoları'nın güneybatısını tahrip eden bir ekolojik ve insan felaketi olan Amerikan Toz Çanağı, bunun tipik bir örneğidir. Bu bölge, uzun süren kuraklık ve on



▲ **Şekil 37.4 1930'larda Amerikan Toz Bulutlarında yoğun bir toz fırtınası.**

yıllarca süren yanlış çiftçilik teknikleri nedeniyle, yok edici toz fırtınalarından büyük zarar görmüştür. Çiftçiler bu bölgeye yerleşmeden önce, Büyük Plato (Great Plains), tekrarlayan kuraklık ve şiddetli yağmurlara rağmen, çimenlikler ile kaplıydı. Bu çimenlikler toprağın korunmasını sağlamaktaydı. Fakat 1800'lü yılların sonlarında ve 1900'lü yılların başlarında bölgeye buğday ve sığır yetiştiriciliği yapan pek çok çiftçi yerleşmiştir. Toprağın yanlış kullanımı, bölgede rüzgar erozyonunu başlatmıştır. Birkaç yıl süren kuraklık durumu daha da kötüleştirmiştir. 1930'lu yıllarda, çok büyük miktarda verimli toprak "kara kar fırtınası" sonucu yok olmuş ve geride milyonlarca hektarlık kullanışsız tarım alanı bırakmıştır. Toz bulutları, çok şiddetli bir toz fırtınası sırasında Chicago'ya doğru sürüklenmiş ve bu bölgenin üstüne kar gibi çökelmiştir. Bulutlar daha sonra Atlantik kıyılarına kadar ulaşmıştır. Toz bulutunun etkilediği bölgede yaşayan yüz binlerce insan evlerini ve topraklarını terk etmek zorunda kalmıştır. Bu felaket, John Steinbeck'in *Gazap Üzümleri* romanında ölümsüzleşmiştir.

Yanlış toprak kullanımı günümüzde de büyük bir sorundur. Dünyadaki ekilebilir alanların %30'dan fazlasında verimlilik azalmıştır. Bunu nedeni, kimyasal kirlenme, mineral besin elementi eksikliği, asitleşme, tuzluluk ve yetersiz drenajdır. Dünya nüfusu arttıkça, besin gereksinimi de artmaktadır. Toprak kalitesi kültür bitkilerinin verimliliğinin başlıca belirleyicisi olduğundan, toprak kaynaklarının iyi yönetilmesi (işlenmesi), asla bu denli büyük bir gereksinim haline gelmemiştir.

Şimdi, çiftçilerin iyi ürün almak için toprağı nasıl suladıklarını ve değişime uğrattıklarını tartışacağız. Amaç **sürdürülebilir tarım** olmalıdır. Sürdürülebilir tarım, koruma ilkesinin göz önünde bulundurulduğu, çevresel olarak güvenli ve karlı, bir dizi çiftçilik yöntemini içeren bir işletme biçimidir. Ayrıca, toprağın yok olması ile ilgili sorunları ve çözümleri de inceleyeceğiz.

Sulama

Su, genellikle bitki büyümesi için sınırlayıcı bir faktör olduğundan, ürün artışını sulama kadar etkileyen teknoloji belki de yoktur. Fakat sulama, tatlı su kaynaklarının en önemli tüketicisidir. Küresel olarak tüketilen bütün tatlı suyun yaklaşık %75'i tarımda kullanılmaktadır. Kurak bölgelerde, pek çok



▲ **Şekil 37.5 Ani toprak çökmesi.** Florida'da yeraltı sularının sulama amaçlı aşırı kullanılması bu çukurun oluşumunu tetiklemiştir.

nehrin sulama için yönünün değiştirilmesi, bu nehirlerde suyun azalmasına neden olmuştur. Bununla birlikte, sulama suyunun başlıca kaynağı nehirler ve göller gibi yüzey suları değil, *akifer* olarak isimlendirilen yer altı su kaynaklarıdır. Dünyanın bazı bölgelerinde, su çekme hızı, akiferlerin doğal olarak yenilenme hızını aşmıştır. Bu nedenle, yerkabuğunun yavaş yavaş ya da aniden çökmesi sonucu göçükler oluşmaktadır (**Şekil 37.5**). Toprağın çökmesi drenaj özelliklerini değiştirmekte, yapılara zarar vermekte, yer altı sularının kaybına katkı yapmakta ve su baskınları riskinin arttırmaktadır.

Sulama, özellikle yer altı kaynaklı sulama, toprağın *tuzlanmasına* da neden olmaktadır. Tuzların toprağa karışması sonucu oluşan tuzlanma, toprağı bitki yetiştirilmesi için uygunsuz yapmaktadır. Sulama suyundaki çözünmüş tuzlar, su buharlaştıkça toprakta birikir. Bunun sonucunda toprak çözeltisinin su potansiyeli daha negatif olur. Topraktan köklere doğru olan su potansiyeli derecelenmesi (gradiyenti) düşer ve su alınımı azalır (bakınız Bölüm 36).

Tarlaların aşırı sulanması dahil, pek çok sulama biçimi, suyun büyük bir kısmının buharlaşmasına neden olduğundan kayıplara yol açar. Suyun verimli kullanılabilmesi için, çiftçilerin topraklarının su tutma kapasitesini, ürünlerinin su gereksinimlerini ve yaygın sulama teknolojilerini bilmeleri gerekir. Günümüz popüler sulama teknolojilerinden biri damla sulamadır. Damla sulama, kök bölgesine yerleştirilmiş delikli plastik borulardan toprağa ve bitkilere suyun yavaşça verilmesidir. Damla sulama pek çok kurak tarımsal bölgede kullanılmaktadır. Çünkü, bu teknoloji, daha az su gerektirir ve tuzlanmayı azaltır.

Gübreleme

Doğal ekosistemlerde mineral besin maddeleri, hayvansal atıkların boşaltılması ve humusun parçalanmasıyla, genellikle yeniden döngüye girer. Örneğin yediğiniz marul bir çiftçinin tarlasından aldığı mineralleri içermektedir. Bu mineraller, atıklarınızla, ilk kaynağından uzak yerlerde birikecektir. Dolayısıyla, hasat sonrası, çiftçinin tarlası besin elementlerince fakirleşir. Besin elementi azalması, küresel toprak parçalanmasının başlıca kaynağıdır. Çiftçilerin, **gübrelemeyle** besin elementi eksikliğini gidermeleri gerekir. Gübreleme, toprağa mineral besin maddelerinin verilmesidir.

Günümüzde, sanayileşmiş ülkelerde çiftçilerin çoğu, madenden çıkarılmış ya da enerji kullanılarak hazırlanmış mineralleri içen gübreleri kullanmaktadır. Bu gübreler genellikle, azot (N), fosfor (P) ve potasyum (K) gibi kültür topraklarında eksikliği en yaygın olan besin maddelerince zenginleştirilmiştir. N-P-K oranı ile anılan, üç harfli bir kodla etiketlenmiş gübreleri görmüş olabilirsiniz. Örneğin, "15-10-5" olarak numaralandırılmış bir gübre, %15 N (amonyak ya da nitrat olarak), %10 P (fosfat olarak) ve %5 K (mineral formdaki potas olarak) içerir.

Hayvan gübresi, balık unu ve kompost, "organik" gübreler olarak isimlendirilir. Çünkü bunlar biyolojik kökenli olup, parçalanmış organik madde içerirler. Bununla birlikte, organik maddenin, bitkiler tarafından kullanılmadan önce, köklerin absorblayabileceği inorganik besin elementlerine parçalanması gerekir. İster organik gübre şeklinde olsun, isterse bir kimya fabrikasında üretilmiş olsun, bir bitki tarafından kullanılan mineralin formu aynıdır. Fakat, organik gübreler yavaşça mineralleri serbest bırakır. Ticari gübrelerdeki mineraller ise hemen kullanılabilirler; ancak, toprakta uzun süre kalamazlar. Kökler tarafından absorblanamayan mineraller yağmur suyu ya da sulamayla topraktan süzülürler. Göllere mineral girişi alg populasyonlarında patlamaya neden olur. Oksijen düzeylerinin düşmesi sonucu, balık populasyonları büyük oranda yok olur.

Toprak pH'sının ayarlanması

Toprak pH'sı, minerallerin kullanılabilirliğini etkileyen önemli bir faktördür. Çünkü katyon değişimi ve minerallerin kimyasal yapılarını etkiler. Toprak pH'sına bağlı olarak, belirli bir mineral kil partiküllerine çok sıkı bağlanabilir ya da bitkinin absorblayamayacağı kimyasal bir formda bulunabilir. Bitkilerin çoğu hafif asidik toprağı tercih ederler. Çünkü yüksek H^+ konsantrasyonları, toprak parçacıklarındaki pozitif yüklü minerallerle yer değiştirerek, bu minerallerin alınımını kolaylaştırır. Kültür bitkisinin optimum büyümesi için pH'nın düzenlenmesi aldatıcıdır. Çünkü, H^+ konsantrasyonundaki bir değişim, bir mineralin kullanılabilirliğini arttırırken, diğerininkini azaltabilir. Örneğin, ortam pH'sı 8 iken bitkiler kalsiyumu absorblayabilir. Fakat aynı pH'da demir neredeyse kullanılamaz. Toprak pH'sının bir kültür bitkisinin mineral gereksinimine uygunluk göstermesi gerekir. Eğer toprak çok alkali ise, toprağa sülfat katılması pH'yı düşürür. Çok asidik toprak ise, kireç (kalsiyum karbonat ya da kalsiyum hidroksit) ilavesiyle düzenlenebilir.

Toprak pH'sı 5 ya da altına düşünce, toksik alüminyum iyonlarının (Al^{3+}) çözünürlüğü artar ve kökler tarafından alınır. Alüminyum, kök büyümesini ve gerekli bir besin elementi olan kalsiyum alınımı engeller

Bazı bitkiler organik anyonlar salgılayarak yüksek Al^{3+}'un düzeyleri ile başa çıkabilir ve zararsız hale getirebilir. Bununla birlikte, düşük toprak pH'sı ve Al^{3+} toksisitesi, artan insan populasyonu için yeterli besin üretimi baskısının çok büyük olduğu, özellikle tropik bölgelerde ciddi sorunlar yaratmaktadır.

Erozyon kontrolü

Toz fırtınası sırasında çok dramatik bir şekilde oluşan erozyon gibi, su ve rüzgar erozyonu da üst toprağın önemli miktarda kaybına neden olur. Erozyon, toprağın yok oluşunun



▲ **Şekil 37.6 Toprağın iç içe halkalar şeklinde sürülmesi.** Bu bitkiler aşağı yukarı doğru değil, birbirini takip eden sıralar şeklinde ekilmişlerdir. İç içe halkalar şeklinde sürme, şiddetli yağışlardan sonra suyun yüzeyden akışını ve toprak üst tabakalarının erozyonunu azaltır.

başlıca nedenidir. Erozyon sonucunda topraktaki besin maddeleri rüzgar ve akarsularla uzaklara taşınır. Çiftçiler erozyonu önlemek için, ağaçları rüzgar kırıcılar olarak sıra halinde diker, yamaçlık alanlarda yetişen kültür bitkileri için teraslar yapar ve bitkileri kontur tarzında (iç içe halka oluşturacak şekilde) kültüre alırlar (**Şekil 37.6**). Adi yonca ve buğday gibi kültür bitkileri iyi bir toprak üstü örtü oluşturur. Bu bitkiler, daha geniş aralıklarla ekilen mısır ve diğer kültür bitkilerine göre, genellikle toprağı daha iyi korurlar.

Erozyon, aynı zamanda, **toprağın tamamıyla işlenmediği tarım** olarak isimlendirilen bir sürme tekniği ile de azaltılabilir. Geleneksel toprak işlemede, bütün tarla sürülür ve alt üst yapılır. Bu uygulama yabani otların kontrolüne yardım eder, fakat toprağı tutan köklerin oluşturduğu ağa zarar verir. Bunun sonucunda, yüzey akışları ve erozyon artar. Toprak sürülmeden yapılan tarımda ise, tohumlar ve gübreler için özel bir pullukla dar bir kanık açılır. Böylece, toprak çok az bozulur ve tarla daha az gübre ile ekilebilir hale gelir.

Fitoremediasyon

Toprak ve su, zehirli ağır metaller ya da organik kirleticilerle kirlendiğinden bazı karasal alanlar, tarıma elverişsizdir. Geleneksel olarak toprakların arıtılmasında (remediasyon), biyolojik olmayan yöntemler üzerinde durulmuştur. Kirlenmiş toprakların uzaklaştırıldıktan sonra yer altı depolarında biriktirilmesini içeren bu teknikler hem çok pahalıdır ve hem de peyzajı bozmaktadır. **Fitoremediasyon**, bozucu olmayan bir biyoteknolojik yöntemdir. Fitoremediasyon, bazı bitkilerin topraktaki kirleticileri almaları ve çeşitli kısımlarında güvenli bir şekilde biriktirebilme yeteneklerine dayanır. Örneğin, alp teresi (*Thlaspi caerulescens*) kendi sürgünlerinde, çoğu bitkinin hoş görebileceğinden 300 kat daha yüksek derişiminde çinko biriktirebilir. Kirletici çinko, bu bitkinin sürgünü hasat edildikten sonra uzaklaştırılabilir. Bu tür bitkiler maden eriticileri, madencilik ya da nükleer denemelerle kirlenmiş alanların temizlenmesinde umut vermektedir. Fitoremediasyon, aynı zamanda, kirlenmiş alanların prokaryotlar ve Protista üyelerinin kullanılarak arıtılmasını da içeren bir çeşit biyoremediasyondur (bakınız Bölüm 27 ve 55).

Sürdürülebilir tarım için toprak korumanın önemini tartışmıştık. Mineral besin maddeleri toprak verimliliğine büyük katkı yapar. Fakat hangi mineraller en önemlidir ve bitki o minerallere neden gereksinim duyar? Bunlar bir sonraki kısımda incelenecektir.

KAVRAM KONTROLÜ 37.1

1. "İyi bir şeyin çok fazlası da fazladır" sözcüğü sulama ve gübrelemeye nasıl uygulanır, açıklayınız.
2. Bazı çim biçiciler, kolayca bertaraf etmek için kırpıntıları toplar. Bitki beslenmesi açısından bu uygulamanın sakıncası nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Tınlı toprağa kil ilavesi toprağın katyon değiştirme ve su tutma kapasitesini nasıl etkiler? Açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Suyun, toprağın oluşmasına katkı yapmasını sağlayan üç yolu not ediniz. Bakınız sayfa 47-51, Kavram 3.2.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 37.2

Bitkiler yaşam döngülerini tamamlamak için zorunlu elementlere gereksinim duyarlar

Küçük bir tohumdan giderek büyüyen büyük bir bitkiyi gözlediğinizde, bitkinin bütün kütlesinin kaynağının ne olduğunu merak edersiniz. Aristo, toprağın içinden dışa çıkmaları nedeniyle, bitkilerin toprak "yediklerini" ileri sürmüştür. 1640'larda, Jan Baptist van Helmont, bitkilerin toprak tüketerek büyüdükleri hipotezini sınamıştır. van Helmont, içinde 90.9 kg toprak bulunan bir saksıya bir söğüt fidanı dikmiştir. Beş yıl sonra ölçtüğünde, bitki 76.8 kg gelirken, topraktan yalnızca 0.06 kg eksilmiştir. van Helmont, söğüdün, esas olarak verilen sudan kökenlendiğini öne sürmüştür. Yüzyıl sonra, havanın bir kütlesi olduğuna ilişkin fizik ve kimyadaki gelişmelerden haberdar olan İngiliz fizyologu Stephen Hales, bitkilerin en çok havadan beslendiklerini ileri sürmüştür.

Toprak, su ve hava olmak üzere, bu ortamların hepsi bitkinin büyümesine katkı yaptığından, bir ölçüde üç hipotez de doğrudur. Bir bitkinin su içeriği, bitki kurumadan önce ve sonra, kütlesi karşılaştırılarak ölçülebilir. Tipik olarak, bir bitkinin yaş kütlesinin % 80-90'ı sudan oluşur. Ayrıca, kuru maddenin kimyasal bileşimi de analiz edilebilir. İnorganik maddeler genel olarak kuru kütlenin yaklaşık % 4'ünü oluşturur. Dolayısıyla, topraktaki inorganik maddeler bitkinin yaşamını sürdürmesi için gerekli ise de, bitkinin kütlesine çok az katkı yaparlar. Kuru maddenin yaklaşık %96'sı fotosentezde üretilen organik bileşiklerden oluşur. Bu bileşiklerdeki karbon ve oksijen atomlarının büyük bir bölümü havadan özümlenen CO_2'den; hidrojen atomlarının büyük bir kısmı ve oksijen atomlarının bir bölümü ise sudan gelir (bakınız 10.5). Hücre çeperindeki selüloz dahil, bitkilerin organik maddelerinin çoğu, karbonhidrattır. Böylece, karbohidrat bileşenleri-karbon, oksijen ve hidrojen- kurutulmuş bir bitkide bulunan en bol elementlerdir. Pek çok makromolekül, azot, kükürt ya da fosfor içerdiğinden, bitkilerde bu elementler de nispeten bol bulunur.

Makrobesin Maddeleri ve Mikrobesin Maddeleri

Bitkilerde inorganik maddeler 50'den fazla kimyasal element içerir. Bitkilerin kimyasal bileşimlerini çalışırken, bitki için gerekli olanları, nadiren bulunanlardan ayırt edilmesi gerekir. Bir kimyasal element, bir bitkinin yaşam döngüsünü tamamlaması ve kendinden sonra bir nesil üretebilmesi için gerekli olması halinde, **zorunlu (esansiyel)** olarak kabul edilmektedir.

Araştırıcılar, hangi kimyasal elementin gerekli olduğunu saptamak için, **hidroponik kültür** kullanırlar. Hidroponik kültürde bitkiler toprak yerine bir mineral çözeltisinde büyütülür (**Şekil 37.7**). Bu tür çalışmalar bütün bitkilerin gereksinim duydukları 17 adet zorunlu elementin belirlenmesini sağlamıştır (**Tablo 37.1**). Hidroponik kültür, küçük ölçekte, bazı sera bitkilerinin yetiştirilmesinde de kullanılmaktadır.

Zorunlu elementlerden dokuzu **makrobesin maddesi** olarak isimlendirilir. Çünkü bitkiler bu elementlere nispeten büyük miktarlarda gereksinim duyarlar. Bunlardan altısı bir bitkinin yapısını oluşturan organik bileşiklerin başlıca bileşenidir: karbon, oksijen, hidrojen, azot, fosfor ve kükürt. Potasyum kalsiyum ve magnezyum, diğer üç makro besin elementini oluşturmaktadır. Mineral besin elementleri arasında bitki büyümesi ve kültür bitkilerinin verimliliğine en fazla katkıyı azot yapar. Bitkiler azota, proteinlerin, nükleik asitlerin, klorofilin ve diğer organik moleküllerin bir bileşeni olarak gereksinim duyarlar.

Zorunlu kalan sekiz zorunlu element **mikrobesin elementi** olarak isimlendirilir. Çünkü bitkiler bu elementlere çok az miktarlarda gereksinim duyarlar. Bu elementler klor, demir, mangan, bor, çinko, bakır, nikel ve molibden'dir. Bazı durumlarda, sodyum dokuzuncu mikro besin elementi olabilir: C_4 ve CAM fotosentezi yapan bitkiler (bakınız Bölüm 10), sodyuma fosfoenolpirüvatı yenilemek için gereksinim duyarlar. Fosfoenolpirüvat bu iki karbon fiksasyonu tipinde CO_2 alıcısı olarak iş görür.

Mikrobesin elementleri bitkilerde enzimatik reaksiyonlarda protein olmayan, yardımcı, yani başlıca kofaktörler olarak iş görür (bakınız Bölüm 8). Örneğin demir, kloroplastların ve mitokondrilerde elektron taşınım zincirlerinde yer alan protein yapısındaki sitokromların metalik bir bileşenidir. Mikrobesin elementleri genel olarak bitkilerde katalitik bir rol oynadıklarından, bunlara az miktarlarda gereksinim duyulur. Örneğin, molibden orta ölçekte gereklidir. Kurutulmuş bitki maddesinde, bu nadir elementten, her 60 milyon hidrojen atomuna karşılık yalnızca bir atom bulunur. Fakat, molibden ya da diğer mikrobesin elementlerinin eksikliği bir bitkiyi zayıflatabilir ya da öldürebilir.

Mineral Eksikliği Semptomları (Belirtileri)

Mineral eksikliğine bağlı oluşan semptomlar (belirtiler), bir besin maddesi olarak, kısmen mineralin işlevine bağlıdır. Örneğin, klorofilin bir bileşeni olan magnezyum eksikliği, yapraklarda sararmaya, yani *kloroza* neden olur. Bazı durumlarda mineral eksikliği ve oluşan semptomlar arasındaki doğrudan ilişki daha azdır. Örneğin, demir eksikliği, klorofil demir içermese bile, kloroza neden olur. Çünkü klorofil sentezinin enzimatik basamaklarından birinde kofaktör olarak demir iyonlarına gereksinim duyulur.

▼ **Şekil 37.7** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Hidroponik Kültür

UYGULAMA Hidroponik kültürde bitkiler toprak olmaksızın, mineral içeren çözeltilerde yetiştirilir. Bitkilerde gerekli elementlerin belirlenmesi, hidroponik kültürü kullanma yollarından biridir.

TEKNİK Bitki kökleri, mineral bileşimi olarak bilinen havalandırılmış çözeltilere daldırılır. Suyun havalandırılması kök hücrelerinin solunum yapmaları için oksijen sağlar. (Not: Erlenin, alg büyümesini engellemesi için ışığa geçirimsiz olması gerekir.). Gerekli olup olmadığını anlamak için, çözeltiye, örneğin potasyum gibi, bir mineral katılmayabilir.



Kontrol: Bütün mineralleri içeren çözelti

Deney grubu: Potasyum içermeyen çözelti

BULGULAR Eğer çözeltiye konulmayan mineral önemliyse, boy kısalması ve yapraklarda renk değişimi gibi mineral eksiklik semptomları oluşur. Yani, bitki yaşam döngüsünü tamamlayamaz. Farklı elementlerin eksiklikleri farklı tipte semptomlara neden olabilir. Bu semptomlar topraktaki mineral eksikliğinin belirlenmesine yardım eder.

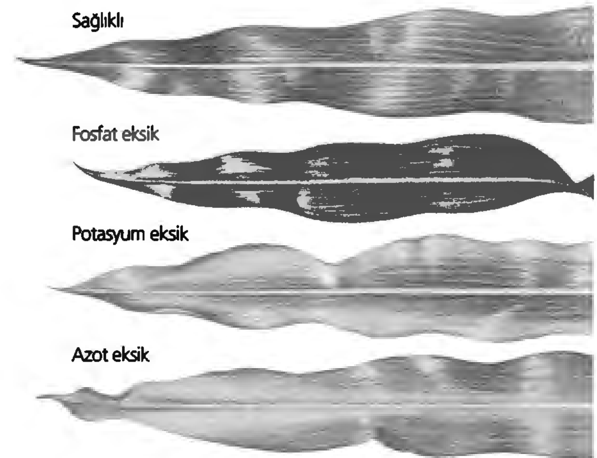
Mineral eksiklik semptomları yalnızca besin elementinin rolüne değil, bitki içinde hareketliliğine de bağlıdır. Eğer bir besin elementi bitkide serbestçe hareket ederse, semptomlar ilk olarak yaşlı organlarda ortaya çıkar. Çünkü büyümekte olan dokular, yetersiz düzeyde bulunan besin elementlerinin daha büyük havuzlarıdır. Örneğin, nispeten hareketli olan magnezyum, tercihan genç yapraklara gönderilir. Bu nedenle, magnezyumca eksik olan bir bitki kloroz belirtilerini ilk olarak genç yapraklarda gösterir. Tercihan gönderme mekanizması, flöem aracılığıyla kaynaktan havuza aktarmayı kapsar. Bu yolla, mineraller, şekerlerle birlikte, büyüyen dokulara taşınır (bakınız Şekil 36.18). Bunun aksine, nispeten hareketsiz bir mineralin eksikliği ilk olarak bitkinin genç kısımlarını etkiler. Yaşlı dokular, mineral eksikliği dönemlerinde yaşamlarını sürdürebilecek kadar yeterli bir miktarı elde tutarlar. Örneğin, bir bitkinin içinde demir serbestçe hareket etmez. Demir eksikliği yaşlı yapraklarda gözle görülebilir herhangi bir etki oluşturmadan önce genç yapraklarda sararmaya neden olur. Bir bitkinin mineral gereksinimi mevsime ve bitkinin yaşına göre de değişir. Örneğin, genç bitkiler nadiren mineral eksiklik semptomları gösterir. Çünkü mineral gereksinimlerini, büyük ölçüde, tohumdaki kaynaklardan açığa çıkan minerallerden sağlarlar.

Tablo 37.1 Bitkiler İçin Zorunlu Olan Elementler

Element	Bitkiler tarafından Absorbe Edilen Başlıca Formu	Kuru Dokuda % Kütle	Başlıca İşlevleri
Makrobesin maddeleri			
Karbon	CO_2	%45	Bitki organik bileşiklerinin başlıca bileşeni
Oksijen	CO_2	%45	Bitki organik bileşiklerinin başlıca bileşeni
Hidrojen	H_2O	%6	Bitki organik bileşiklerinin başlıca bileşeni
Azot	NO_3^-, NH_4^+	%1.5	Nükleik asitlerin, proteinlerin, hormonların, klorofili, koenzimlerin bileşeni
Potasyum	K^+	%1.0	Protein sentezinde iş gören kofaktör; su dengesinde iş gören başlıca çözünmüş madde; stomaların işlevi
Kalsiyum	Ca^{2+}	%0.5	Hücre çeperlerinin oluşumu ve kararlılığının korunmasında, zar yapısı ve geçirgenliğinin sürdürülmesinde önemli, bazı enzimleri aktifleştirir; hücrelerin uyanlara verdiği pek çok yanıtını düzenler
Mağnezyum	Mg^{2+}	%0.2	Klorofilin bileşeni; pek çok enzimin kofaktörü ve aktifleştiricisi
Fosfor	$H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}	%0.2	Nükleik asitlerin, fosfolipidlerin, ATP'nin, bazı koenzimlerin bileşeni
Kükürt	SO_4^{2-}	%0.1	Proteinlerin, koenzimlerin bileşeni
Mikrobesin elementleri			
Klor	Cl^-	%0.01	Fotosentezde su ayrıştıran basamak için gerekli; su dengesinde işlevler
Demir	Fe^{3+}, Fe^{2+}	%0.01	Sitokromların bileşeni; bazı enzimlerin kofaktörü; fotosentez için gerekli
Manganez	Mn^{2+}	%0.005	Amino asitlerin oluşumunda aktif; bazı enzimleri aktifleştirir; fotosentezin su ayrıştıran basamakları için gerekli
Bor	$H_2BO_3^-$	%0.002	Klorofil sentezinde kofaktör; karbohidrat taşınmasında ve nükleik asit sentezinde yer alabilir; hücre çeperi işlevinde rol alır
Çinko	Zn^{2+}	%0.02	Klorofil oluşumunda aktif; bazı enzimlerin kofaktörü; DNA transkripsiyonu için gerekli
Bakır	Cu^+, Cu^{2+}	%0.001	Pek çok redoks ve lignin biyosentezi enziminin bileşeni
Nikel	Ni^{2+}	%0.001	Azot metabolizmasında iş gören bir enzimin kofaktörü

BAĞLANTI KUR *Sayfa 878'deki Tablo 41.2'de verilen, insanlar için gerekli üç mineral bitkilerden gelir. Fakat bunlar bitkinin yaşamını sürdürmesi için gerekli değildir. O mineraller hangileridir ve bitkiler yaşam döngüsünü tamamlamak için o minerallere gereksinim duymadığı halde, bitkiler bu minerallerin nasıl kaynağı olabilirler?*

Fosfor, potasyum ve özellikle de azot eksikliği çok yaygındır. Mikrobesin elementi eksikliği ise daha seyrek görülür. Bu tür bir eksiklik, toprak bileşimindeki farklılıklar nedeniyle, belirli coğrafik bölgelerde ortaya çıkar. Bir mineralin eksikliğine bağlı semptom, türler arasında değişiklik gösterebilir. Fakat semptom, bir bitki fizyologu ve bir çiftçinin, bu semptomun nedenini anlamaları için yeterince özgündür (**Şekil 37.8**). Bu tür bir teşhisi doğrulamanın yollarından biri, bitki ya da toprağın mineral içeriğini belirlemektir. Bir eksikliğin düzeltilmesi için gereken bir mikrobesin elementinin miktarı genellikle çok azdır. Örneğin, meyve ağaçlarında bir çinko eksikliği, her bir ağacın gövdesine bir miktar çinko çivisi çakılarak iyileştirilebilir. Pek çok besin elementinin aşırı dozda verilmesi bitkiler için bozucu olabilir ve zehir etkisi yapabilir. Bu nedenle, uygun miktarı bulmak önemlidir. Örneğin, çok fazla azot, meyve üretimini iyileştirmek yerine, domates bitkilerinin aşırı boylanmasına neden olabilir.



▶ **Şekil 37.8 Mısır yapraklarında görülmüş olduğu gibi, en yaygın mineral eksiklikleri.** Mineral eksikliğine bağlı semptomlar farklı türlerde değişiklik gösterebilir. Fosfat eksikliği çeken mısırın bitkilerinde, özellikle genç yaprakların kenarları kırmızı mor bir renk alır. Potasyum eksikliği çeken mısır bitkilerinin yaşlı yapraklarının kenarlarında "yanma" ya da kuruma oluşur. Azot eksikliği ise, kendini yaşlı yaprakların ucunda başlayıp merkezine (orta damara) doğru yayılan sararmalar şeklinde gösterir.

Genetik Modifikasyonla Bitki Beslemenin İyileştirilmesi: Bazı Örnekler

Bitki besleme ile ilgili şu ana kadar, çiftçilerin, bir bitkinin gereksinimlerinin karşılanmasında, toprak koşullarını uygun hale getirmek için sulama, gübreleme ve diğer yolları nasıl kullandıklarını tartıştık. Toprak koşullarına daha iyi uyum sağlaması için, gen mühendisliği yolu ile bitkinin uygun hale getirilmesi, yukarıda belirtilen yaklaşımın tersi bir yaklaşımdır. Burada, gen mühendisliğinin bitki besleme ve gübre kullanımını nasıl iyileştirdiğini gösteren bazı örnekleri inceleyeceğiz.

Alüminyum Toksisitesine Karşı Direnç

Daha önce tartışıldığı gibi, asidik topraklarda alüminyum köklere zarar verir ve kültür bitkilerinin verimliliklerini çok azaltır. Kökler tarafından organik asitlerin (malik asit ve sitrik asit gibi) salgılanması, alüminyum toleransının başlıca mekanizmasıdır. Bu asitler serbest alüminyum iyonlarına bağlanarak topraktaki toksik alüminyum düzeylerini düşürür. Meksiko Politeknik Enstitüsü'nden Luis Herrera-Estrella ve arkadaşları (bakınız sayfa 736-737, Altıncı Ünitedeki röportaj) bir bakteriden sitrat sentaz genini bitki genomlarına aktararak tütün ve papaya bitkilerini değişime uğratmışlardır. Sonuçta sitrik asidin aşırı üretilmesi, bu iki kültür bitkisinin alüminyuma direncini arttırmıştır.

Aşırı Su Koşullarına Tolerans

Toprağın suyla dolması, yalnızca kökleri oksijensiz bırakmakla kalmayıp, bitkinin alkol fermantasyonu yapması sonucu biriken etanol ve diğer toksik ürünler bitkilere zarar verirler. Asya ülkelerinde, muson mevsiminde, su baskınları pirinçte ürüne büyük zarar vermektedir. Pirinç çeşitlerinin çoğu, bir haftalık bir süreyi tamamen suyun içinde geçirince ölürler. Fakat çeltiğin bazı tipleri içi suyla dolmuş topraklarda yaşamlarını haftalarca sürdürebilmektedir. Aşırı su koşullarına dirençli pirinçte suyun içinde kalmaya toleransı *Submergence 1A-1* (*Sub 1A-1*) olarak isimlendirilen bir gen sağlar. Sub 1A-1 proteini normalde anaerobik koşullar altında aktifleşen genlerin ifadesini düzenler. Bu genler etanolü parçalayan bir enzimin, yani alkol dehidrogenazı kodlayan genlerin benzerleridir. Su baskınlarına dirençsiz pirinç çeşitlerinde *Sub 1A-1*'in aşırı ifade olması sonucunda alkol dehidrogenaz düzeyleri ve bitkinin aşırı suya karşı toleransı artmıştır. Gen mühendisliği yoluyla Sub1A-1'in ifadesinin arttırılması, diğer kültür bitkilerinin de su baskınlarına karşı direncini arttırabilir.

Akıllı Bitkiler

Tarım bilimcileri bir yandan gübre kullanımını azaltırken, diğer yandan kültür bitkilerinin verimliliklerini koruma yollarını geliştirmektedir. Gen mühendisliği yoluyla akıllı" bitkilerin üretilmesi bu yaklaşımlardan biridir. Bu bitkiler, bir besin elementi eksikliğinin yaklaşmakta olduğu sinyalini, zarar oluşmadan *önce* verebilmektedir. Bu akıllı bitki tiplerinden birinde, bitki dokularının fosfor içeriği azalınca, bitkinin genlerindeki bir promotör (bir genin transkripsiyonun nerede başlayacağını gösteren bir DNA dizisi) RNA polimeraza (transkripsiyon enzimi) daha kolay bağlanarak bitkiye avantaj sağlamaktadır. Bu promotör bir "raportör" gene bağlıdır. Bu gen, yaprak hücrelerinde açık mavi bir pigmentin üretimine yol açmaktadır (**Şekil 37.9**). Bu akıllı bitkilerin yaprakları mavi bir renk yayınca, çiftçi, fosfatlı bir gübre uygulanması gerektiğini anlamaktadır.

Fosfor eksikliği yok | Fosfor eksikliği başlıyor | İyi gelişmiş bir fosfor eksikliği

▲ **Şekil 37.9 "Akıllı" bitki tarafından eksikliğin bildirilmesine yönelik uyarılar.** Bazı bitkiler genetiksel olarak değişime uğratılmıştır. Bu bitkiler, onarılması mümkün olmayan zarar oluşmadan önce, bir besin eksikliğinin gelmekte olduğunu bildiren sinyaller verebilmektedir. Örneğin, araştırma bitkisi Arabidopsis, laboratuvar ortamında yapılan uygulamalardan sonra, oluşmakta olan fosfat eksikliğine karşı bir yanıt olarak mavi renk oluşturur.

Şu ana kadar, bitkinin sağlıklı bir şekilde büyümesini desteklemek için, toprağın yeterli mineral besin elementi, yeterli havalandırma, iyi bir su tutma kapasitesi, düşük tuzluluk ve nötr'e yakın bir pH'ya sahip olması gerektiğini öğrenmiş bulunuyorsunuz. Topraktaki mineraller ve diğer kimyasalların toksik etki yapacak derişimlerde olmaması gerekir. Bununla birlikte, toprağın bu fiziksel ve kimyasal özellikleri hikayenin yalnızca bir bölümüdür: Toprağın canlı bileşenlerinin de göz önünde bulundurulması gerekir.

KAVRAM KONTROLÜ 37.2

1. Tablo 37.1'in Stephen Hales'in hipotezini nasıl desteklediğini açıklayınız.
2. Zorunlu elementlerden bazıları diğerlerinden neden daha önemlidir? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir element bir bitkinin büyüme hızını arttırırsa, o elementin zorunlu bir element olduğu söylenebilir mi?
4. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 179'daki Şekil 9.18'e dayanarak, aşırı suya maruz kalmış bitki köklerinde neden etanol biriktiğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 37.3

Bitki beslenmesi çoğunlukla diğer organizmalarla ilişkileri içerir

Bu ana kadar, bitkileri toprak kaynaklarının sömürücüleri olarak gösterdik. Fakat, bitkiler ve toprak karşılıklı olarak etkileşir. Toprakta yaşayan mikroorganizmalar gereksinim duydukları enerjinin büyük bir bölümünü, ölü bitkilerden sağlarlar. Canlı bitki köklerinden salgılanan maddeler kök çevresinde yaşayan çok çeşitli mikroorganizmayı destekler. Şimdi bitkiler, toprak ve funguslar arasındaki karşılıklı bazı *mutualistik* -karşılıklı yararlı- ilişkileri inceleyeceğiz. Daha sonra, diğer bitkilerle ya da bazı durumlarda hayvanlarla karşılıklı yararlı ilişki oluşturmayan, alışık olmadığımız bazı bitkileri öğreneceğiz.

Toprak Bakterileri ve Bitki Beslenmesi

Bazı toprak bakterileri bitki kökleriyle yararlı kimyasal alışverişler yapar. Diğer bazı bakteriler ise organik maddenin parçalanmasını ve besin elementlerinin kullanılabilirliğini arttırır. Hatta diğer bazıları köklerin içinde yaşar ve havadaki azotu dönüştürür.

Rizobakteriler

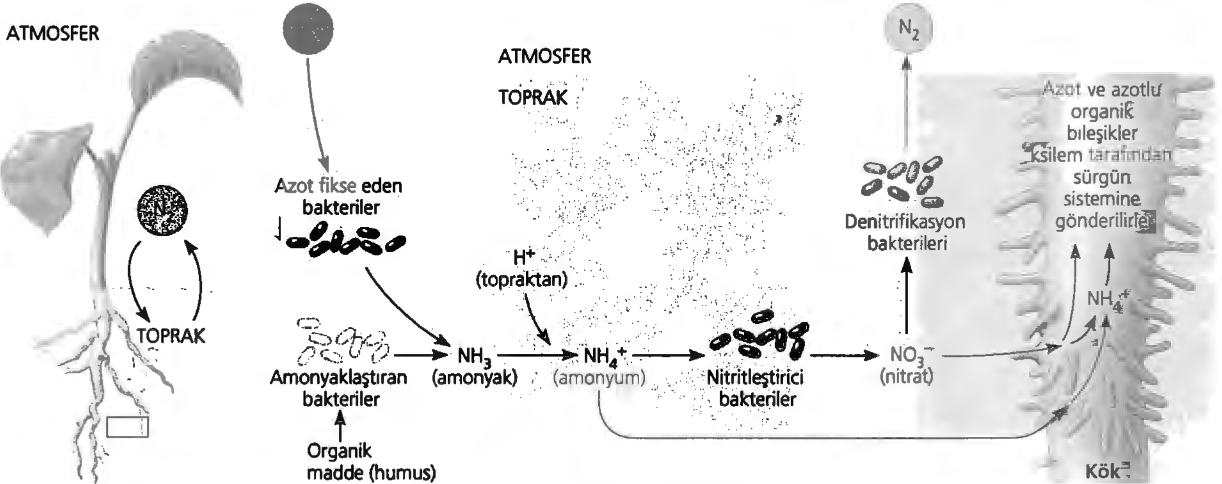
Rizobakteriler, bitki köklerini kuşatan toprak tabakasında, yani **rizosferde,** özellikle büyük populasyonlara sahip olan toprak bakterileridir. Topraklar, barındırdıkları rizobakteri tipi ve sayısı açısından büyük farklılık gösterir. Bir bitkinin rizosferindeki mikroorganizmaların faaliyeti, onları kuşatan topraktakinden 10 ila 100 kata daha yüksektir. Çünkü kökler, şekerler, amino asitler ve organik asitler gibi besin maddelerini salgılar. Bir bitkinin fotosentezle ürettiği maddelerin %20'si bu minyatür ekosistemde yaşayan organizmalara enerji sağlar. Bitki-mikroorganizma ilişkilerinin çeşitliliği nedeniyle, bu mikrobiyal populasyonun bileşimi çevredeki toprağınkinden ve diğer bitkilerin rizosferinkinden genellikle büyük bir farklılık gösterir. Her bir rizosfer, kök salgıları ve mikrobiyal ürünlerin eşsiz ve karmaşık bir karışımını içerir.

Bitki büyümesini teşvik edici rizobakteriler olarak bilinen rizobakteriler bir dizi mekanizmayla bitki büyümesini arttırır. Bazıları bitki büyümesini uyaran kimyasalları, diğerleri kökleri hastalıklardan koruyan antibiyotikleri üretirler. Diğer bazıları ise zehirli metalleri alırlar ve besin maddelerini bitki köklerinin kullanabileceği hale getirirler. Tohumlar, bitki büyümesini teşvik eden rizobakterilerle aşılanınca, kültür bitkilerinin verimliliği etkilenir, gübre ve pestisitlere gereksinim azalır. Bitkilerle etkileşmek, bakterilere hangi yararı sağlar? Kök salgıları rizosferdeki enerjinin en büyük kısmını sağlar. Dolayısıyla, bir bitkinin yaşamını sürdürmesi ve besleyicileri salgılamasına yardım eden bakteri adaptasyonları aynı zamanda bakterilere de yarar sağlar.

Azot Döngüsünde Bakteriler

Bitkiler, azotun kullanılabilirliğini arttıran bazı bakteri grupları ile mutualistik ilişki kurarlar. Küresel olarak, bitki büyümesini azottan daha çok sınırlandıran mineral besin elementi yoktur. Azot, proteinler ve nükleik asitlerin sentezlenmesi için gerekli bir elementtir. Bölüm 55'de tartışılan **azot döngüsü**, doğada azot ve azotlu bileşiklerin dönüşümünü açıklamaktadır. Burada ise bitkiler tarafından doğrudan azot özümlemesine sağlayan süreçleri inceleyeceğiz.

Diğer toprak minerallerinin aksine, amonyum iyonları (NH_4^+) ve azot iyonları (NO_3^-)- bitkilerin kullanabildiği azot formları- kayaların aşınmasından kökenlenmez. Her ne kadar şimşekler yağmurla toprağa taşınan küçük miktarlarda NO_3^- oluştursa da, topraktaki azotun çoğu bakterilerin faaliyeti sonucunda oluşur (**Şekil 37.10**). Çoğunlukla humusça zengin topraktaki yaşayan ve ayrıştırıcı olan *amonyaklaştırıcı bakteriler,* humustaki proteinleri ve diğer organik bileşikleri parçalar. Bunun sonucunda amonyak (NH_3) açığa çıkar. *Azot fikse eden bakteriler* gaz formundaki azotu (N_2) NH_3'e dönüştürürler. Bu süreci kısa bir süre sonra tartışacağız. Her durumda, üretilen NH_3 topraktaki diğer bir H^+'i alarak NH_4^+'ü oluşturur. Bununla birlikte, bitkiler azotu başlıca NO_3^- formunda alırlar. Topraktaki NH_3^-, *nitrifikasyon* olarak isimlendirilen iki basamaklı bir süreçle oluşur. Nitrifikasyon, önce NH_3'ün nitrit (NO_2)'e oksidasyonu, daha sonra da nitritin nitrat (NO_3^-)'a oksidasyonundan oluşur. Her bir basamak, farklı nitrifikasyon bakteriler tarafından yönetilir. Kökler $NO3^-$'ü absorbladıktan sonra, bir enzim $NO3^-$'ü tekrar NH_4^+'e indirger. Diğer enzimler de NH_4^+'ün amino asitlere ve diğer organik bileşiklere katılımını sağlar. Bitki türlerinin çoğunda, NO_3^- ya da köklerde sentezlenen diğer organik bileşikler ksilem aracılığıyla köklerden sürgünlere gönderilir. Özellikle anaerobik topraklarda, denitrifikasyon bakterileri NO_3^-'ü N_2'ye dönüştürürler. Daha sonra N_2 difüzyonla atmosfere geçer. Böylece, topraktaki azotun bir bölümü kaybolur.

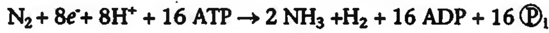


▲ **Şekil 37.9 Bitkilerin azot beslenmesinde toprak bakterilerinin rolü.** Amonyum, iki tip bakteri tarafından bitkilerin kullanabileceği forma sokulur: atmosferdeki azotu fikse edenler (azot fikse eden bakteriler) ve organik maddeyi ayrıştıran bakteriler (amonyak bakterileri). Her ne kadar, bitkiler topraktaki amonyumun bir bölümünü absorblarsa da, esas olarak nitratı absorblarlar. Nitrat, nitritleştirici bakteriler tarafından amonyumdan üretilir. Bitkiler, azotu organik bileşiklerin yapısına katmadan önce, nitratı tekrar amonyuma indirgerler.

Azot Fikse Eden Bakteriler: Yakından Bakış

Azot dünya atmosferinin % 79'nu oluşturmasına karşın, bitkiler serbest azotu kullanamaz. Çünkü iki azot atomu arasında üç bağ bulunur. Bu özellik, bu molekülü çok kararlı yapar. Atmosferdeki N_2'nin bitkiler tarafından kullanabilmesi için N_2'nin NH_3'e indirgenmesi gerekir. Bu süreç, **azot fiksasyonu** olarak isimlendirilir. N_2'yi fikse eden organizmaların hepsi bakteridir Bu bakterilerin organizmaların bazısı serbest yaşar (bakınız Şekil 37.10). N_2 fiksasyonunda yer alan önemli bakterilerden biri *Rhizobium* cinsidir. Bu cinsin üyeleri baklagillerin (bezelyeler, soya fasulyeleri, adi yonca ve yerfıstığı gibi) kökleriyle yakın ilişkiler kurarak, söz konusu bitkilerin köklerini belirgin şekilde değiştirir. *Rhizobium* toprakta serbest yaşayabilir. Ancak, ne onlar serbest yaşarken N_2'yi fikse edebilirler, ne de baklagil kökleri bakteri olmaksızın N_2'yi fikse edebilir.

N_2'nin NH_3' e dönüşümü karmaşık ve çok basamaklı bir süreç olmakla birlikte, azot fiksasyonunda reaksiyona giren maddeler ve ürünler aşağıdaki gibi özetlenebilir:



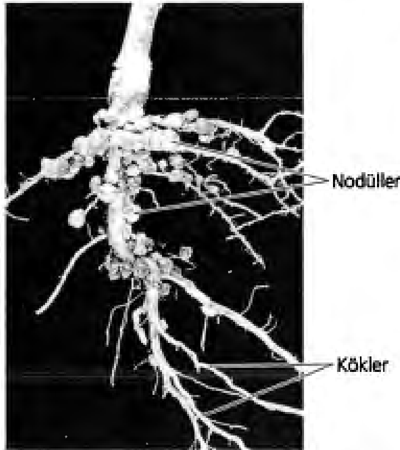
$$N_2 + 8e^- + 8H^+ + 16\ ATP \rightarrow 2\ NH_3 + H_2 + 16\ ADP + 16\ Ⓟ_i$$

Nitrojenaz enzim kompleksi, N_2'yi NH_3'e indirgeyen bütün reaksiyon dizilerini katalizler. Bu süreçte elektronların ve H^+'nin katılmasını sağlar. Azot fiksasyonu sürecinde sentezlenen her bir NH_3 için sekiz ATP molekülüne gereksinim duyulur. Bu nedenle azot fikse eden bakteriler, çürüyen madde, kök salgıları ya da (söz konusu *Rhizobium* ise) köklerin iletim dokusu ile onlara ulaşan zengin karbonhidratlara gereksinim duyar.

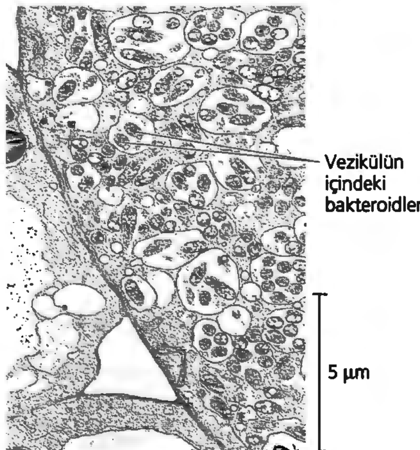
Rhizobium bakterileri ve baklagil kökleri arasındaki kurulan özelleşmiş mutualizm ilişkisi nedeniyle kökün yapısında büyük değişimler görülür. Bir baklagilin köklerinin üzerinde şişkinlikler oluşur. Bu şişkinlikler **nodül** olarak isimlendirilir. Bu nodülleri, *Rhizobium*'un ("kökte yaşayan") "enfekte" ettiği bitki hücreleri oluşturur (**Şekil 37.11a**). Her bir nodülün içinde, *Rhizobium* bakterileri **bakteroidler** olarak isimlendirilen bir yapı oluşturur. Bakteroidler kök hücrelerinde oluşan veziküllerin içinde bulunur (**Şekil 37.11b**). Baklagil-*Rhizobium* ilişkisi, günümüzde bitkiler için kullanılan bütün sanayi gübrelerinden daha fazla kullanılabilir azot üretir. Bu mutualizm, herhangi bir maliyeti olmaksızın, çiftçiye doğru zamanda doğru miktarda azot sağlar. Baklagile azot sağlaması yanında, azot fiksasyonu bir sonraki kültür bitkisi için harcanması gereken gübre miktarını da önemli ölçüde azaltır.

Bakteroidlerin, fotosentez yapamayan canlı hücrelerin içindeki konumu, anaerobik bir ortam gerektiren, azot fiksasyonunun gerçekleşmesine yardım eder. Ayrıca, kök nodüllerinin ligninleşmiş dış tabakaları gaz alışverişini sınırlandırır. Bazı kök nodülleri leghemoglobin (*leg*-"legümen" teriminden gelmektedir) olarak isimlendirilen bir molekülün varlığı nedeniyle kırmızımtırak gözükür. Leghemoglobin oksijene geri-ye dönüşümlü olarak bağlanan ve demir içeren bir proteindir (insan kırmızı kan hücrelerindeki hemoglobine benzeyen). Bu protein bir oksijen "tamponlayıcısıdır". Bir yandan serbest oksijen konsantrasyonunu azaltarak azot fiksasyonu için anaerobik bir ortam sağlarken, diğer yandan azot fiksasyonu için gerekli ATP'nin üretilmesi için hücrede solunum artışı için gerekli oksijen gereksinimini düzenler.

Her bir baklagil türü belirli bir *Rhizobium* ırkı ile birlik oluşturur. **Şekil 37.12**'de, bakterilerin bir "enfeksiyon iplikçiğinden" girmesinden sonra, bir nodülün oluşumu verilmiştir. Bir baklagil ve bakteri arasındaki simbiyotik ilişki mutualistiktir. Bu ilişkide bakteri konukçu bitkiye fikse edilmiş azot, bitki ise bakteriye karbohidrat ve diğer organik bileşikleri sağlar. Kök nodülleri, üretilen amonyumun çoğunu



(a) Soya fasulyesi kökü. Bu soya fasulyesi kökünün üzerindeki şişkinlikler *Rhizobium* bakterisi içeren nodüllerdir. Bakteriler azotu fikse ederler ve bitkiden fotosentez ürünlerini alırlar.



(b) Soya fasulyesi kök nodüllerinde bakteroidler. Bu TEM'de, bir soya fasülyesi kök nodülündeki bir hücre, veziküllerdeki bakteroidler tarafından doldurulmuştur.

◄ **Şekil 37.11 Bir baklagilde kök nodülleri.** Baklagil ve *Rhizobium* arasındaki eşgüdümü mutualistik ilişkiye giren eşler arasındaki kimyasal sinyaller sağlar.

? *Baklagil ve Rhizobium bakterileri arasındaki ilişki ne tür mutualistik ilişkilidir?*

❶ Kök, *Rhizobium* bakterisini kendine çeken kimyasal sinyaller yayar. Daha sonra bakteri kök tüylerinin uzamasını ve bir enfeksiyon ipliği oluşumunu uyaran bir sinyal yayar. Enfeksiyon ipliği, plazma zarının içe doğru bir girinti yapması sonucunda oluşur.

Enfeksiyon ipliği
Rhizobium bakterisi
Kök korteksinde bölünen hücreler
Enfekte olmuş kök tüyü
Bakteroidler
Nodüle ait iletim dokusu

❷ Bakteri içeren enfeksiyon ipliği kök korteksine girer. Korteks ve perisikl hücreleri bölünmeye başlar. Bakteri içeren veziküller dallanan enfeksiyon ipliğinden korteks hücrelerine doğru tomurcuklanırlar. Veziküllerin içindeki bakteriler azot fikse eden bakteroidler şeklinde gelişir.

Perisikl'de bölünen hücreler
Bakteroid
Bakteroidler
Kök tüyü dökülmüştür
Gelişmekte olan kök nodülü

❸ Korteks ve perisiklin etkilenmiş bölgelerinde büyüme sürer ve bu iki hücre kütlesi kaynaşarak nodülü oluştururlar.

Sklerankima hücreleri

❺ Olgun nodül, kökün çapının pek çok katı daha fazla büyür. Lignince zengin sklerankima hücrelerinden oluşan bir tabaka oluşur. Bu tabaka oksijen absorbsiyonunu azaltarak azot fiksasyonu için gerekli anaerobik ortamın sürdürülmesine yardım eder.

Bakteroid
Nodüle ait iletim demeti dokusu

❹ Nodül iletim dokusu oluşturur (tek tek hücreler burada gösterilmemiştir). Bu doku nodüle besin maddeleri sağlar ve azotlu bileşikleri, bitkinin her yanına dağıtılmak üzere, demet silindirine taşır.

▲ Şekil 37.12 **Bir soya fasulyesi kökünde nodül gelişimi.**

? *Bitkinin hangi doku sistemleri kökte nodül oluşumu sırasında değişime uğrar?*

amino asitlerin yapımında kullanır. Bu amino asitler sonradan ksilem ile sürgüne taşınırlar.

Bir baklagil türü, topraktaki pek çok bakteri ırkı arasından belirli bir *Rhizobium* ırkını nasıl tanır? Ve o özel *Rhizobium* ırkı ile karşılaşılınca bir nodül nasıl oluşur? Bu iki soru, araştırıcıları bakteri ve kök arasındaki kimyasal diyalogu aydınlatmak için harekete geçirmiştir. Eşlerden her biri, diğerinden gelen kimyasal sinyallere yanıt verir. Bu sırada ilgili genler ifade olur. İfade olan bu genlerin ürünleri nodül oluşumuna katkı yapar. Araştırıcılar, kök nodülü oluşumunun altında yatan moleküler biyolojiyi aydınlığa kavuşturmaya çalışmaktadırlar. Böylelikle, hem *Rhizobium* alınımını nasıl uyarabileceklerini ve hem de azotun fiksasyonu için mutualistik ilişki oluşturmayan kültür bitkilerinde nodül oluşumunun nasıl uyarılabileceğini çözebileceklerini düşünmektedirler.

Azot Fiksasyonu ve Tarım

Mutualistik azot fiksasyonundan sağlanan tarımsal yarar, ürün rotasyonunun önemini göstermektedir. Bu uygulamada, ilk yıl mısır gibi baklagil olmayan bir bitki, bir sonraki yıl ise, toprakta fikse edilen azot derişimini iyileştirmek için adi yonca ya da diğer bazı baklagiller dikilir. Baklagil tohumlarına toprağa ekilmeden önce bakteri uygulanır. Bu uygulama, bitkinin kendine özgü *Rhizobium* ırkı ile karşılaşması için yapılır. Baklagil bitki hasat edilmez ve "yeşil gübre" olması için parçalanacak şekilde sürülür. Bu uygulama ticari gübrelere gereksinimi azaltır.

Baklagillerin yanı sıra, pek çok bitki familyasında, mutualistik azot fiksasyonundan yararlanan türler bulunur. Örneğin, akçaağaç ve bazı tropik çimenler azot fikse eden aktinomiset grubu bakterilere konaklık görevi yapar (bakınız Şekil 27.17'deki gram pozitif bakteriler). Ticari önemi büyük olan pirinç, mutualistik azot fiksasyonundan dolaylı yararlanır. Pirinç üreticileri suda serbest yüzen sucul bir eğrelti olan *Azolla*'yı yetiştirir. *Azolla*, azot fikse eden mutualistik bir siyanobakteriye sahiptir. Sonuçta, büyüyen pirinç *Azolla*'yı gölgeleyerek öldürür. Azotça zengin bu organik maddenin birikimi pirinç tarlasının da verimliliği arttırır.

Fungus ve Bitki Besleme

Toprak funguslarının bazı türleri de köklerle mutualistik ilişkiler kurar ve bitki beslenmesinde önemli bir rol oynar. **Mikoriza** ("fungus kökleri"), kökler ve fungusların oluşturduğu mutualistik birliklerdir (bakınız Şekil 31.15 ve 36.5). Ev

sahipliği yapan bitki fungusa anlık şeker sağlar. Buna karşılık fungus, su alınımı için yüzey alanını arttırır. Ayrıca, bitkiye fosfat ve topraktan absorbe edilen diğer mineralleri sağlar. Bunların dışında, mikoriza oluşturan fungus, bitkiyi topraktaki patojenlerden korumaya yardım eden antibiyotikler ve kökte büyüme ve dallanmayı uyaran bir büyüme faktörü salgılar.

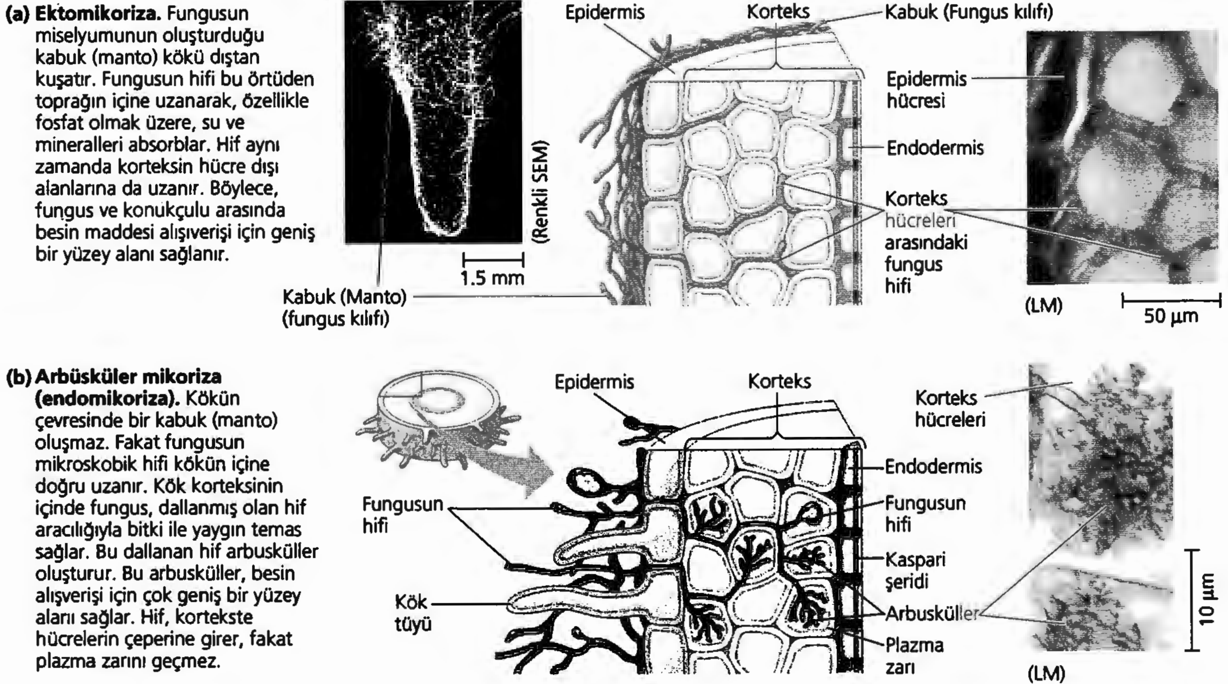
Mikoriza ve Bitki Evrimi

EVRİM Mikoriza garipsenecek bir durum değildir; pek çok bitki türü mikoriza oluşturur. Aslında, bitki-fungus arasındaki bu mutualizm, bitkilerin karalara yerleşmesine yardımcı olmuş evrimsel adaptasyonlardan biridir (bakınız Bölüm 29). Yeni fosil kayıtları mikorizanın 460 milyon yıl önce, iletim demetli bitkilerden evvel ortaya çıktığını göstermiştir. Mineralleri absorblayabilme yeteneği köklerinkinden büyük olan mikorizanın fungusu, öncül bitkilerin büyüyüp gelişmesine yardım etmiş olmalıdır.

Başlıca İki Tip Mikoriza Bulunur

Funguslar ve bitkiler arasındaki başlıca mutualistik simbiyoz, ya ektomikoriza ya da arbüsküler mikoriza (bazen endomikoriza olarak isimlendirilir) olarak sınıflandırılır. **Ektomikorizada** miselyum (dallanan hif kütlesi, bakınız Bölüm 31) kökün yüzeyinde yoğun bir kabuk ya da manto oluşturur (**Şekil 37.13a**). Mantodan toprağa doğru uzanan fungusun hifi, su ve mineral madde absorbsiyonu için yüzey alanını büyük ölçüde arttırır. Hif, aynı zamanda, korteksin içine doğru da büyür. Bu hifler kök hücrelerinin içine girmeyip, apoplast ya da hücre dışı alanlarda bir ağ oluşturur. Bu ağ fungus ve bitki arasında besin alışverişini sağlar. "Enfekte olmamış" köklerle karşılaştırıldığında, ektomikoriza genel olarak daha kalın ve kısa olup, daha çok dallanmıştır. Ektomikoriza tipik olarak kök tüyleri oluşturmaz. Fungusun miselyumunun geniş bir yüzey alanı oluşturduğu dikkate alınırsa, bu tür kökler aşırı kaçar. Bitki familyalarının yaklaşık %10'unda ektomikoriza oluşturan türler bulunmaktadır. Çam, meşe, ceviz, huş, söğüt ve okaliptüs familyaları dahil, bu türlerin büyük çoğunluğu odunsudur.

Buna karşılık, **arbuskular mikoriza,** kökü kılıf gibi saran yoğun bir mantoya sahip değildir (**Şekil 37.13b**). Mikorizal birlikler, mikroskobik toprak hifinin bir kökün varlığına yanıt verip, ona doğru büyümesiyle başlar. Kökle temas sağlar ve kökün yüzeyi boyunca büyür. Hif önce epidermis hücrelerinin arasına ve daha sonra kortekse girer. Bu hifler, korteks hücrelerinin çeperlerindeki küçük bölgeleri parçalar ancak plazma zarını geçerek sitoplazmaya girmez. Bunun yerine, bir hif tüp şeklinde büyür. Bu tüpsü yapı, kök hücresinin zarının içe doğru girinti yapmasıyla oluşur. Bu süreç, bir balonu patlatmadan, bir parmağımızı o balonun içine hafifçe sokmaya benzer; parmağınızın fungusun hifi ve balonun yüzeyinin ise kök hücresinin zarı olduğunu düşünün. Fungusun hifi bu şekilde içeri girdikten sonra bazıları yoğun olarak dallanır ve arbusküller ("küçük ağaçlar") olarak



▲ **Şekil 37.13 Mikoriza.**

isimlendirilen yapıları oluşturur. Arbusküller, fungus ve bitki arasında besin maddesi taşınmasını sağlayan önemli bölgelerdir. Hifin kendi içinde, oval veziküller oluşabilir. Bunlar fungus için besin depolama yerleri olarak iş görür. Çıplak gözle bakıldığında, bu arbusküller mikoriza, kök tüylerine sahip olan "normal" kökler gibi gözükür. Fakat mikroskopla bakıldığında, çok büyük bir mutualistik ilişki gözlenir. Ektomikorizadan daha yaygın olan arbüsküler mikoriza, tahıllar ve baklagiller gibi kültür bitkileri dahil, bitki türlerinin %85'inde bulunur.

Mikorizanın Tarımsal ve Ekolojik önemi

Kökler sadece uygun fungus türü ile karşılaşınca mikorizal simbiyoz oluşturabilirler. Ekosistemlerin çoğun da, toprakta bu funguslar bulunur ve fideler mikoriza oluştururlar. Fakat eğer tohumlar bir ortamdan toplanıp yabancı bir toprağa ekilirlerse, bitkiler yetersiz beslenme sinyalleri (özellikle fosfor kıtlığı) verebilir. Bunu nedeni, fungal partnerinin bulunmayışıdır. Tohumlara mikorizal fungus sporlarının uygulanması, bazen fidelerin mikoriza oluşturmalarına yardım edebilir ve kültür bitkisinin verimliğini arttırabilir.

Mikorizal birlikler, aynı zamanda, ekolojik ilişkilerin anlaşılmasında da önemlidir. Yabancı egzotik bitkiler yerli organizmalar arasındaki ilişkileri bozarak alanlara yerleşirler. Örneğin, 1800'lerde Avrupa'dan New England'a sokulan, sarımsakotu (*Alliaria petiolata*) Birleşik Devletler'in doğusunda ve orta kısımlarındaki ormanları işgal ederek ağaç fidanlarını ve diğer yerli bitkileri baskı altına almıştır. Harvard Üniversitesi araştırıcıları, bu bitkinin, arbüsküler mikorizal fungusların büyümesini engelleyerek diğer bitkilerin büyümesini yavaşlatmaları sayesinde alanı işgal ettiklerini göstermişlerdir.

Epifitler, Parazitik Bitkiler ve Karnivor Bitkiler

Hemen hemen bütün bitkiler toprak fungusları ya da bakteriler ya da her ikisi ile mutualistik ilişkiye girerler. Nadiren de olsa, mutualistik olmayan yollarla diğer organizmaları kullanan, beslenmeyle ilgili adaptasyonlara sahip türler de vardır. Bir sonraki sayfada, **Şekil 37.15**'te, alışagelmedik üç adaptasyona ilişkin genel bir bakış sunulmuştur: epifitler, parazitik bitkiler ve karnivor bitkiler.

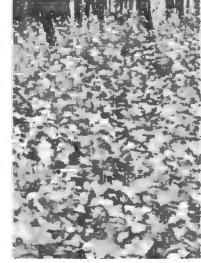
KAVRAM KONTROLÜ 37.3

1. Rizosferin çalışılması, bitki beslenmesinin anlaşılması açısından neden önemlidir?
2. Topraktaki bakteriler ve mikoriza bitki beslenmesine nasıl katkı yaparlar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir yerfıstığı yetiştiricisi bitkilerin yaşlı yapraklarının uzun süren nemli bir dönemden sonra sarardığını bulmuştur. Bunun nedenini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

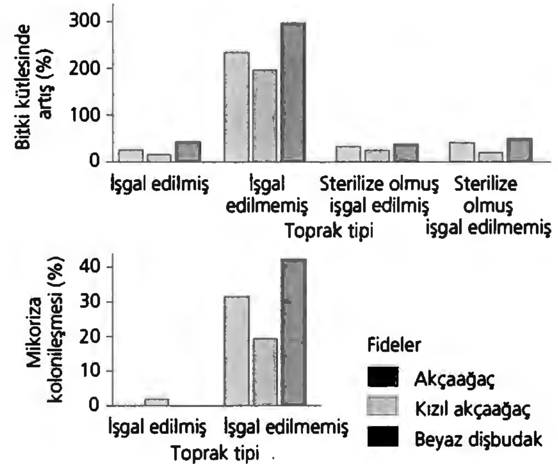
▼ **Şekil 37.14** **SORGULAMA**

Yabancı bir tohum olan sarımsak otu, yerli orman ağacı fidanları ve arbüsküler mikorizal funguslar arasındaki mutualistik ilişkileri bozmakta mıdır?



DENEY Harvard Üniversitesinden Kristina Stinson ve arkadaşları, yerli ağaç fidanları ve birlik oluşturdukları mikorizal funguslar üzerinde yabani sarımsak otunun etkisini araştırmıştır. Birinci deneyde, üç yerli Kuzey Amerikan ağacının - akçaağaç, kızıl akçaağaç ve beyaz dişbudak- fidanları dört farklı toprakta yetiştirilmiştir. Toprak örneklerinden ikisi daha önce sarımsak otunun büyüdüğü yerden alınmış ve bu örneklerden biri sterilize edilmiştir. Diğer iki toprak örneği sarımsak otunun yetişmediği bir yerden alınmış ve bunlardan biri sterilize edilmiştir. Araştırıcılar dört aylık büyüme döneminin sonunda sürgünleri ve kökleri hasat etmişler ve kuru biyolojik kütleyi ölçmüşlerdir. Ayrıca, köklerde koloni oluşturan arbusküler mikorizal fungus yüzdesini belirlemişlerdir.

BULGULAR Yerli ağaç fidanları, daha önce sarımsak otunun yetiştiği bir alandan alınan, hem sterilize edilmiş ve hem de sterilize edilmemiş toprakta daha yavaş büyümüşlerdir.



SONUÇ Bulgular, sarımsak otunun toprağı etkileyerek yerli ağaçların büyümesini baskı altına aldığı hipotezini desteklemektedir. Sarımsak otu bu etkiyi, ağaçlar ve funguslar arasındaki mutualistik ilişkiyi bozarak yapmaktadır.

KAYNAK K. A. Stinson et al., Invasive plant suppresses the growth of native trees seedlings by disturbing belowground mutualisms, *PLoS Biol (Public Library of Science*: Biology) 4(5):e140 (2006).

EYLEMDE SORGULAMA *Inquiry in Action:Interpreting Scientific* Papers *isimli orijinal makaleyi okuyunuz ve analiz ediniz.*

EĞER ÖYLE İSE? Sarımsak otu tarafından işgal edilen toprağa inorganik fosfat eklenmesi, bu bitkinin, yerli türleri rekabetle eleyebilme potansiyelini nasıl etkileyebilirdi?

▼ **Şekil 37.15**

İnceleme Bitkilerde Alışagelmedik Beslenme ile İlgili Adaptasyonlar

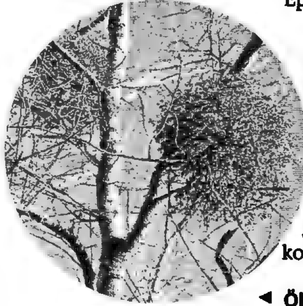
Epifitler

Bir epifit (Yunanca *epi* üstünde ve *phyton*, bitki anlamındadır) diğer bitki üzerinde büyüyen bir bitkidir. Epifitler kendi besin maddelerini üretir ve toplarlar; varlıklarını sürdürmek için konakları (ev sahibi) ile ilişki kurmazlar. Genellikle canlı ağaçların dallarına ve gövdelerine tutunan epifitler, su ve mineralleri, köklerden çok, yapraklarıyla yağmurdan absorblarlar. Geyik boynuzu eğreltisi, bromeliadlar ve vanilya bitkisi dahil pek çok orkide bunlara örnek oluşturur.



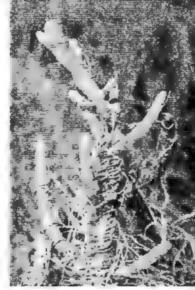
▶ **Geyik boynuzu eğreltisi,** bir epifit

Parazitik Bitkiler



◀ **Ökseotu,** fotosentez yapan bir parazit

Epifitlerin aksine, parazitik bitkiler, su, mineraller ve bazen fotosentez ürünlerini konaklarından absorblarlar. Pekçok tür hostoriyum (emeç) olarak iş gören köklere sahiptir. Hostoriyum, konak bitkiden besin absorblayan uzantılardır. Turuncu renkli, spagettiye benzeyen cinsaçı (*Cuscuta* cinsi) bazı parazitik türlerde hiç klorofil bulunmaz. Buna karşın, ökseotu (*Phoradendron* cinsi) gibileri fotosentez yapar. Hint piposu (*Monotropa uniflora*) gibi, diğerleri ise, diğer bitkilerle ilişki kurmuş mikorizanın hiflerinden besin maddelerini absorblar.



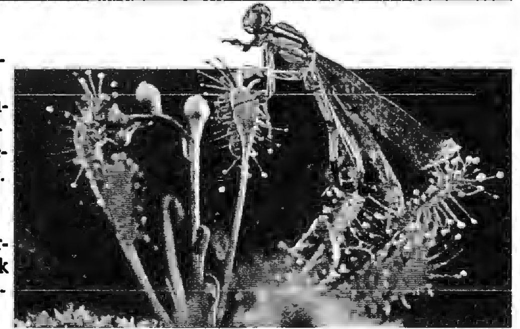
▲ **Cinsaçı,** fotosentez yapmayan parazit (turuncu)



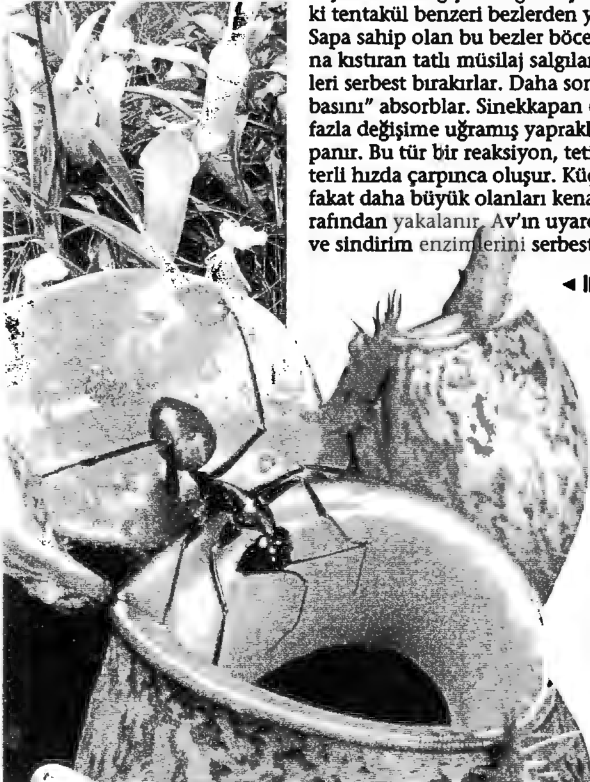
▲ **Hint piposu,** mikorizanın fotosentez yapmayan paraziti

Karnivor Bitkiler

Karnivor bitkiler fotosentetik olmalarına karşın, böcekleri ve diğer küçük hayvanları yakalayarak mineral beslenmelerini takviye ederler. Toprağın azot ve diğer minerallerce fakir olduğu asidik bataklıklar ve diğer habitatlarda yaşarlar. *Nepenthes* ve *Sarracenia* gibi suibriği bitkileri içi su dolu hunilere sahiptir. Av, kayarak bu hunilerin içine düşer ve orada enzimler tarafından parçalanır (ayrıca bakınız Şekil 37.1). Güneş gülü (*Drosera* cinsi)'nun yaprakları çok fazla değişime uğramıştır. Bu yaprakların üstündeki tentakül benzeri bezlerden yapışkan bir sıvı salgılanır. Sapa sahip olan bu bezler böcekleri cezbeden ve kapana kıstıran tatlı müsilaj salgılar. Ayrıca, sindirici enzimleri serbest bırakırlar. Daha sonra diğer bezler besin "çorbasını" absorblar. Sinekkapan (*Dionaea muscipula*)'ın çok fazla değişime uğramış yaprakları hızla, fakat kısmen kapanır. Bu tür bir reaksiyon, tetikleyici bir av iki tüye yeterli hızda çarpınca oluşur. Küçük böcekler kaçabilirler, fakat daha büyük olanları kenarlarda dizilmiş dişler tarafından yakalanır. Av'ın uyardığı tuzak daha da darlaşır ve sindirim enzimlerini serbest bırakır.



▲ **Güneş gülleri**



◀ **İbrikotu bitkileri**

◀ **Sinekkapan**

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 37.1

Toprak, canlı ve karmaşık olan bir ekosistemdir (ss.785-789)

- Toprakta, kayanın parçalanmasından kökenlenen çeşitli boyuttaki parçacıklar bulunur. Toprak parçacıklarının boyutu, su, oksijen ve topraktaki mineralleri etkiler.
- Toprağın bileşimi, içerdiği inorganik ve organik bileşenleri ifade eder. **Üst toprak (toprağın üst tabakası)** bakteri, fungus, Protista, hayvanlar ve bitki kökleriyle dolu karmaşık bir ekosistemdir.
- Bazı tarımsal uygulamalar toprağın mineral içeriğini azaltır, su kaynakları üzerinde yük oluşturur ve erozyonu arttırır. Toprak korumanın amacı bu zararı en aza indirmektir.

? *Toprak ne ölçüde karmaşık bir ekosistemdir?*

KAVRAM 37.2

Bitkiler yaşam döngülerini tamamlamak için zorunlu elementlere gereksinim duyarlar (ss.789-792)

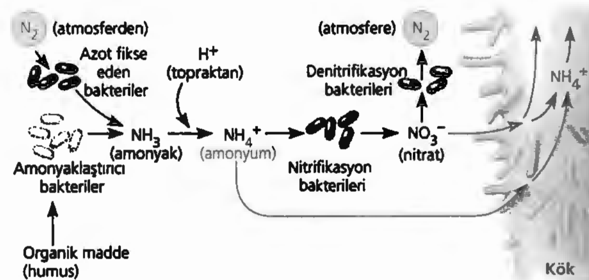
- Karbon, oksijen, hidrojen ve organik bileşiklerdeki diğer başlıca maddeler, nispeten büyük miktarlarda gereksinim duyulan, **makrobesin elementlerini** oluşturur. Küçük miktarlarda gerekli olan **mikrobesin elementleri** ise enzimlerin kofaktörü olarak katalitik iş görür.
- Hareketli bir besin elementinin eksikliği gençlerden çok yaşlı organları etkiler; bir bitkinin içindeki daha az hareketli olan besin elementleri için bunun tersi geçerlidir.
- Özellikle azot, fosfor ve potasyum olmak üzere, makrobesin eksiklikleri daha yaygındır.
- Gen mühendisleri, toprağın bitkiye uyması yerine, bitkinin toprağa uymasını sağlar.

? *Bitkiler büyümek için toprağa gereksinim duyarmı? Açıklayınız.*

KAVRAM 37.3

Bitki beslenmesi çoğunlukla diğer organizmalarla ilişkileri içerir (ss 792-798)

- **Rizobakteriler** enerji gereksinimlerini rizosferden sağlar. Rizosfer, köklerle sıkıca birleşmiş, mikroorganizmaca zengin bir ekosistemdir. Bitki salgıları rizosferin enerji gereksinimini takviye eder. Bazı rizobakteriler antibiyotik üretirken, diğerleri besin elementlerini bitkilerin kullanabileceği forma sokar. Çoğu serbest yaşamaklar birlikte, bir bölümü bitkilerin içinde yaşar. Bitkiler çok büyük olan azot gereksinimlerini, bakterilerin parçaladığı humustan ve gaz formundaki azotun fiksasyonundan karşılarlar.



Azot fikse eden bakteriler atmosferdeki N_2'yi azotlu minerallere dönüştürürler. Bitki azotlu mineralleri, organik maddelerin sentezinde bir azot kaynağı olarak kullanır. Bitkiler ve azot fiske eden bakteriler arasında en verimli mutualizm nodüllerde görülür. Nodülleri, baklagillerin köklerinde büyüyen *Rhizobium* bakterileri oluşturur. Bu bakteriler bitkiden şeker elde ederken, bitkiye fikse edilmiş azot sağlar. Tarımda, topraktaki azotu iyileştirmek için, baklagiller diğer kültür bitkiler ile değişimli olarak kültüre alınır.

- **Mikoriza**, funguslar ve kökler arasındaki mutualistik birliklerden oluşur. Mikorizanın fungal hifi, absorbladığı su ve mineralleri bitkilere verir.
- **Epifitler** diğer bitkilerin üzerinde büyür. Fakat su ve mineralleri yağmurdan elde ederler. Parazitik bitkiler besinleri konak bitkiden absorblar. Karnivor bitkiler hayvanları parçalayarak mineral besin elementlerini elde eder.

? *Bitkilerin hepsi, enerjilerini doğrudan fotosentezden mi sağlar? Açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Bir bitkinin organik madde kütlesinin en büyük kısmını aşağıdakilerden hangisi oluşturur?
   a. Su
   b. Karbon dioksit
   c. Toprak mineralleri
   d. Atmosferik oksijen
   e. Azot
2. Mikro besin elementlerine az gereksinim duyulmasının nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Büyük bir bölümünün bitkide hareketli olması
   b. Büyük bir bölümünün enzimlerin kofaktörü olarak iş görmesi
   c. Büyük bir bölümünün tohumlarda yeterli miktarlarda bulunması
   d. Bitkinin büyüme ve gelişmesinde rollerinin önemsiz olması
   e. Bitkilerin yalnızca en aktif büyüyen bölgeleri tarafından gereksinim duyulmaları
3. Mikoriza, bitki beslenmesini aşağıdaki yolardan hangisiyle arttırır?
   a. Fungal hif aracılığıyla su ve mineralleri absorblayarak
   b. Kloroplastsız kök hücrelerine şeker sağlayarak
   c. Atmosferdeki azotu amonyağa dönüştürerek
   d. Köklerin komşu bitkilerde parazit olmasını sağlayarak
   e. Kök tüylerinin gelişimini teşvik ederek
4. Epifitler,
   a. bitkilere saldıran funguslardır.
   b. köklerle mutualistik ilişki oluşturan funguslardır.
   c. fotosentez yapmayan parazitik bitkilerdir.
   d. böcek kapan bitkilerdir.
   e. diğer bitkilerin üstünde büyüyen bitkilerdir.
5. Aşırı sulamayla ilişkili sorunlardan bazısı aşağıdakilerden hangisinde verilmiştir?
   a. Minerallerin kaybı
   b. Aşırı gübreleme
   c. Toprak göçükleri
   d. Akifer tükenmesi
   e. Toprak tuzlanması

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

6. Aşağıdakilerden hangisinde, bir mineralin eksikliği genç yapraklara göre, yaşlı yaprakları daha fazla etkileyebilir?
   a. Bir mikrobesin elementi olduğunda
   b. Bitki içinde çok hareketli olduğunda
   c. Klorofil sentezi için gereksinim duyulduğunda.
   d. Bir makrobesin elementi olduğunda.
   e. Yaşlı yapraklar doğrudan güneş ışığına maruz kaldıklarında.

7. Bir grubu mikorizalı, diğer grubu ise mikorizasız olan, aynı türe ait iki bitki grubu arasında bitki sağlığı açısından en büyük farklılık aşağıdaki ortamlardan hangisinde oluşabilir?
   a. Azot fikse eden bakterilerin bol olduğu yerlerde.
   b. Toprakta drenajın fakir olduğu ortamda
   c. Yazları sıcak kışları soğuk olan ortamda
   d. Toprağın minerallerce nispeten eksik olduğu ortamda
   e. Bir göl ya da nehir gibi, su kütlesinin yakınındaki bir ortamda

8. İki grup domates laboratuvar koşullarında yetiştirilmiştir. Bu gruplardan birinin yetiştiği toprağa humus katılmıştır. Diğerinin yetiştiği toprağa ise humus katılmayarak kontrol grubu yapılmıştır. Humussuz toprakta yetişen bitkilerin yaprakları humusça zengin toprakta yetişenlerle karşılaştırıldığında, sarımsıdır (daha az yeşil). Bu farklılık aşağıdakilerden hangisine bağlanabilir?
   a. Sağlıklı bitkiler, klorofil yapımı için gerekli enerjiyi sağlamak üzere humusun içindeki yaprakların parçalanmasında açığa çıkan besini kullanmıştır.
   b. Humus, toprağı gevşeterek suyun köklere daha kolay ulaşmasını sağlamıştır.
   c. Humus, klorofil sentezi için gerekli magnezyum ve demir gibi mineralleri içermiştir.
   d. Humustaki yaprakların parçalanmasıyla açığa çıkan ısı büyümeyi ve klorofil sentezini arttırmıştır.
   e. Sağlıklı bitkiler humustan klorofili absorblamışlardır.

9. Bir baklagil ve onun mutualistli olan *Rhizobium* ırkı arasındaki özel ilişki aşağıdakilerden hangisine bağlanabilir?
   a. Her bir baklagilin bir fungus ile bir kimyasal diyalogunun varlığına
   b. Her bir *Rhizobium* ırkının, sadece uygun bir baklagil konakçıda iş gören bir nitrojenaz tipine sahip olmasına
   c. Her bir baklagilin, toprağın sadece, o baklagile özgü *Rhizobium*'a sahip olduğu yerde bulunmasına
   d. *Rhizobium* ırkı ve baklagil türü arasında kimyasal sinyaller ve sinyal reseptörü arasındaki özel tanımlamaya
   e. Baklagil köklerinden salgılanan enzimlerin, uyumlu olmayan bütün *Rhizobium* ırklarını yok etmesine

10. **ÇİZİNİZ** Katyon değişimini gösteren basit bir şekil çiziniz. Bu şekilde, bir kök tüyü, anyonlara sahip bir toprak parçacığı ve mineral bir katyonla yer değiştirmiş bir hidrojen iyonunu gösteriniz.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Şekil 37.10'da, resimdeki bitkiyi dışarı çıkardığınız düşünün. Toprak bakterileri, karasal bitkiler ortaya çıkmadan *önce*, azot döngüsünün sürdürülmesini nasıl sağlamıştır.

12. **BİLİMSEL SORGULAMA**

Asidik yağışta, hidrojen iyonu (H^+) konsantrasyonu anormal derecede yüksektir. Toprakta kalsiyum (Ca^{2+}), potasyum (K^+) ve magnezyum (Mg^{2+}) gibi besin maddelerinin azalması, asidik yağışın etkilerinden biridir. Asidik yağışların bu besin maddelerini topraktan nasıl yıkadığını açıklayan bir hipotez kurunuz. Bu hipotezinizi nasıl test edersiniz?

13. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

Pek çok ülkede, sulama sonucu, akiferler toprak çökmesine ve ürünlerin azalmasına neden olacak kadar çok tüketilmektedir. Bunun sonucunda, su giderek daha derin kuyulardan çekilmektedir. Pek çok durumda, yer altı sularının çekilmesi akiferlerin doğal yenilenme hızlarının üstüne çıkmıştır. Bu eğilimin olası sonuçlarını tartışınız. Toplum ve bilim, büyüyen bu sorunun çözümüne nasıl yardım edebilir?

14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Çevresel ilişkiler Bitkilerin içinde büyüdüğü toprak her taksonomik alemden organizmalarla doludur. Kısa bir makale (100-150 kelimelik), bitki beslemesini arttırmak için, bitkilerin bakteriler, funguslar ve hayvanlarla nasıl mutualistik ilişkiye girdiklerini tartışınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. MasteringBiology® Assignments

Ev ödevi Bitkilerde Azot Beslenmesi

Aktiviteler Bitkiler topraktan mineralleri nasıl alırlar • Grafik çiziniz!: Küresel Toprak Yok oluşu • Toprak Oluşumu ve Besin Maddesi Alınımı

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • *BioFlix* 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Angiospermlerde Üreme ve Biyoteknoloji



▲ Şekil 38.1 **Bu bal arısı bu çiçekle neden eşleşmeye çalışmaktadır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

38.1 Çiçekler, çifte döllenme ve meyve, angiosperm yaşam döngüsünün eşsiz özellikleridir
38.2 Çiçekli bitkiler eşeyli, eşeysiz olarak ya da her iki yolla da ürerler
38.3 İnsanlar ıslah ve genetik mühendisliği sayesinde kültür bitkilerini değişime uğratırlar

GENEL BAKIŞ

Hilekârın çiçekleri

Campsoscolia ciliata türünün erkek yaban arıları genellikle Akdeniz orkidesi *Ophrys speculum* türünün çiçekleri ile çiftleşmeye çalışır (**Şekil 38.1**). Bu karşılaşma sırasında, bir polen kesesi böceğin vücuduna yapışır. Sonuçta, hayal kırıklığına uğrayan arılar, çiçekten ayrılarak poleni başka bir *Ophyrs* çiçeğinde biriktirir. *Ophrys* çiçekleri, erkek arılara yalnızca cinsellikle ilgili bir hayal kırıklığı yaşatmakla kalmayıp, ödül olarak nektar da vermezler. Öyleyse, erkek arıları bu orkideye bu denli aşık eden nedir? Bunun yanıtı, orkidenin en büyük taçyaprağının şeklinin ve bu yaprağın çevresindeki turuncu tüylerin oluşturduğu fırfırların dişi yaban arısına benzemesidir. Ancak, gözle görülebilir bu ipuçları hilenin yalnızca bir bölümünü oluşturur: *Ophyrs* orkideleri ayrıca, eşeysel olarak dişi yaban arılarının ürettiğine benzeyen, kokulu bir kimyasal da yayarlar.

Bu orkide ve onun tozlaştırıcısı olan yaban arısı, angiospermlerin (çiçekli bitkiler), uzaklarda yaşayan diğer angiosperm türleriyle eşeyli olarak üremelerinin şaşırtıcı yollarından birine örnek oluşturur. Bununla birlikte, cinsellik, angiospermlerin tek üreme yolları değildir. Pek çok tür, eşeysiz olarak üremek suretiyle de kalıtsal olarak ebeveynin aynı olan döller verir.

Böceğin çiçekle olan ilişkisinden herhangi bir yarar sağlayamaması, orkide ve yaban arısı örneğinin alışılagelmedik bir yönüdür. Bu süreçte, zaman ve enerji harcayan böceğin zindeliği olasılıkla azalmaktadır. Daha tipik olanı, bir bitki bir hayvan tozlaştırıcısına çiçeklerini cinsellik için değil, fakat enerjice zengin nektar ve polen vermek için sunmasıdır. Böylece, hem bitki ve hem de tozlaştırıcı yarar sağlar; yani, simbiyotik ilişki mutualistiktir. Diğer organizmalarla mutualistik ilişki kurmak bitkiler aleminde çok yaygındır. Aslında, evrimsel geçmişlerinin son dönemlerinde, bazı çiçekli bitkiler, sadece onların tohumlarını yayan bir hayvanla değil, aynı zamanda onlara su ve mineral besin maddeleri sağlayan ve de onlara saldıran rekabetçilerine, patojenlere ve otçullara karşı koruyan mutualistik ilişkiler kurmuşlardır. Bu iyiliklere karşılık olarak, hayvan tipik olarak bitki tohumlarının ve meyvelerinin bir bölümünü tüketir. Bu çok belirgin mutualistik ilişkide yer alan bitki simbiyontları kültür bitkisi; hayvan simbiyontlar ise insanlar olarak isimlendirilir.

Kültür bitkilerinin evcilleştirilmesinin kökeni 10.000 yıldan daha öncesine dayandığından, bitki ıslahçıları yapay seçilimle birkaç yüz yabani angiosperm türünün özelliklerini genetiksel olarak değiştirmiştir. Bu yolla günümüzde yetiştirdiğimiz kültür bitkileri geliştirilmiştir. Genetik mühendisliği, şu an bitkileri değişime uğratabileceğimiz yolların çeşitliliğini ve hızını artırmıştır.

Bölüm 29 ve 30'da bitki üremesine evrimsel açıdan yaklaşmıştık. Bunun için, karasal bitkilerin alglerden oluşan atalarından nasıl ortaya çıktıklarını izlemiştik. Burada ise, çiçekli bitkilerin üreme biyolojisini daha ayrıntılı inceleyeceğiz. Çünkü angiospermler karasal ekosistemlerin çoğunda ve tarımda en önemli bitki grubudur. Angiospermlerin eşeyli ve şeysiz üremesini tartıştıktan sonra, modern bitki biyoteknolojisi ile ilgili çelişkilerin yanı sıra, kültür bitikilerinin genetiksel olarak değişime uğratılmasında insanların rolünü inceleyeceğiz.

KAVRAM **38.1**

Çiçekler, çifte döllenme ve meyve, angiosperm yaşam döngüsünün eşsiz özellikleridir

Bitkilerin yaşam döngülerinde bir döl almaşı karakteristiktir. Bu döl almaşında, çok hücreli haploid (n) ve diploid (2n) nesiller nöbetleşe birbirini üretirler (bakınız 29.5 ve 30.10).

Diploit bitki, yani sporofit, mayozla haploid sporlar üretir. Bu sporlar mitozla bölünür ve sonuçta gametleri (sperm ve yumurtalar) üreten erkek ve dişi haploid bitkiler, yani çok hücreli gametofitler oluşturulur. Gametlerin birleşmesi, yani **döllenme** sonucu diploid zigotlar oluşur. Zigotlar mitozla bölünerek yeni sporofitler oluşturur. Angiospermlerde, sporofit baskın nesildir: Gametofitten daha büyük, daha belirgin ve daha uzun ömürlüdür. Tohumlu bitki evrimi süresince, gametofitlerin boyutları küçülmüş ve beslenme açısından tamamen sporofite bağımlı hale gelmişlerdir. Yalnızca birkaç hücreden oluşan Angiosperm gametofitleri bütün bitkiler arasında en indirgenmiş olanıdır. **Şekil 38.2**'de angiosperm yaşam döngüsü özetlenmiştir. Daha ayrıntılı olarak ise Şekil 30.10'da verilmiştir. Angiosperm yaşam döngüsündeki türemiş Anahtar özellikler, "üç F" olarak, yani çiçekler, çifte döllenme ve meyveler olarak hatırlanabilir. Gimnospermlerin yanı sıra angiospermler de tohumlu bitkilerdir. Bu nedenle, angiosperm yaşam döngüsünün anlaşılmasında tohumun yapı ve işlevinin bilinmesi de önem taşır.

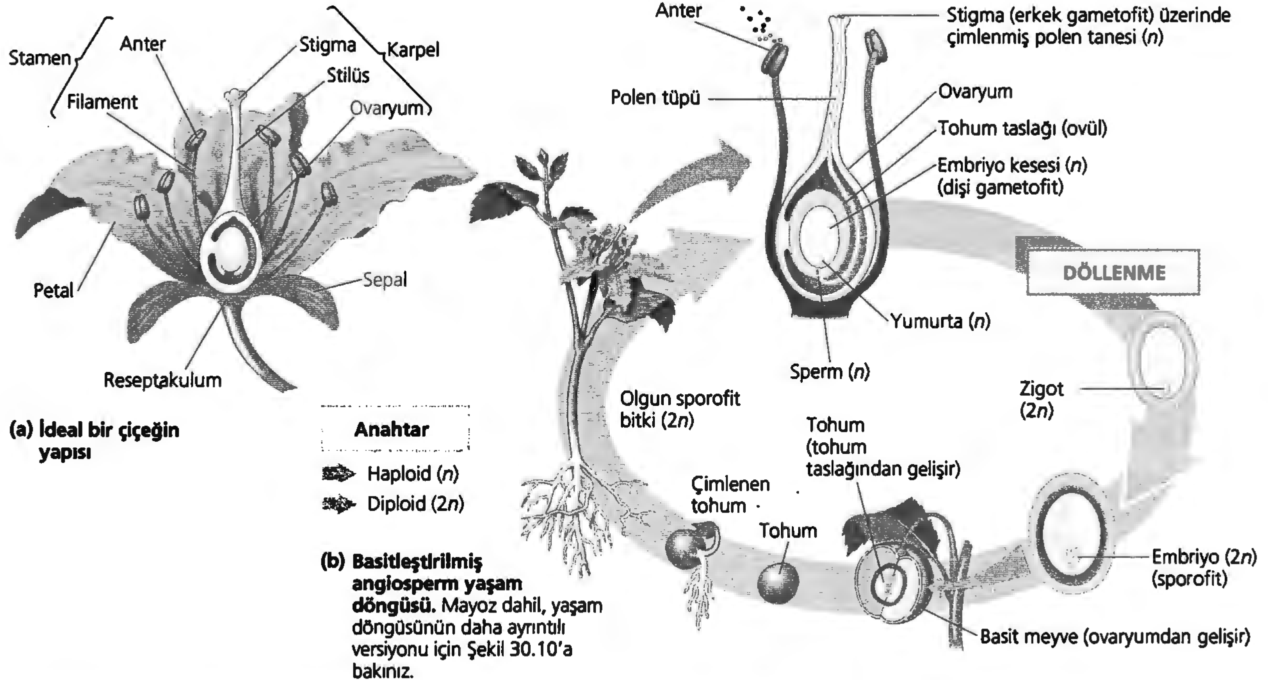
Çiçeğin Yapısı ve İşlevi

Angiosperm sporofitlerinin üreme yapılarını oluşturan çiçekler, çiçek organları olarak isimlendirilen, değişime uğramış dört adet yapraktan oluşur. Vejetatif sürügünlerin aksine, çiçekler kısa sürgünlerdir; çiçek ve meyve oluştuktan sonra büyümeleri durur.

Çiçek organları-**sepaller, petaller, stamenler ve karpeller-reseptakulum** olarak isimlendirilen bir gövde kısmına bağlanmıştır. Stamenler ve karpeller üreme organlarıyken, sepaller ve petaller verimsizdir. Henüz açılmamış çiçek tomurcuklarını kuşatan ve koruyan sepallerin görünümleri, diğer çiçek organlarına göre, çoğunlukla daha yapraksıdır. Tipik olarak, petaller sepallerden daha yapraksı olup, böcekler ve diğer tozlaştırıcılar tarafından çiçeğin fark edilmesini sağlar.

Bir stamen, filament olarak isimlendirilen bir sap ve **anter** olarak isimlendirilen ve uçta yer alan bir yapıdan oluşmuştur; anterin içinde polen üreten ve mikrosporangiyum (polen keseleri) olarak isimlendirilen odacıklar vardır. Bir karpel, kaidesinde bir **ovaryum ile** uzun ve ince bir **stilüse** sahiptir. Stilüsün üstünde genel olarak poleni yakalayan ve **stigma** olarak isimlendirilen bir yapı vardır. Ovaryumun içinde bir ya da birden fazla tohum taslağı **(ovül)** bulunur; tohum taslaklarının sayısı türe göre değişir. Şekil 38.2'de gösterilen çiçek tek karpelli olmasına karşın, pek çok türde çok sayıda karpel bulunur. Türlerin çoğunda, iki ya da daha fazla karpel tek bir yapı olarak birleşmiştir; bunun sonucunda, iki ya da daha fazla odacıklı bir ovaryum oluşur. Bu odacıkların her biri, bir ya da daha fazla tohum taslağı içerir. **Pistil** terimi, bazen tek bir karpel ya da bir veya birden fazla birleşik karpelin ifade edilmesinde kullanılır.

Tam çiçekler, dört organın hepsine sahiptirler (bakınız Şekil 38.2a). Bazı türlerde çiçekler eksiktir. Bu tür **eksik çiçeklerde** sepal, petal, stamen ya da karpel bulunmaz. Örneğin, çimen çiçeklerinin çoğunda petal yoktur. Bazı eksik çiçekler verimsizdirler, yani işlevsel stamen ya da karpellere sahip değillerdir; diğerleri *tek eşeylidir*. Ayrıca, çiçekler boyut, şekil, renk, koku, organ düzenlenişi ve açılma dönemi açısından değişiklik gösterirler. Bazıları tek tek çıkarken, diğerleri **infloresans** olarak isimlendirilen gösterişli kümeler biçiminde düzenlenmiştir. Örneğin, bir ayçiçeğinin merkezi diski çok küçük, yüzlerce eksik çiçekten oluşmuştur. Petal gibi gözükenler aslında verimsiz (steril) çiçeklerdir (bakınız Şekil 1.3). Çiçeklerde çeşitliliklerin çoğu özel tozlaştırıcılara adaptasyonu temsil etmektedir.



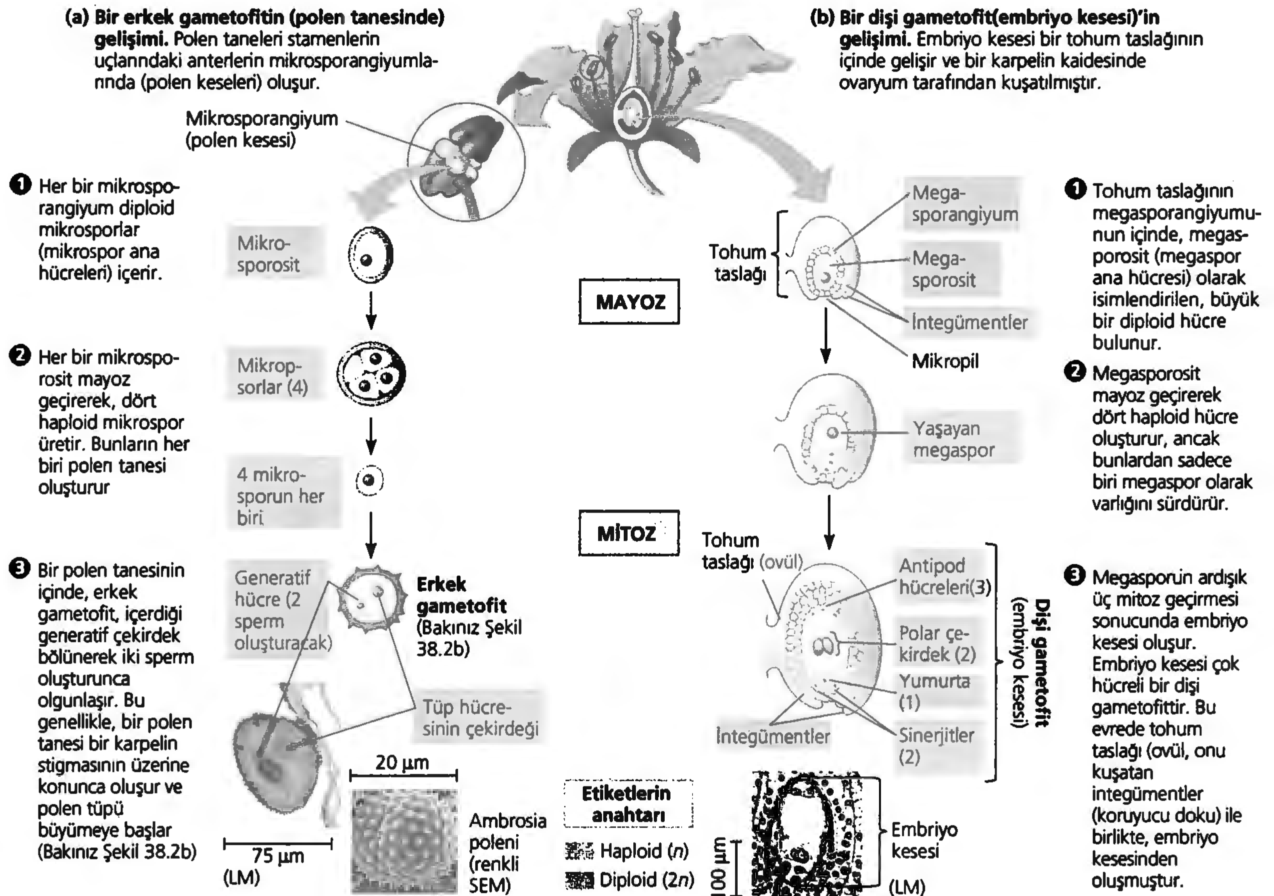
▲ **Şekil 38.2 Angiosperm üremesine genel bir bakış.**

Polen Tanelerinde Erkek Gametofitlerin Gelişimi

Her bir anter, polen kesesi olarak da bilinen, dört mikrosporangiyum içerir. Mikrosporangiyumların içinde *mikrosporosistler* ya da mikropsor ana hücresi olarak isimlendirilen pek çok diploid hücre bulunur (**Şekil 38.3a**). Her bir mikrosporosit mayoz geçirir. Bunun sonucunda, dört haploid **mikrospor** oluşur. Daha sonra her bir mikrospor mitoz geçirerek yalnızca iki hücreden oluşan erkek bir gametofit oluşturur: generatif hücre ve tüp hücresi. Bu iki hücre ve spor çeperi bir **polen tanesi** oluşturur. Hem mikrospor ve hem de anter tarafından üretilen maddelerden oluşan spor çeperi, türe özgü gösterişli süse sahiptir. Erkek gametofitin olgunlaşması sırasında, generatif hücre tüp hücresine geçer ve spor çeperi tamamlanır. Artık, tüp hücresi, onun içinde tamamen serbest duran bir hücreye sahiptir. Mikrosporangiyum parçalanarak açılır ve polen serbest kalır. Bir polen tanesi bir stigmanın alıcı yüzeyine taşınabilir. Tüp hücresi, orada **polen tüpünü** oluşturur. Polen tüpü, spermi dişi gametofite gönderen uzun bir hücresel çıkıntıdır. Polen tüpleri 1 cm/s ya da daha hızlı büyürler. Polen tüpü stilüsün içinde uzadıkça, generatif hücre çoğunlukla bölünerek iki sperm hücresi oluşturur. Bu sperm hücreleri tüp hücresinin içinde kalır (bakınız Şekil 30.10). Polen tüpü stilüsün içinden ovaryuma doğru büyüyerek, sperm hücrelerini dişi gametofitin yanına bırakır.

Dişi Gametofitlerin Gelişimi (Embriyo Keseleri)

Angiosperm türleri arasında, **embriyo kesesi** olarak da bilinen, dişi gametofitin gelişimde 15 varyasyon vardır. Biz yalnızca bunlardan yaygın olan biri üzerinde duracağız. Bütün süreç, megasporangiyum olarak isimlendirilen her bir tohum taslağının içindeki bir dokuda gerçekleşir. *Mikropil* olarak isimlendirilen bir açıklık hariç, iki adet *integüment* (tohum kabuğuna dönüşecek olan sporofitik doku tabakaları), her bir megasporangiyumu kuşatır. Her bir tohum taslağının içindeki bir hücre, yani megasporosit (ya da megaspor ana hücresi) büyüyüp mayoz geçirerek dört haploid **megaspor** üretince, dişi gametofitin gelişimi başlar (**Şekil 38.3b**). Oluşan megasporlardan sadece biri yaşarken, diğerleri bozulur.



▲ Şekil 38.3 **Angiospermlerde erkek ve dişi gametofitin oluşumu.**

Yaşayan megasporun çekirdeği, sitokinez oluşmaksızın, ardışık üç mitoz geçirir. Bunun sonucunda, sekiz haploid çekirdek içeren büyük bir hücre oluşur. Bu çok çekirdekli kütle, zarlar tarafından çok hücreli bir dişi gametofit- embriyo kesesi- olarak bölmelere ayrılır. Çekirdeğin hangi hücrede yer alacağını, mikropilin yanından kökenlenen oksin hormonunun gradiyenti belirler. Mikropilin yer aldığı uçta, yumurta hücresinin her iki yanında sinerjitler olarak isimlendirilen iki hücre yer alır. Sinerjitler, polen tüpünün embriyo kesesini bulmasına yardım ederler. Embriyo kesesinin karşı ucunda, işlevi bilinmeyen üç adet antipod hücresi yer alır. Kutup çekirdekleri olarak isimlendirilen diğer iki çekirdek, birbirinden ayrı hücrelerde yer almaz. Bu iki çekirdek, embriyo kesesinin büyük merkezi hücresinin sitoplazmasını paylaşır. Bu evrede, bir tohumu verecek olan tohum taslağı, embriyo kesesi ve onu kuşatan iki integümentten oluşmuştur.

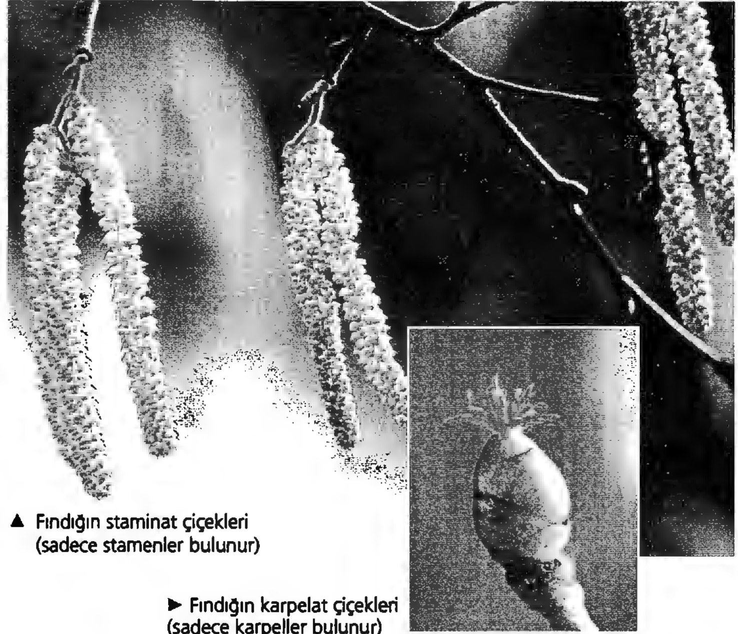
▼ **Şekil 38.4**

İnceleme Çiçeklerde Tozlaşmanın İncelenmesi

Angiosperm türlerinin çoğu, bir bitkideki bir çiçeğin anterindeki poleni diğer bir bitkideki bir çiçeğinin stigmasına taşıyan canlı (biyotik) ya da cansız (abiyotik) tozlaştırma ajanlarına bağımlıdır. Bütün angiospermlerde tozlaşmanın yaklaşık %80'i biyotik olup, bu süreç için hayvanlar kullanılır. Abiyotik ajanlarla tozlaşan türlerin ise, %98'i rüzgara ve %2'si ise suya bağımlıdır (Bazı angiosperm türleri kendi kendine tozlaşır, fakat doğada böyle türler kendi döllek olarak sınırlandırılmıştır.)

Rüzgarla Abiyotik Tozlaşma

Bütün angiosperm bitkilerin yaklaşık %20'si rüzgarla tozlaşır. Bu tür bitkilerin üreme başansı tozlaştırıcıların ilgilerinin çekilmesine bağlı olmadığından, renkli ve kokulu çiçeklere avantaj sağlayan bir seçilim baskısı görülmez. Bu nedenle, rüzgarla tozlaşan bitkilerin çiçekleri genellikle küçük ve yeşil renkli olup, pek göze çarpmaz. Ayrıca ne nektar ne de koku üretirler. Ilıman kuşak ağaçlarının ve çimenlerin çoğu rüzgarla tozlaşırlar. Fındık (*Corylus avellana*, burada gösterilen) ve ılıman kuşağın rüzgarla tozlaşan diğer pek çok ağaçları erken baharda çiçeklenir. Çünkü, bu bitkilerde bu dönemde polen taşınmasını etkileyecek olan yapraklar bulunmaz. Rüzgarla tozlaşmanın nispi yetersizliği, çok fazla miktarda polen tanesi üretilerek doldurulur. Rüzgar tüneli çalışmaları, rüzgarla tozlaşmanın genellikle göründüğünden daha etkili olduğunu göstermiştir. Çünkü, çiçeğin yapısı polen yakalanmasına yardım eden, anafor (içe çeken) akıntılar yaratır.

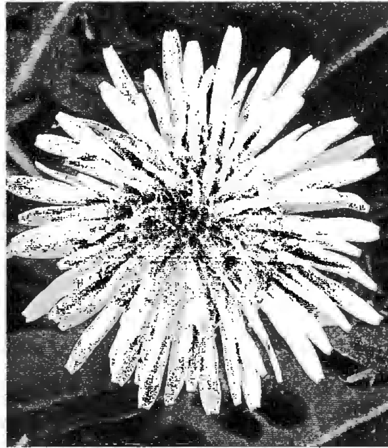


▲ Fındığın staminat çiçekleri (sadece stamenler bulunur)

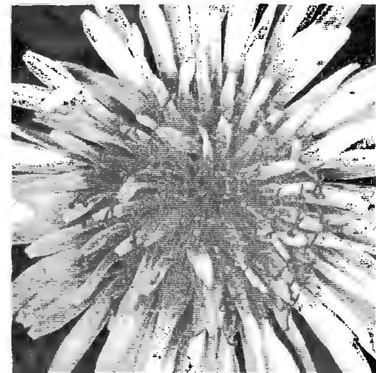
► Fındığın karpelat çiçekleri (sadece karpeller bulunur)

Arılarla Tozlaşma

Bütün çiçekli bitkilerin yaklaşık %65'i tozlaşma için böceklere gereksinim duyar; hatta başlıca kültür bitkilerinde bu oran daha fazladır. Bal arıları en önemli tozlaştırıcı böceklerdendir. Avrupa ve Kuzey Amerika'da balarısı populasyonlarının küçülmesinden endişe duyulmaktadır. Tozlaştırıcı balarıları beslenme için nektar ve polene bağımlıdırlar. Tipik olarak, balarısı ile tozlaşan çiçekler hoş ve tatlı kokuludurlar. Başlıca sarı ve mavi olmak üzere, parlak renkler balarılarının ilgisini çeker. Kırmızıyı göremeyen balarıları ultraviyole ışınları görebilirler. Karahindiba (*Taraxacum vulgare*) gibi bal arısıyla tozlaşan çiçeklerde, "nektar kılavuzu" olarak isimlendirilen ultraviyole işaretler bulunur. Bu işaretler böceklerin nektaryumların (nektar üreten bezler) yerlerini bulmalarına yardım eder. Fakat bizler bu işaretleri sadece ultraviyole ışık altında görebiliriz.



▲ Normal ışık altında karahindiba



▲ Ultraviyole ışık altında karahindiba

Angiospermlerde, tozlaşma polenin bir anterden stigmaya taşınmasıdır. Tozlaşma; rüzgar su ya da hayvanlarla gerçekleşir (Şekil 38.4). Çimenler ve pek çok ağaç dahil, rüzgarla tozlaşan çiçeklerden, çok büyük miktarlarda küçük polen serbest bırakılarak rüzgarla oluşan rastgele dağılım telafi edilir. Hava, yılın belli aralıklarında polen taneleriyle dolar. Polen alerjisi sorunu olan kişiler bunu iyi bilirler. Sucul bitkilerin bazı türleri polenlerini yayabilmek için suya bağımlıdırlar. Buna karşın, angiosperm türlerinin çoğu, bir çiçekten diğerine doğrudan polen taşınımı için böceklere, kuşlara ya da diğer tozlaştırıcı hayvanlara bağımlıdırlar. Eğer tozlaşma başarılı olursa, bir polen tanesi bir polen tüpü oluşturur. Daha sonra polen tüpü stilüsten ovaryuma doğru büyür.



▲ Güve çiçeğinin üzerindeki güve

Güve ve kelebeklerle Tozlaşma

Güve ve kelebekler kokuyu algıladıklarından, bu hayvanların tozlaştırdıkları çiçekler çoğunlukla hoş kokuludurlar. Kelebekler pek çok parlak rengi algılayabilirler. Güvelerle tozlaşan çiçekler çoğunlukla beyaz ya da sarı renklidir. Bu çiçekler güvelerin aktif olduğu geceleri açarlar. Bir yukka bitkisi (burada gösterilen), tek bir güve türüyle tozlaşır. Bu güve türünde polenin stigmaya dolmasını sağlayan çıkıntılar bulunur. Güve daha sonra yumurtalarını doğrudan ovaryumda biriktirir. Larvalar gelişen bazı tohumları yer, fakat tozlaşmanın etkili ve güvenilir bir tozlaştırıcı tarafından yapılmış olmasıyla bu harcamanın üstesinden gelinir. Eğer bir güve çok fazla yumurta biriktirirse, bitkiyi aşırı tüketen bireyler seçilerek, çiçek bitkiden atılır.

? *Bir bitkinin oldukça özel bir tozlaştırıcı hayvanının olmasının yararı ve tehlikesi ne olabilir?*



▲ Stapelia çiçeği üzerindeki etsineği

Sineklerle Tozlaşma

Sineklerle tozlaşan çiçeklerin çoğu kırmızımsı ve etsi olup, leş gibi kokar. Stapelia türünün çiçeklerini ziyaret eden etsinekleri, çiçeği kokmuş et sanarak yumurtalarını çiçeğin üstüne bırakırlar. Bu sırada polenler etsineğine bulaşarak diğer çiçeklere taşınırlar. Yumurtalar çatlayıp larvalar çıkınca, tüketilecek leş bulamadıklarından ölürler.



▲ Uzun burunlu yarasa geceleri kaktüs çiçeğinin üzerinde beslenir.

Yarasalarla Tozlaşma

Güveyle tozlaşan çiçekler gibi, yarasalarla tozlaşan çiçekler de, gece gelen tozlaştırıcılarını ilgisini çekmek için açık renkli ve kokuludurlar. Uzun burunlu yarasa (*Leptonycteris curasoae yerbabuenae*) Birleşik Devletler'in güneybatısında ve Meksika'da agave ve kaktüsün nektar ve polenleri ile beslenir. Beslenme sırasında, yarasalar bir bitkiden diğerine polen taşırlar. Uzun burunlu yarasalar tehlike altında olan bir türdür.

Kuşlarla Tozlaşma

Hasekiküpesi çiçekleri gibi, kuşlarla tozlaşan çiçekler, genellikle büyük ve parlak kırmızı ya da sarıdırlar, fakat az koku yayarlar. Kuşların koku alma duyuları genellikle zayıf olduğundan, koku üretimini avantajlı hale getiren bir seçilim baskısı görülmez. Bununla birlikte, çiçekler, tozlaşan kuşların yüksek enerji gereksinimlerinin karşılanmasına yardım eden ve nektar olarak isimlendirilen şekerimsi bir çözelti üretirler. Pek çok çiçeğin kaidesinde bulunan nektaryumlar tarafından üretilen nektarın birincil işlevi, tozlaştırıcıyı "ödüllendirmektir". Bu tür çiçeklerin petalleri çoğunlukla birleşerek kuşun kıvrık gagasına uygunluk gösteren kıvrık bir çiçek tüpü oluştururlar.



▶ Hasekiküpesi çiçeğinin nektarını içen bir sinekkuşu

EVRİM Birinin diğeri üzerinde yarattığı seçilime karşılık olarak, birbiriyle etkileşen iki türün birlikte evrimleşmesi, **birlikte evrimleşme (koevolusyon)** olarak isimlendirilir. Pek çok çiçekli bitki türü, onlara ait özel tozlaştırıcılarıyla birlikte evrimleşmiştir. Doğal seçilim, çiçek-tozlaştırıcı arasındaki mutualizmi geliştiren, yapılarında küçük sapmaları olan bitki ve hayvanların bireylerine avantaj sağlar. Örneğin, bazı türlerin petalleri birleşiktir. Bu tip petaller nektaryumları çok derinde bulunan, uzun ve tüpsü yapılar oluştururlar. Charles Darwin, çiçek ve böcek arasındaki yarışın, bir çiçek tüpünün uzunluğu ve bir pipete benzeyen, böceğin hortumunun uzunluğu arasında bir uyuma yol açmış olabileceğini öne sürmüştür. Vücuduna polen toplamaksızın, çiçeklerin nektarını içmeye yetecek uzunlukta bir dile sahip olan bir böceği düşünün. Bu bitkilerin diğerlerini dölleyememesi, evrimsel açıdan onun uyumunu azaltacaktır. Bu durumda doğal seçilim, tüpü daha uzun olan çiçeklere avantaj sağlayacaktır. Diğer yandan, tüp için dili çok kısa olan bir böcek, besin kaynağı olarak nektar kullanamayacağından, uzun dilli rakiplerine göre, seçilim üstünlüğünü kaybedecektir. Sonuç olarak, çiçeklerin şekli ve boyutları, bu çiçeklerin tozlaşmasını sağlayan hayvanların polen yapışan bölgelerine yakın bir uygunluk gösterir. Aslında, Darwin, Madagaskar'da yetişen uzun, tüpsü bir çiçeğin boy uzunluğuna dayanarak, hortum uzunluğu 28 cm olan, tozlaştırıcı bir güvenin var olabileceğini tahmin etmiştir. Darwin'in ölümünden 20 yıl sonra böyle bir güve bulunmuştur (**Şekil 38.5**).

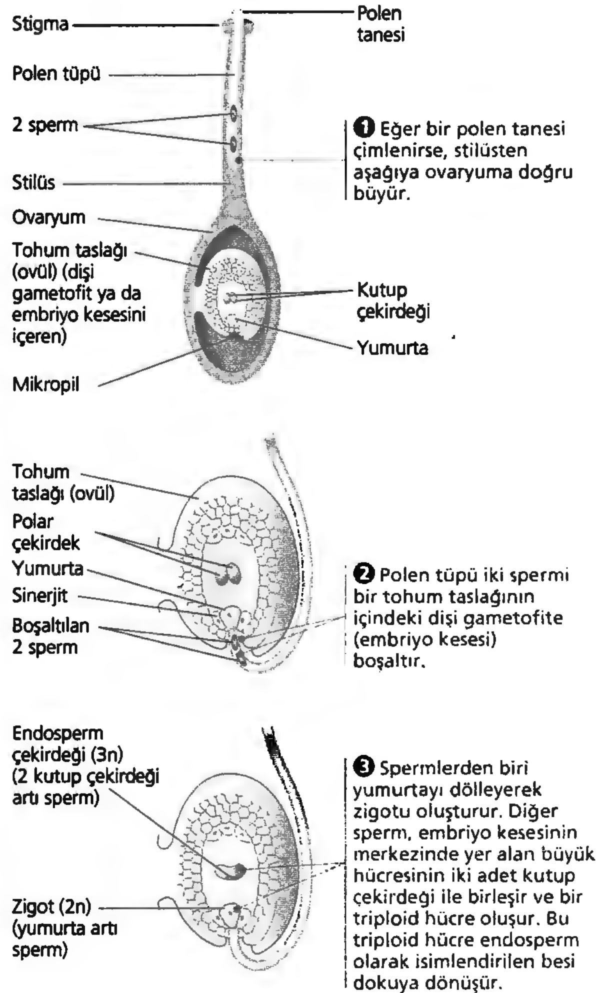


▲ **Şekil 38.5 Bir çiçek ve tozlaştırıcı bir hayvanın birlikte evrimleşmesi (koevolusyon).** Madagaskar orkidesi, *Angraecum sesquipedale*'nin uzun çiçek tüpü, bu çiçeğin tozlaştırıcısı olan şahin güve kelebeği, *Xanthopan morganii praedicta*'nın 28 cm uzunluğundaki hortumu ile birlikte evrimleşmiştir. Bu güve ismini, Darwin'in onu öngörmesinden almıştır.

Çifte Döllenme

Tozlaşma anında, polen tanesi tipik olarak yalnızca tüp hücresi ve generatif çekirdekten oluşmuştur. Bir polen tanesi uygun bir stigmanın üstüne düştükten sonra, su emer ve bir polen tüpü oluşturarak çimlenir. Polen tüpü stilüsün hücreleri arasından ovaryuma doğru büyür (**Şekil 38.6**). Bu sırada, generatif hücre mitozla bölünerek iki sperm oluşturur. Polen tüpünün ucu, sinerjitlerin oluşturduğu ilgi çekici kimyasallara yanıt vererek mikropile doğru büyür. Polen tüpü ulaşınca, iki sinerjitten biri ölmeye başlar. Böylece polen tüpünün boşalttığı iki spermin embriyo kesesine girmeleri için bir geçit sağlanmış olur.

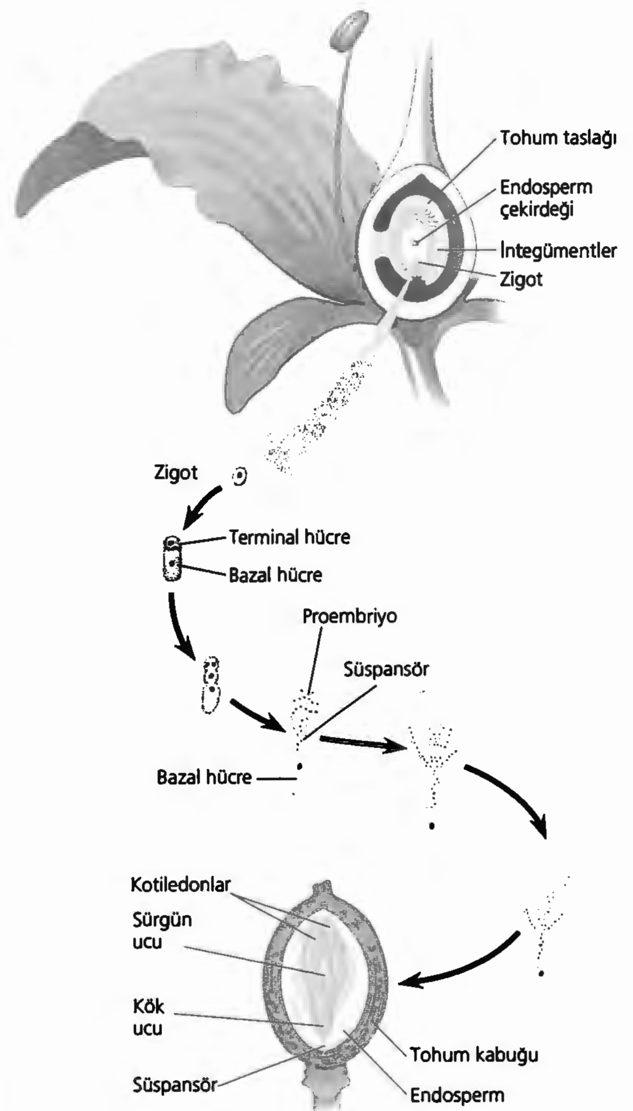
Dişi gametofite ulaşınca, spermlerden biri yumurtayı dölleyerek zigotu oluşturur. Diğer sperm ise iki kutup çekirdeği ile birleşir ve dişi gametofitin büyük merkezi hücresinin ortasında triploid (3n) bir çekirdek oluşturur. Bu büyük hücre



▲ **Şekil 38.6 Polen tüpünün büyümesi ve çifte döllenme.**

tohumun besin depo eden dokusunu, yani **endospermi** oluşturacaktır. İki sperm hücresinin dişi gametofitteki farklı çekirdekler ile birleşmesi **çifte döllenme** olarak isimlendirilir. Çifte döllenmeyle, endospermin, sadece yumurtanın döllendiği tohum taslaklarında gelişmesi sağlanır. Böylece, angiospermlerin döllenmemiş tohum taslaklarındaki besin maddelerini boş yere tüketmelerini önlenmiş olur.

Diş gametofiti kuşatan dokular, normal koşullar altında yetişen bitkilerde, döllenmenin araştırıcılar tarafından doğrudan gözlenmesini önlemiştir. Yine de, bilim insanları çimlenen polen tanelerinden spermi, dişi gametofitlerden de yumurtaları izole etmişler ve in vitro (yapay bir ortamda)'da bitki gametlerinin birleşmesini gözlemişlerdir. Gamet birleşmesinden sonra oluşan ilk hücresel olay, hayvanlardaki gamet birleşmesi sırasında gözlendiği gibi (bakınız 47. Bölüm), yumurtanın sitoplazmasında kalsiyum iyonlarının (Ca^{2+}) düzeylerinin artmasıdır. Hayvanlarla olan diğer bir benzerlik, bir yumurtanın birden fazla sperm tarafından döllenmesi, yani polisperminin engellenmesidir. Nitekim, sperm in vitro da bile zigot ile birleşemez. Örneğin, mısırda (*Zea mays*) yumurta ile spermin birleşmeye başlamasından 45 saniye gibi kısa bir süre sonra polispermiye karşı oluşan bu engel belirlenmiştir.



▲ **Şekil 38.7 Bir eudikot bitki embriyosunun gelişimi.** Tohum taslağı olgun bir tohum oluşturuncaya ve integümentler sertleşip bir tohum kabuğuna dönüşünceye kadar, zigot, embriyonik organları tam olarak gelişmemiş embriyonik bir bitkiyi oluşturur.

Tohum Oluşumu, Yapısı ve İşlevi

Çifte döllenmeden sonra, her bir tohum taslağı bir tohuma, ovaryum ise tohum (ları) kuşatan bir meyveye dönüşür. Zigottan embriyo geliştikçe, türe bağlı olarak, tohum değişen ölçülerde protein, yağ ve nişasta depolar. Bu özellik, tohumların neden başlıca besin maddesi tüketicisi olduğunu açıklar. Başlangıçta, karbonhidratlar ve diğer besin maddeleri tohum endosperminde biriktirilir, fakat daha sonra, türe bağlı olarak, embriyonun şişkinleşen kotiledonları (tohum yaprakları) bu işlevi üstlenirler.

Endosperm Gelişimi

Endosperm çoğunlukla embriyodan önce gelişir. Çifte döllenmeden sonra, tohum taslağının merkezde yer alan hücresinin triploid çekirdeği bölünerek, süt kıvamında çok hücreli bir "süper hücre" oluşturur. Sitokinez sonucu, çekirdekler arasında oluşan zarlar, sitoplazmayı bölmelere ayırır. Böylelikle bu sıvı kütle, yani endosperm, çok hücreli hale gelir. Sonuçta, bu "çıplak" hücreler hücre çeperi oluştururlar ve endosperm katılaşır. Hindistan cevizinin "sütü" sıvı, "eti" ise katı endosperme örnektir. Patlamış mısırın beyaz pofuduk kısmı da endospermdir.

Pek çok eudikotun yanı sıra, tahıllarda ve diğer monokotil türlerinde, çimlenmeden sonra, endosperm genç bitkilerin kullanabilecekleri besin maddelerini depolar. Diğer bazı eudikotlarda ise endospermin besin kaynakları, tohum gelişimini tamamlamadan önce, kotiledonlara gönderilir; sonuç olarak, olgunlaşan tohumda endosperm bulunmaz.

Embriyo Gelişimi

Zigotun ilk mitoz bölünme geçirmesinden sonra, döllenmiş yumurta biri kaide, diğeri terminal (uçta yer alan) olmak üzere, iki hücreye ayrılır (**Şekil 38.7**). Bunlardan terminal hücre embriyonun büyük bir kısmını oluşturur. Kaide hücresi ise bölünmeye devam ederek, *süspansör* olarak isimlendirilen bir dizi hücre oluşturur. Süspansör, ana bitkiden ve bazı bitki türlerinde endospermden embriyoya besin maddelerinin taşınmasına yardım eder. Bu sırada, terminal hücre birkaç kez bölünerek süspansöre tutunmuş, küre şeklinde bir proembriyo (erken embriyo) oluşturur. Proembriyonun üzerinde şişkinlikler şeklinde kotiledonlar gelişmeye başlar. İki

kotiledona sahip olan bir eudikot, bu evrede kalp şeklindedir. Monokotillerde sadece tek bir kotiledon gelişir.

Genç kotiledonların oluşmasından hemen sonra, embriyo uzar. İki kotiledon arasında embriyonik sürgün ucu yer alır. Süspansörün tutunduğu, embriyo ekseninin karşı ucunda, embriyonik bir kök ucu oluşur. Tohum çimlendikten sonra -aslında, bitki yaşamının tamamında- sürgün ve köklerin ucunda yer alan apikal meristemler primer büyümeyi sürdürürler (bakınız Şekil 35.11).

Olgun Tohumun Yapısı

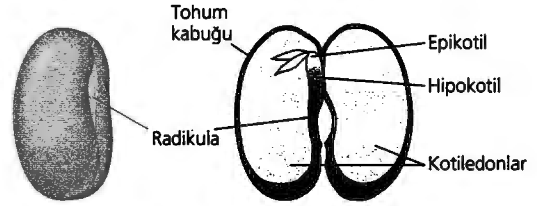
Olgunlaşmanın son döneminde, tohum, içerdiği su ağırlığının %5-15'ine düşünceye kadar su kaybeder. Bir besin kaynağı (kotiledonlar, endosperm ya da her ikisi) tarafından kuşatılan embriyo **dormansiye** girer; yani, büyümesinin durması yanında, metabolizması da neredeyse durur. Embriyo ve besin kaynakları, tohum taslağındaki integümentlerin oluşturduğu sert, koruyucu bir **tohum kabuğu** tarafından kuşatılır. Bazı türlerde, dormansiye, embriyonun kendisinden çok, parçalanmamış bir tohum kabuğunun bulunması neden olur.

Bildiğiniz bahçe fasulyesinin bir tohumunu ikiye ayırarak eudikot tohum tiplerinden birini yakından inceleyebilirsiniz. Embriyo, uzun bir embriyo ekseninden oluşmuştur. Embriyo ekseni etsi kotiledonlara tutunmuştur (**Şekil 38.8a**). Kotiledonların tutunduğu yerin alt kısmı **hipokotil** (Yunanca *hypo*, altında anlamına gelir) olarak isimlendirilir. Hipokotil **radikula** ya da embriyonik kök ile son bulur. Embriyonik eksenin, kotiledonların bağlandığı bölgenin üstünde ve çok küçük, ilk çift yaprağın altında kalan kısmı ise **epikotil**dir (Yunanca, *epi* üst anlamındadır). Epikotil, genç yapraklar ve sürgün apikal meristemi birlikte, plumula olarak isimlendirilir.

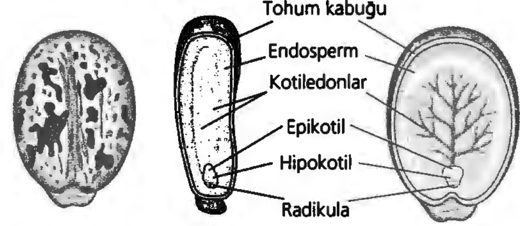
Bahçe fasulyesinin kotiledonları tohum çimlenmezden önce nişasta ile dolar. Çünkü tohum gelişirken kotiledonlar endospermden karbonhidratları absorbe ederler. Bununla birlikte, hintyağı (*Ricinus communis*) gibi, bazı eudikot türlerinin tohumları besinlerini endospermde tutarlar. Bu bitkilerin kotiledonları çok incedir (**Şekil 38.8b**). Kotiledonlar besin maddelerini endospermden absorbe ederek, bu maddeleri tohum çimlenmesi sırasında embriyonun diğer kısımlarına aktarırlar.

Monokotillerin embriyosunda yalnızca tek bir kotiledon bulunur (**Şekil 38.8c**). Mısır ve buğday dahil, çimenler skutellum olarak isimlendirilen özelleşmiş bir kotiledona sahiptir (Latince *scutella*, skutellanın şeklini andıran, küçük bir kalkan anlamına gelir). Büyük bir yüzey alanına sahip olan skutellum, endospermin karşısında sıkıştırılmış bir konumda durur ve çimlenme sırasında endospermden besin maddelerini absorblar. Bir çimen tohumunun embriyosu koruyucu iki kılıf ile kuşatılmıştır: genç sürgünü örten bir **koleoptil** ve genç kökü örten **kolerhiza**. Çimlenmeden sonra, her iki yapı toprağın içine girmeye yardım eder.

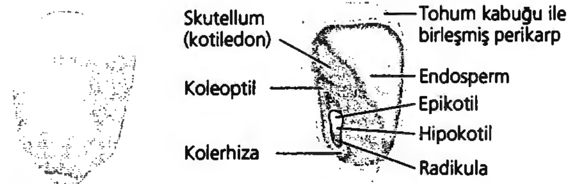
Tohum ağırlığı bazı orkideler için 1µg'dan daha az olabileceği gibi, coco-de-mer palmiyelerininki gibi 20 kg olabilir. Orkide tohumlarında neredeyse besin rezervi hiç yoktur. Bu nedenle, çimlenmeden önce mikorizalara simbiyotik olarak bağlanmaları gerekir. Büyük ve endospermce zengin palmiye tohumları ise besin maddesince fakir kumsallarda genç bitkilerin gelişmesine yarayan bir adaptasyondur.



(a) Kalın kotiledonlu bir eudikot, bahçe fasulyesi. Etsi kotiledonlar besin depolarlar. Bu besin tohum çimlenmeden önce endospermden absorblanır.



(b) İnce kotiledonlu bir eudikot, hintyağı bitkisi. Dar, zarsı kotiledonlar (kenarda ve yassı olarak gösterilmiş) tohum çimlenince besini endospermden absorblar.



(c) Mısır, bir monokotil. Diğer bütün monokotiller gibi, mısır da sadece tek kotiledonludur. Mısır ve diğer çimenler skutellum olarak isimlendirilen büyük bir kotiledona sahiptirler. Embriyonik sürgün koleoptil olarak isimlendirilen bir yapı ile kuşatılmıştır. Kolerhiza ise genç kökü kuşatır.

▲ **Şekil 38.8 Tohumun yapısı.**

BAĞLANTI KUR *Kotiledon sayısına ek olarak, monokotil ve eudikotlar arasında farklı olan diğer yapılar nelerdir? (bakınız sayfa 631'de Şekil 30.13)*

Tohum Dormansisi: Zorlu Koşullara Karşı Geliştirilen Bir Adaptasyon

Tohum dormansisini kırmak için gerekli çevresel koşullar türler arasında değişiklik gösterir. Bazı türlerin tohumları, uygun bir ortamda kısa sürede çimlenirken, diğerleri, uygun bir yere ekilseler bile, uygun bir çevresel sinyal dormansiyi kırmalarını gerektirinceye kadar, dormant (uyku halinde) kalırlar.

Tohum dormansisini kırmak için özel sinyallere gereksinim duyulması, fidelerin en avantajlı yer ve anda çimlenme şanslarını arttırır. Örneğin, pek çok çöl bitkisinin tohumları sadece yeterli yağıştan sonra çimlenir. Eğer orta bir serpintiden (çiselemeden) sonra çimlenmeleri halinde, toprak kısa bir süre içinde susuz kalacak ve genç bitkileri destekleyeme-

yecektir. Doğal yangınların yaygın olduğu yerlerde, pek çok tohum dormansiyi kırmak için şiddetli ısı ya da dumana gereksinim duyar; bu nedenle, genç bitkiler, rekabetçi bitki örtüsü yangın tarafından yok edildikten sonra çok bollaşırlar. Kışların sert geçtiği yerlerde, tohumlar uzunca bir süre soğuk bir döneme maruz kalmaya gereksinim duyarlar. Böylece, yazın ya da sonbaharda ekilen tohumlar bir sonraki ilkbahara kadar çimlenmeyerek, bir sonraki kış gelmeden önce, uzun bir büyüme mevsimi garanti altına alınmış olmaktadır. Bazı marul çeşitleri gibi küçük tohumlu bitkiler, çimlenmek için ışığa gereksinim duyarlar. Bu tür bitkilerin tohumları, fidelerin topraktan kolayca çıkmalarını sağlayacak bir derinlikte ekildiklerinde, dormansiyi kırarlar. Bazı tohumların kabuğunun bir hayvanın sindirim sisteminden geçerken, kimyasal saldırıyla zayıflatılması gerekir. Bu tür tohumlar, çimlenmeden önce, yere düşen dışkının içinde uzun mesafelere taşınırlar.

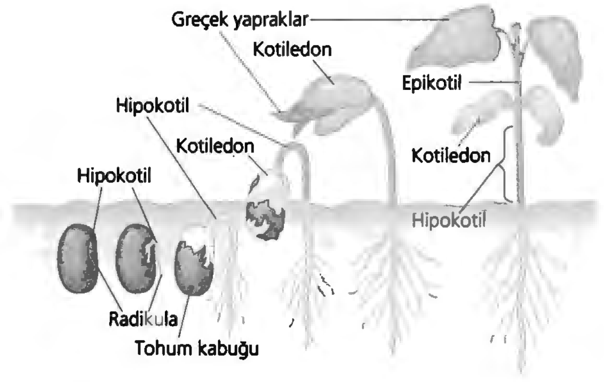
Dormant bir tohumun canlı kalma süresi ve çimlenme yeteneği, bitki türü ve çevresel koşullara bağlı olarak, birkaç gün ila birkaç on yıl hatta daha uzun olabilir. Yaşayabilen bir bitki halinde büyüyebilen en eski karbon-14-tarihli tohum, İsrail'de Herod'un sarayındaki kazılardan elde edilen 2.000 yıllık bir hurma'dır. Tohumların çoğunun, koşullar çimlenme için uygun oluncaya kadar, bir ya da iki yıl dayanabilmesi gerekir. Bu nedenle, toprak, birkaç yıl da birikmiş olan çimlenmemiş bir tohum bankasıdır. Yangın gibi, çevreye zarar veren bir olaydan sonra bitki örtüsünün yeniden ortaya çıkmasının nedenlerinden biri budur.

Tohum Çimlenmesi ve Fide gelişimi

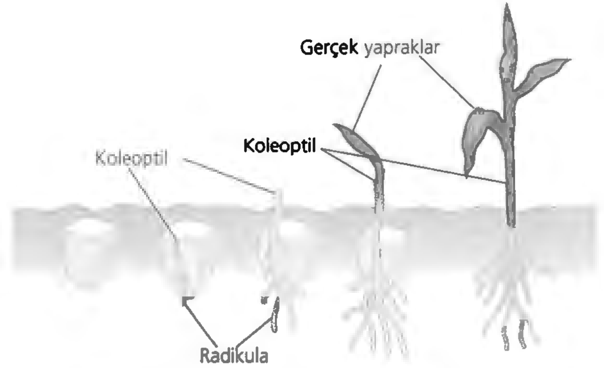
Çimlenme **imbibisyon** (suyun emilmesi)'a bağlıdır. İmbibisyon, kuru tohumların düşük su potansiyelleri nedeniyle suyu almalarıdır. Suyun emilmesi tohumun genişlemesine ve kabuğunu parçalamasına neden olur. Ayrıca, embriyoda metabolik değişiklikler başlatır. Embriyo bu şekilde büyümesini sürdürür. Suyun alınmasından sonra, enzimler endosperm ya da kotiledonlardaki depo maddelerini sindirmeye başlar ve besin maddeleri embriyonun büyüyen kısımlarına taşınır.

Çimlenen tohumdan ilk çıkan organ embriyonik kök, yani radikuladır. Daha sonra, sürgün ucunun toprak yüzeyine çıkması gerekir. Bahçe fasulyesi ve diğer pek çok eudikotlarda, hipokotilde bir çengel oluşur. Büyüme sonucunda bu çengel toprak yüzeyine doğru itilir (**Şekil 38.9a**). Işığa verilen yanıt sonucu hipokotil dikleşir ve kotiledonlar birbirinden ayrılırlar. Bu evrede ortaya çıkmış olan kırılgan yapılı epikotil ilk gerçek yaprakları (kotiledonlardan ya da tohum yapraklarından farklı olan) oluşturur. Bu yapraklar genişler, yeşil bir renk alır ve fotosentezle besin yapmaya başlarlar. Kotiledonlar buruşarak fideden düşerler. Kotiledonlar koparak düşmeden önce, depoladıkları besinler çimlenen embriyo tarafından tüketilmiştir.

Mısır ve diğer çimenler gibi bazı monokotiller, çimlendikten sonra topraktan çıkmak için farklı bir yöntem kullanırlar (**Şekil 38.9b**). Embriyonik sürgünü kuşatan ve koruyan kılıf, yani koleoptil, topraktan yukarı doğru yükselerek havaya çıkar. Daha sonra sürgün ucu tüpsü koleoptilin sağladığı tünelden yukarı doğru büyüyerek koleoptilin uç kısmından yukarı çıkar.



(a) Bahçe fasulyesi. Bahçe fasulyesinde, hipokotildeki bir çengel dikleşerek kotiledonları topraktan yukarıya çeker.



(b) Mısır. Mısırda ve diğer çimenlerde, sürgün tüpsü koleoptilden yukarı çıkar.

▲ **Şekil 38.9 Tohum çimlenmesinin yaygın iki tipi.**

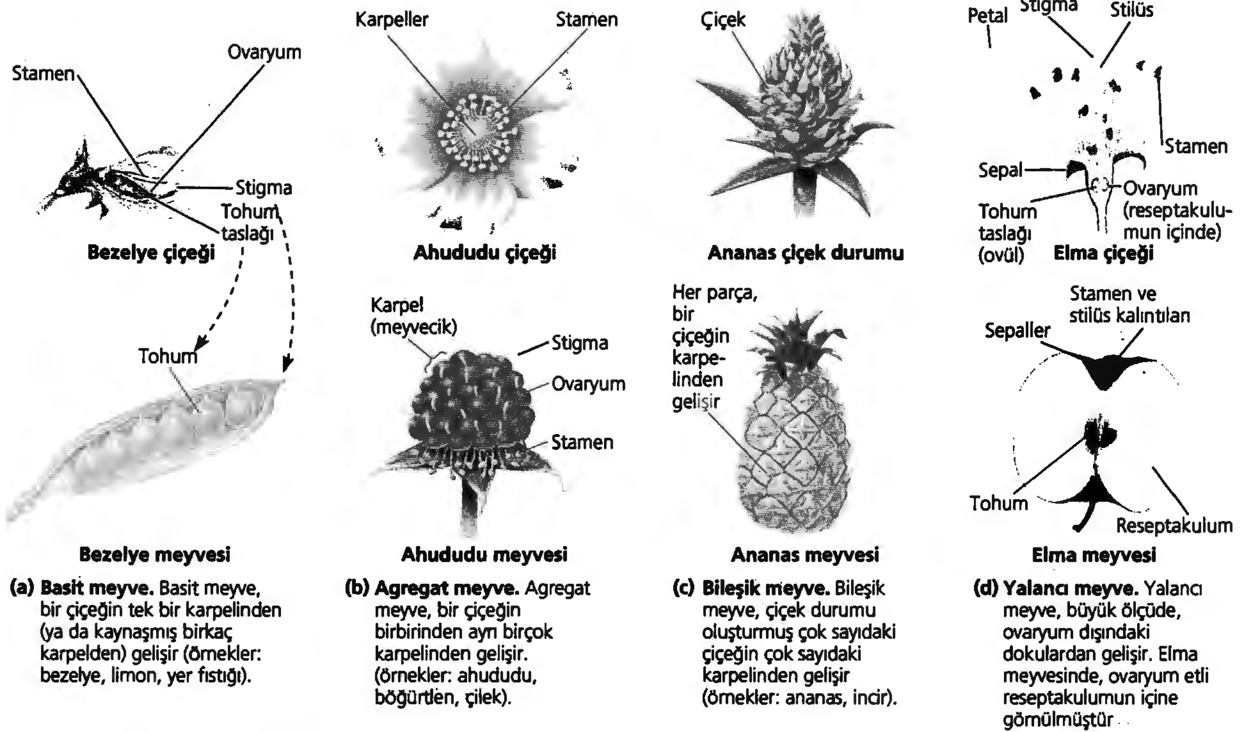
? *Fasulye ve mısır fideleri topraktan çıkarken sürgün sistemlerini nasıl korurlar?*

Meyve Yapısı ve İşlevi

Tohumlar yumurta taslaklarından gelişirlerken, çiçeğin ovaryumu bir **meyveye** dönüşür. Meyve, dıştan örtülmüş tohumu korur ve olgunlaşınca, rüzgar ya da hayvanlarla tohumların yayılmasına yardım eder. Döllenme hormonal değişimlere neden olur. Bu hormonal değişimler ovaryumun bir meyveye dönüşmesini başlatır. Eğer bir çiçek tozlaşmamışsa tipik olarak meyve gelişmez, bütün çiçek solar ve düşer.

Meyve gelişirken, ovaryumun çeperi kalınlaşmış meyve çeperini, yani perikarpı oluşturur. Ovaryum büyüdükçe, çiçeğin diğer kısımları çoğunlukla solar ve dökülürler. Örneğin, bir bezelye baklasının sivri ucu bezelye çiçeğinin stigmasının bozulmuş bir kalıntısıdır.

Meyveler gelişimsel kökenlerine bağlı olarak birkaç tipe ayrılırlar. Meyvelerin çoğu tek bir karpel ya da birkaç birleşmiş karpelden kökenlenirler. Bu meyveler **basit meyveler**



(a) Basit meyve. Basit meyve, bir çiçeğin tek bir karpelinden (ya da kaynaşmış birkaç karpelden) gelişir (örnekler: bezelye, limon, yer fıstığı).

(b) Agregat meyve. Agregat meyve, bir çiçeğin birbirinden ayrı birçok karpelinden gelişir. (örnekler: ahududu, böğürtlen, çilek).

(c) Bileşik meyve. Bileşik meyve, çiçek durumu oluşturmuş çok sayıdaki çiçeğin çok sayıdaki karpelinden gelişir (örnekler: ananas, incir).

(d) Yalancı meyve. Yalancı meyve, büyük ölçüde, ovaryum dışındaki dokulardan gelişir. Elma meyvesinde, ovaryum etli reseptakulumun içine gömülmüştür.

▲ **Şekil 38.10 Meyvelerin oluşumlarının orijini.**

olarak isimlendirilirler (**Şekil 38.10a**). Bazı basit meyveler, bezelye baklası ya da bir fındık gibi, kurudur. Buna karşılık, nektarin gibi diğerleri ise etsidir (bakınız Şekil 30.8). Bir **agregat meyve**, her biri küçük bir meyve oluşturan birden fazla karpele sahip tek bir çiçekten oluşur (**Şekil 38.10b**). Bu "meyve seti", ahududunda olduğu gibi, tek bir reseptakulum (çiçek tablası) üzerinde birlikte bir küme oluşturmuştur. **Bileşik meyve (çoklu meyve)** ise, birlikte, sıkıca kümelenmiş bir grup çiçekten, yani bir infloresans (çiçek durumu)'tan gelişir. Çeperleri kalınlaşmaya başlayınca, pek çok ovaryum birleşerek, ananastaki gibi, tek bir meyveye dönüşür (**Şekil 38.10c**).

Bazı Angiospermlerde, diğer çiçek kısımları, meyve olarak isimlendirdiğimiz yapıya katkıda bulunur. Bu tür meyveler **yalancı meyveler** olarak isimlendirilir. Elma çiçeklerinde, ovaryum reseptakuluma gömülmüştür. Basit meyvenin etsi kısmı büyük ölçüde genişlemiş reseptakulumdan, sadece meyvenin merkezi bölümü ovaryumdan gelişir (**Şekil 38.10d**). Çilek, diğer bir örnektir. Bu agregat meyve, küçük ve kısmen gömük meyvelerin, reseptakulumun üstüne yerleşmesiyle oluşmuştur. Küçük meyvelerin her biri tek bir tohuma sahiptir.

Bir meyve, çoğunlukla, tohumlarının gelişimlerini tamamladığı evrede olgunlaşır. Buna karşılık, soya fasülyesinin baklası gibi kuru bir meyve, meyve dokularının yaşlanmasını ve kuruması ile olgunlaşır. Bu süreç, etsi bir meyvede daha karmaşıktır. Hormonlar arasındaki karmaşık etkileşim sonucunda meyve tüketilebilir hale gelir ve tohumları yayacak olan hayvanları baştan çıkartır. Meyvenin "etli kısmı", hücre çeperi bileşenlerini parçalayan enzimlerin faaliyetleri sonucu daha da yumuşar. Meyvenin rengi çoğunlukla yeşilden, kırmızı, turuncu ya da sarı gibi diğer renklere değişir. Organik asitler ve nişasta molekülleri şekere dönüştürüldükçe meyve tatlılaşır. Olgun bir meyvede şeker derişimi %20'ye yükselebilir. Meyve dağıtım mekanizmaları **Şekil 38.11**'de daha ayrıntılı verilmiştir.

Bu bölümde, angiospermlerdeki eşeyli üremenin eşsiz özelliklerini -çiçekler, meyveler ve çifte döllenme- öğrenmiş bulunuyorsunuz. Bundan sonra, eşeysiz üremeyi inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 38.1

1. Tozlaşma ve döllenme arasındaki farkı açıklayınız.
2. Tohumlarda dormansinin yararı nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer çiçeklerin stilüsleri daha kısa olsaydı, polen tüpleri embriyo kesesine daha kolay ulaşabilirdi. Çiçekli bitkilerde neden çok uzun stilüsler gelişmiştir, açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Hayvanların yaşam döngüsünde bitki gametofitlerinkine benzeyen herhangi bir yapı var mıdır? Yanıtınızı açıklayınız. (bakınız s.252'de Şekil 13.6)

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

▼ **Şekil 38.11**

İnceleme Meyve ve Tohumların Yayılması

Bir bitki yaşamını sürdürmek için verimli bir toprak bulmak zorundadır. Fakat, ana bitkinin altında düşen ve orada filizlenen bir tohumun besin maddesi için başarıyla rekabet edebilme şansı az olacaktır. Başarılı olabilmeleri için tohumların çok geniş alanlara yayılmaları gerekir. Bitkiler su ve rüzgar gibi abiyotik ajanların yanı sıra, biyotik yayılma ajanlarını da kullanırlar.

Su ile Yayılma

► Suda yüzen bazı tohumlar denizde aylarca, hatta yıllarca kalabilir. Hindistancevizinde, tohumun embriyosu ve beyaz " et"si kısım (endosperm) kalın ve yüzücü, lifsi bir kabuk tarafından kuşatılmış sert bir tabakanın (endokarp) içinde bulunur.



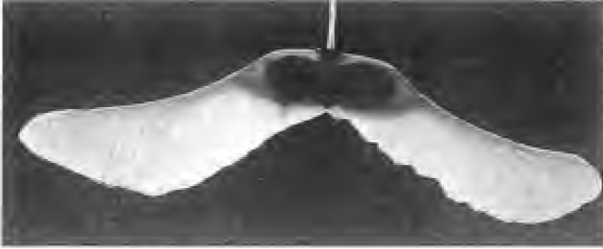
Rüzgarla Yayılma

► Tropikal Asya'nın tırmanıcı asma kabağı (*Alsomitra macrocarpa*)'nın kanatlı tohumları serbest kaldıktan sonra büyük daireler çizerek yağmur ormanında, havada planör gibi uçar.





▼ Bir akçaağacın kanatlı meyvesi helikopter pervanesi gibi döner. Böylece yere düşmeden önce, yatay rüzgarlarla çok uzaklara taşınabilir.

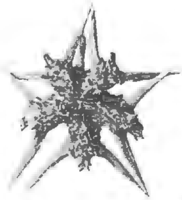


► Amaranthus yerde sürüklenip taklalar atarak tohumlarını yayar.



▲ Bazı tohumlar ve meyveler şemsiye benzeri "paraşütlere" tutunurlar. Bunlar dallanmış tüylerden yapılmış olup, çoğunlukla kabarık kümeler halinde üretilirler. Bu karahindiba "tohumları" (aslında tek tohumlu meyveler) çok hafif bir rüzgarla yukarıya taşınırlar.

Hayvanlarla yayılma

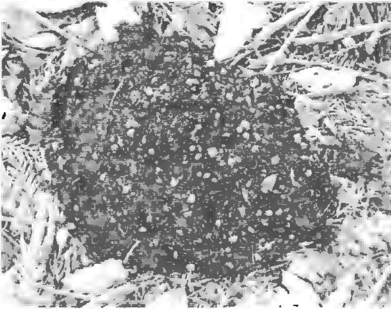


◄ *Trilobus terrestris* isimli bitkinin meyvelerinin üzerinde keskin, raptiye şeklindeki dikenler bisiklet lastiklerine girer ve insanlar dahil, hayvanlara zarar verir. Bu acı veren raptiyeler çıkarılıp uzaklaştırılınca, tohumlar yayılırlar.

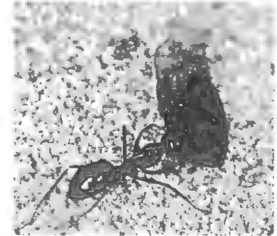


◄ Sincaplar gibi bazı hayvanlar, tohumları ve meyveleri yeraltına yığarlar. Eğer hayvan ölür ya da gizlediği yeri unutursa, gömülmüş tohumlar çimlenmeye hazır durumda bulunurlar.

► Tüketilebilir meyvelerin tohumları çoğunlukla, burada gösterilen siyah ayının dışkısındaki gibi, dışkıyla yayılırlar. Bunun sonucu, tohumlar ana bitkiden çok uzaklara taşınabilirler.



► Yağ asitleri, amino asitler ve şekerlerce zengin "besin cisimlerine" sahip tohumlar karıncaların ilgisini çeker. Bu karıncalar, tohumu yeraltındaki yuvalarına taşımaktadır. Yeraltı yuvasında, besin cismi (burada daha açık renkli gözüken) tohumdan uzaklaştırılır ve bunlarla larvalar beslenir. Tohumun büyüklüğü, hantal şekilli ya da kalın kabuklu oluşu nedeniyle, geriye kalan kısım yuvada bozulmadan kalır ve çimlenir.



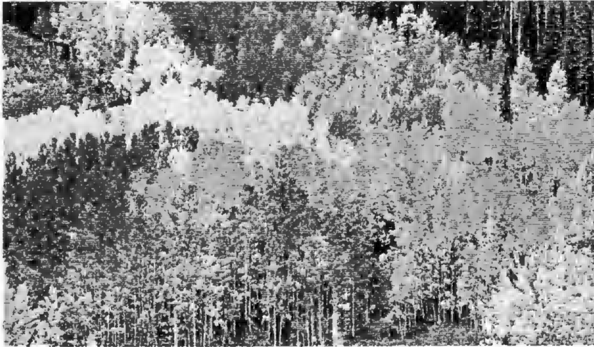
KAVRAM **38.2**

Çiçekli bitkiler eşeyli, eşeysiz olarak ya da her iki yolla da ürerler

Parmağınızı kestiğinizi düşünün ve kesik parmağın sizin tam bir kopyanıza dönüştüğünü izleyin. Bu gerçekten gerçekleşirse, bu bir **eşeysiz üreme** örneği olacaktır. Bu süreçte yavru, yumurta ve sperm birleşmeksizin, tek bir ebeveynden kökenlenmektedir. Sonuçta, eşeysiz üremiş, genetiksel olarak birbirinin aynı bir klon oluşacaktır. Eşeysiz üreme, diğer bitkilerde olduğu kadar, angiospermlerde de yaygın olup, bazı bitki türlerinde başlıca üreme biçimini oluşturur. Eşeyli üreme, diğer bitkilerde olduğu kadar, angiospermlerde de yaygındır. Hatta bazı bitki türlerinde baskın üreme biçimidir.

Eşeysiz Üremenin Mekanizması

Eşeysiz üreme sınırsız büyüme kapasitesinin tipik bir uzantısıdır. Kavram 35.2'de anlatıldığı gibi, bitkinin büyümesi farklılaşmamış, bölünür hücreler bölgesi olan meristemler tarafından sınırsız olarak sürdürülebilir ve yenilenebilir. Ayrıca, bir bitkideki parankima hücreleri daha özelleşmiş hücre tiplerine bölünebilir ve farklılaşabilir. Bu durum, bitkinin kaybolmuş kısımlarının yenilenmesini sağlar. Bazı bitkilerin, kesilmiş vejetatif parçaları tam bir yavru bitki oluşturabilir; örneğin, bir "gözü" (vejetatif tomurcuk) olan patates parçası tam bir bitki oluşturabilir. Ana bitkinin, tam bir bitkiye dönüşebilen kısımlara ayrılması, yani **fragmentasyon** (parçalara ayrılma), eşeysiz üremenin en yaygın şekillerinden biridir. *Kalanchoe* yapraklarının üzerindeki adventif (yanal) bitkicikler olağandışı bir fragmentasyon tipine örenk oluşturur (bakınız Şekil 35.7). Diğer bir örnekte, titreyen huş ağacı gibi, tek bir bireyin kök sistemi pek çok adventif sürgün oluşturur. Bu adventif sürgünler birbirinden ayrı sürgün sistemlerine dönüşürler **(Şekil 38.12)**. Utah'da bir huş klonu genetiksel olarak birbirinin aynı olan 47.000 gövdeden oluşmuştur. Bazı kök sistemi bağlantıları bazı ağaçları klonun geri kalan kısmından izole edecek şekilde birbirinden ayırmış olsa da, her bir ağaç hala ortak bir genomu paylaşmaktadır.



▲ **Şekil 38.12 Titrek kavak ağaçlarında eşeysiz üreme.** Burada gösterildiği gibi, bazı titrek kavak korulukları eşeysiz üreme ile oluşmuş binlerce ağaçtan oluşur. Ağaçların her birisi tek ana bitkinin kök sisteminden kökenlenmiştir. Dolayısıyla ağaç bir klondur. Farklı ebeveynlerden kökenlenmiş bireyler arasındaki kalıtsal farklılığın sonbaharda yaprakların farklı zamanlarda renklenmesine neden olduğuna dikkat ediniz.

Karahindiba ve diğer bazı bitkiler tamamen en farklı bir eşeysiz üreme mekanizması geliştirmiştir. Bu bitkiler bazen tozlaşma ve döllenme gerçekleşmeksizin tohum üretirler. Tohumların bu yolla eşeysiz olarak üretilmesi **apomiksis** (Yunanca, "karışma eyleminden uzak") olarak isimlendirilir. Çünkü sperm ve yumurta birleşmesi ya da aslında, üretimi olmamaktadır. Bunu yerine, tohum taslağındaki diploid bir hücre embriyoyu oluşturur ve tohum taslakları olgun tohuma dönüşürler. Karahindibada, bu tohumlar rüzgarda uçan meyvelerle yayılırlar. Böylece, bu bitkiler kendilerini eşeysiz bir işlemle çoğaltırlar, fakat çoğunlukla eşeyli üreme ile ilişkili olan, tohum yayma avantajına sahiptirler. Hibrit kültür bitkilerine apomiksisin kazandırılması, bitki ıslahçılarının ilgisini çok çekmektedir. Çünkü apomiksis, hibrid bitkilerin istenen özellikteki genomlarının yavrulara geçmesini sağlar.

Eşeysiz Üreme ve Eşeyli Üremenin Avantaj ve Dezavantajlarının Karşılaştırılması

Eşeysiz üremenin bir avantajı, bir tozlaştırıcıya gereksinim duyulmamasıdır. Bu, aynı tür bitkilerin seyrek dağıldıkları ve dolayısıyla aynı tozlaştırıcı tarafından ziyaret edilmelerinin mümkün olmadığı durumlarda yararlı olabilir. Ayrıca, eşeysiz üreme bitkilerin bütün kalıtsal özelliklerini yavrularına geçirmelerini sağlar. Buna karşılık, bir bitki, eşeyli üreme ile, allellerinin yalnızca yarısını yavruya geçirebilir. Eğer bir bitki, bulunduğu ortama çok iyi uyum göstermişse, eşeysiz üreme avantaj sağlayabilir. Zinde bir bitki potansiyel olarak kendisinin pek çok kopyasını klonlayabilir. Eğer çevresel koşullar kararlı kalırsa, oluşan yavrular da, ebeveynlerinin geliştiği benzer çevresel koşullar altında, kalıtsal olarak iyi uyum sağlayacaklardır.

Genel olarak, eşeysiz olarak üretilen soy, eşeyli üremeyle üretilen nesilden daha güçlüdür. Yavru, çoğunlukla, ebeveyn bitkinin olgun vejetatif fragmentlerinden (parçalarından) oluşur. Bu, bitkilerde eşeysiz üremenin **vejetatif üreme** olarak da isimlendirilmesinin bir nedenidir. Buna karşın, tohum çimlenmesi bitkinin yaşamında riskli bir dönemdir. Dayanıklı tohum, narin yapılı bir fide oluşturur. Bu fide yırtıcılar, parazitler, rüzgar ve diğer zararlıların etkilerine açıktır. Bu nedenle, doğal ortamda, fidelerin yalnızca küçük bir bölümü, kendileri ebeveyn oluncaya kadar yaşarlar. Çok fazla sayıda tohum üretilerek, bireylerin varlıklarını sürdürmelerini tehdit eden çevresel zorluklar telafi edilir. Ayrıca, doğal seçilimin eleyeceği, bol miktarda kalıtsal çeşitlilik de üretilmiş olur. Ancak, çiçek oluşumu ve meyve oluşumu için tüketilen kaynaklar göz önüne alındığında, bu pahalı bir üreme yoludur.

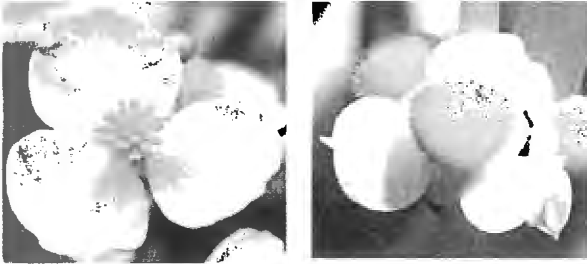
Eşeyli üreme yavrular ve populasyonlarda varyasyonlar oluşturduğundan, patojenlerin ve değişen diğer koşulların yaşama ve üreme başarısını etkilediği koşulların hakim olduğu, uygunsuz ortamlarda avantaj sağlayabilir. Bunu aksine, eşeysiz üreyen bitkilerin genotiplerinin aynı oluşu, yeni bir hastalık ırkının ortaya çıkması gibi, felaketle sonuçlanan bir çevresel değişikliğin olduğu yerlerde, bu tür bitkiler için büyük bir yerel yok oluş riski yaratır. Bundan başka, tohumlar

(neredeyse tamamen eşeyli üretilmiş) yavruların daha uzaklara yayılmalarını sağlar. Son olarak, tohum dormansisi, çevresel koşullar uygun hale gelinceye dek büyümeyi baskılar.

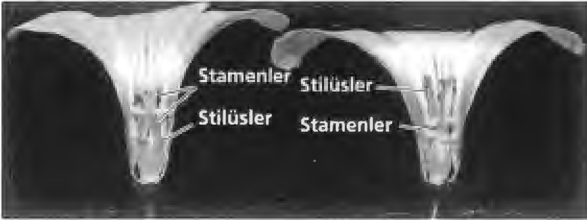
Her ne kadar, eşeyli üreme kalıtsal olarak birbirinden farklı bitkileri içeren, kalıtsal olarak en çeşitli yavrular üretme avantajı sağlarsa da, bahçe bezelyesi gibi bazı bitkiler, çoğunlukla kendine döllektir. "Kendileşme" olarak isimlendirilen bu işlem, bazı kültür bitkileri için yararlıdır. Çünkü, böylelikle her bir tohum taslağının bir tohuma dönüşmesi güvence altına alınmış olur. Fakat, bundan sonra tartışacağımız gibi, pek çok angiosperm türünde, bir çiçeğin kendini döllemesini zorlaştıran ya da olanaksızlaştıran mekanizmalar gelişmiştir.

Kendine Döllekliği Önleyen Mekanizmalar

Kendine döllekliği önleyen çeşitli mekanizmalar, sperm ve yumurtanın farklı ebeveynlerden gelmesini sağlayarak genetiksel çeşitliliğe katkı yapmıştır. **Dioik** (iki evcikli bitkilerde), bitkiler, kendilerini dölleyemezler. Çünkü farklı bireylerde ya staminat çiçekler (karpelleri bulunmayan) ya da karpelat çiçekler (stamenleri bulunmayan) bulunur (**Şekil 38.13a**). Diğer bitkiler farklı zamanlarda olgunlaşan işlevsel stamenlere ve karpelleri olan çiçeklere sahiptir. Ayrıca, çiçekler yapısal olarak, tozlaştırıcı bir hayvanın, o çiçeğin anterinden stigmasına poleni taşımasını engelleyecek şekilde düzenlenmiştir (**Şekil 38.13b**). Bununla birlikte, çiçekli bitkilerde en yaygın olan kendini reddetme mekanizması kendine kısırlık (yetmezlik)'tır. **Kendine kısırlık**, bir bitkinin kendi polenini ve bazen ona akraba olan bireylerin polenini reddetme yeteneğidir. Bir polen aynı bitki üzerindeki bir çiçeğin bir stigmasına konduğu takdirde, biyokimyasal bir engel polenin gelişimini ve yumurtayı döllemesini önler.



(a) Otsu bitki olan *Sagittaria latifolia* dioik olup, staminat çiçekler (solda) ya da karpelat çiçekler (sağda) oluşturan çiçeklere sahiptir.



(b) *Oxalis alpina* (alpin ekşiyoncası) gibi bazı türler, farklı bireyler üzerinde iki tip çiçek üretirler:kısa stilüs ve uzun stamenli "püsküller" ve uzun stilüs ve kısa stamenli "iğneler". Nektarla beslenmek için gelen bir böcek vücudunun farklı kısımlarında polen toplayacaktır; püskülün poleni iğnenin stigmasında, iğnenin poleni de püskülün stigmasında birikecektir.

▲ **Şekil 38.13 Kendine döllekliği engelleyen bazı çiçek adaptasyonları.**

Araştırıcılar kendine kısırlığın moleküler mekanizmasını aydınlatmaktadırlar. Bitkinin verdiği bu tür bir yanıt, hayvanlarınkine benzemektedir. Yani hayvanlar gibi bitkilerde, "kendinden" ve "kendinden olmayan" hücrelerin ayrımını yapabilmektedirler. Aradaki en önemli fark, hayvan bağışıklık sisteminin bir patojene karşı yaptığı bir savunmadaki ya da nakledilen bir organı reddetmesinde olduğu gibi, kendinden olmayanı reddetmesi (bakınız Bölüm 43), buna karşın, bitkilerde kendine yetmezlik, bitkinin kendisini reddetmesidir.

Bitkinin kendine ait poleni tanıması, S genleri olarak isimlendirilen, kendine yetmezlik genlerine dayanır. Bir bitki populasyonunun gen havuzunda, S geni alelinden düzinelerce bunabilir. Eğer bir polen üzerine konduğu stigmanın bir alleline karşılık gelen bir allele sahipse, polen tüpü büyüyemez. Türe bağlı olarak, kendini tanıma sürecinde, polen tüpünün büyümesi bir ya da iki moleküler mekanizma ile önlenir: gametofitik kısırlık ya da sporofitik kısırlık.

Gametofitik kendine kısırlıkta, polen genomundaki S-allelİ döllenmenin önlenmesini etkiler. Örneğin, S_1S_2 sporofit ebeveyne ait bir S_1 polen tanesi bir S_1S_2 çiçeğinin yumurtasını dölleyemez, fakat bir S_2S_3 çiçeğininkini dölleyebilir. Bir S_2 poleni her iki çiçeği de dölleyemez. Bu tür kendini tanımada, bir polen tüpünün içindeki RNA enzimatik olarak parçalanır. RNA'yı hidrolize eden enzim stilüs tarafından üretildikten sonra polen tüpüne girer. Eğer bir polen tüpü "kendi" tipinden ise, bu enzimler onun RNA'sını parçalar.

Sporofitik kendine yetmezlikte, döllenme polen tanesinin çeperine yapışmış olan ebeveyne ait sporofitin dokularındaki S-allelinin gene ürünleri tarafından önlenir. Örneğin, S_1S_2 ebeveyn sporofitinin ne S_1 ne de S_2 poleni S_1S_2 ya da S_2S_3 çiçeğini dölleyemez. Bunun nedeni, polen çeperine yapışmış olan ebeveyne ait S_1S_2 dokusunun varlığıdır. Sporofitik kısırlık, stigmanın epidermis hücrelerindeki bir sinyal iletim yolunun polen tanesinin çimlenmesini önlemesiyle oluşur.

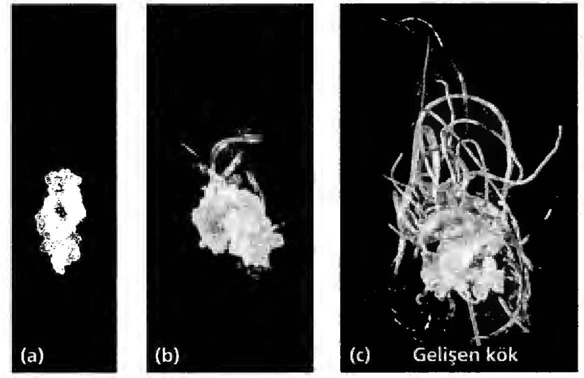
Bezelye, mısır ve domates gibi bazı kültür bitkileri rutin olarak, başarıyla kendini döller. Bununla birlikte, bitki ıslahçıları bir kültür bitkisinin çeşitli varyetelerini (çeşitlerini) sık sık çaprazlarlar. Bunu, çeşitlerin en iyi özelliklerini biraya getirmek ve çoğunlukla aşırı kendine çiftleşme sonucu oluşan zindelik kaybını önlemek için yaparlar. Günümüzde, bitki ıslahçılarının hibrit tohumlar elde etmek için kendine döllenmeyi önlemleri gerekir. Bunu, ya büyük bir zahmetle tohum veren ebeveyn bitkilerden anterleri uzaklaştırarak (Mendel'in yaptığı gibi) ya da erkeği kısırlaştırılmış bitkiler geliştirerek yapabilirler. İkinci seçenek giderek yaygınlaşmaktadır. Neticede, normalde kendine kısır olmayan kültür bitkilerine genetiksel yolla kendine kısırlık özelliğinin kazandırılması da mümkün olabilir. Dolayısıyla, kendine kısırlığın mekanizmalarına ilişkin araştırmalar tarımda uygulama bulmaktadır.

Vejetatif Üreme ve Tarım

Kültür bitkileri ve süs bitkilerinin geliştirilmesi amacıyla, insanlar angiospermleri eşeysiz yolla çoğaltmak için çeşitli yöntemler geliştirmiştir. Bu yöntemlerin çoğu, bitkilerin adventif kökler ya da sürgünler oluşturma yeteneğine dayanır.

Çeliklerden Çoğaltma

Ev bitkileri, süs bitkileri ve meyve ağaçlarının çoğu, çelik olarak isimlendirilen bitki kısımlarından eşeysiz yolla üretilmişlerdir. Bir sürgünün kesik ucunda, **kallus** olarak isimlendirilen bölünen, farklılaşmamış hücreler oluşur. Daha sonra bu kallustan adventif kökler gelişir. Eğer sürgün parçası bir nodyuma sahipse, adventif kökler, bir kallus evresi oluşmaksızın oluşur. Afrika menekşeleri dahil, bazı bitkiler gövdelerden çok, tek bir yapraktan çoğaltılabilir. Diğer bitkilerde, çelikler patates yumruları gibi özelleşmiş depo gövdelerinden alınırlar. Bartlett armudu ve Kırmızı Lezzetli elma 150 yıldan beri eşeysiz olarak üretilen çeşitlere örnek oluşturur.



▲ **Şekil 38.14 Bir sarımsak bitkisinin klonlanması. (a)** Bir diş sarımsağın kökü, farklılaşmamış hücrelerden oluşan, bu kallus kütlesi oluşturmuştur. **(b** ve **c)** Bir kallusun bir bitkicik şeklinde farklılaşması, yapay ortamdaki besin maddelerinin düzeyine ve hormon derişimlerine bağlıdır.

Aşılama

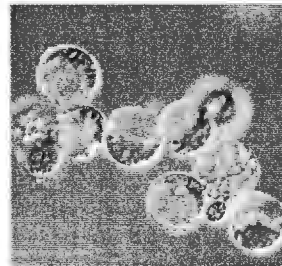
Vejetatif üremenin değişik bir uyarlaması olan diğer bir yöntem aşılamadır. Buna göre, bir bitkiden alınan dal ya da tomurcuk, yakın akraba bir türe ait bir bitkiye ya da aynı türün farklı bir varyetesine aşılanabilir. Aşılama, farklı tür ve çeşitlerin en iyi niteliklerinin tek bir bitkide toplanmasını sağlar. Kök sistemi sağlayan bitki, **stok (araç)** olarak isimlendirilir; stoka aşılanan ince dal ise **kalem aşısı** olarak isimlendirilir. Örneğin, üstün nitelikli üzüm veren şaraplık Fransız bağlarından alınan kalem aşıları orta kalitede üzüm veren, fakat bazı toprak patojenlerine daha dirençli olan Amerikan çeşitlerinin kök stoklarına aşılanır. Meyvenin kalitesini kalem aşısının genleri belirler.

Deney Tüpünde Klonlama ve Bununla ilişki Teknikler

Bitki biyologları eşeysiz olarak yeni bitki çeşitlerini çoğaltmak için in vitro yöntemler geliştirmişlerdir. Bitki biyologları, besin maddeleri ve hormonları içeren yapay bir ortamda ana bitkiden alınmış küçük doku parçalarını kültüre alarak tam bir bitki elde edebilmektedir. Hücreler ve dokular bitkinin herhangi bir kısmından gelebilir, fakat büyüme bitki kısmı, tür ve yapay ortama bağlı olarak değişiklik gösterebilir. Bazı ortamlarda, kültüre alınan hücreler bölünerek farklılaşmamış hücrelerden oluşan bir kallus oluşturabilir (**Şekil 38.14a**). Hormonlar ve besin maddelerinin derişimleri uygun bir şekilde değiştirildiğinde, bir kallus tamamen farklılaşmış hücrelere sahip olan sürgünler ve kökler oluşturabilir (**Şekil 38.14b,c**). Küçük bitkiler daha sonra toprağa geçirilir ve büyümelerini orada sürdürürler. Büyüdükleri sürece, kallusların bölünmesiyle, tek bir bitkiden binlerce kopya çoğaltılabilir. Günümüzde, bu yöntem, çeşitli ağaç ve çalıların yanı sıra, orkidelerin çoğaltılmasında da kullanılmaktadır.

Bitki doku kültürü genetik mühendisliğini de kolaylaştırmıştır. Yabancı genlerin bitkilere aktarılması ile ilgili tekniklerin çoğunda küçük doku parçalarına ya da tek tek bitki hücrelerine gereksinim duyulur. **Transgenik** terimi, genetiksel olarak değişime uğramış (GD) organizmalarını tanımlamada kullanılmaktadır. Bu organizmalar, diğer bir türe ait genin ifade ettirilmek için düzenlenmişlerdir. Deney tüpü kültürü, yabancı DNA aktarılmış olan tek bir bitki hücresinden GD bitkilerinin çoğaltılmasını sağlar. Genetik mühendislik tekniği 20. Bölüm'de daha ayrıntılı olarak tartışılmıştır.

Bazı araştırıcılar, çoğaltılabilecek olan yeni bitki varyeteleri elde etmek için doku kültürü yöntemiyle birlikte **protoplast füzyonu** (birleştirilmesi) olarak bilinen bir tekniği kullanır. Protoplastlar, funguslardan izole edilen enzimler (selülaz ve pektinaz) ile çeperleri uzaklaştırılmış bitki hücreleridir (**Şekil 38.15**). Bazı durumlarda, üreme uyumsuzluğu gösteren farklı bitki türlerinden alınan iki protoplastı birleştirmek ve hibrit protoplastları kültüre almak mümkündür. Örneğin, iki *Datura* türünden protoplast füzyonu ile üretilmiş hibrit bitki verimli tohumlar üretmekte olup, yeni bir



◄ **Şekil 38.15 Protoplastlar.** Çepersiz bu bitki hücreleri, hücreler ve dokuların, bazı funguslardan izole edilen çeper parçalayıcı enzimlerin uygulanmasıyla hazırlanmıştır. Araştırıcılar hibrit hücreler yapmak için farklı türlerin protoplastlarını birleştirebilir ve daha sonra yeni bir bitki elde etmek için bu hücreleri kültüre alabilir (LM).

tür olarak kabul edilmektedir. İki ebeveyn bitkiden daha büyük olabilen bu hibrit, tıbbi alkoloitlerce yaklaşık %25 daha zengindir.

Bitki hücreleri ve dokularının in vitro kültüre alınması, pek çok bitki biyoteknolojisi yönteminin temelini oluşturur. Diğer temel bir işlem, çeşitli genetik mühendisliği yöntemleriyle transgenik bitkilerin üretilmesidir. Bundan sonraki kısımda, bitki biyoteknolojisini daha yakından inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 38.2

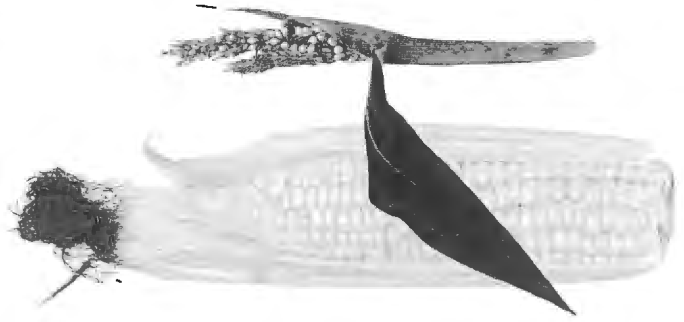
1. Dünyanın popüler meyvesi olan ve tohum içermeyen muz, hastalık yapıcı iki fungusa karşı savaşı kaybetmektedir. Bu tür bir bulaşıcı hastalık genelde, eşeysiz olarak üreyen kültür bitkileri için neden daha büyük bir risk oluşturmaktadır?
2. Kendine döllekIik ya da kendileşme, doğada bir üreme "stratejisi" olarak belirgin bir dezavantajdır ve "evrimsel açıdan ölü son" olarak isimlendirilmektedir. Böyle olsa da, şaşırtıcı bir biçimde, angiosperm türlerinin yaklaşık %20'si esas olarak kendileşmeye bel bağlamıştır. Kendileşmenin, neden bir avantaj olabileceğini ve evrimsel yönden bir son olacağını açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Patates (*Solanum tuberosum*) ve domates (*Solanum lycopersicum*) birbirleriyle akraba türlerdir. Eğer ikisini çaprazlasaydınız, aynı bitki üzerinde patates benzeri yumruları ve domates benzeri meyveleri olan bir hibrit elde etmek mümkün olabilir miydi?

İlgili yanıtlar için, bakınız Ek A

KAVRAM 38.3

İnsanlar ıslah ve genetik mühendisliği sayesinde kültür bitkilerini değişime uğratırlar

İnsanlar tarımın ortaya çıkmasından beri bitkilerin üreme ve genetik yapılarına müdahale etmişledir. Luis Herrera-Estella tarafından açıklandığı gibi (bakınız s 736-737), mısır kendi varlığını insanlara borçludur. Mısır, doğası gereği, kendi tohumlarını yayamaması gibi basit bir nedenle kısa sürede yok olabilecekti. Mısır koçanları yalnızca merkezi eksene kalıcı olarak bağlı olmakla kalmayıp, aynı zamanda sert ve üst üste binmiş yaprak kınlarıyla ("kılıf") kalıcı olarak korunurlar (**Şekil 38.16**). Mısırın bu özellikleri insanların yapay seçimlerinin bir sonucudur (Yapay seçim kavramı konusunu incelemek için bakınız Bölüm 22). Tarih öncesi çağların insanları, bitki ıslahının altında yatan bilimsel ilkeleri bilmeksizin, yaklaşık 10.000 yıl önce, nispeten kısa bir dönemde, kültür bitkilerimizin çoğunu evcilleştirmişlerdir. Fakat genetik modifikasyon (değişiklik) insanların kültür bitkilerini yapay seçilimle değiştirmeye başlamalarından çok önce başlamıştır. Örneğin, besinimizin önemli bir bölümünü oluşturan buğday türleri, farklı çimen türleri arasındaki doğal olarak hibritleşme sonucu ortaya çıkmıştır. Bitkilerde yaygın olan bu tür hibritleşmeler, ıslahçılar tarafından yapay seçilim ve kültür bitkisi geliştirilmesinde genetik varyasyonların katılması için uzun bir süreden beri kullanılmaktadır.



▲ **Şekil 38.16 Mısır: Bir yapay seçilim ürünü.** Günümüzün mısırı (alttaki) teosintten (üstte) kökenlenmiştir. Teosint koçanları küçük olup, her bir sıra koçan elde etmek için uzaklaştırılması gereken bir kavuza sahiptir. Tohumlar olgunlaşınca gevşeyerek yayılabilirler. Bu özellik, bu bitkinin kültürünü yapan ilk çiftçileri oldukça zorlamış olmalıdır. Tarih öncesinde çiftçiler, tohum seçiminde, büyük koçanı ve tanesi olanlarının yanında, tohumları koçandan dökülmeyen ve sert bir kavuz ile bütün koçanı örten bitkileri seçmişlerdir.

Bitki Islahı

Değerli özelliklerin farkına varma sanatı, bitki ıslahında önemlidir. Islahçılar tarlalarını dikkatle inceler ve istenen özelliklere sahip evcil çeşitleri (varyeteleri) ya da yabani akrabalarını bulmak için diğer ülkeleri ziyaret ederler. Bu tür özellikler bazen mutasyonla kendiliğinden ortaya çıkar, fakat mutasyonun doğal hızı çok yavaştır. Ayrıca, ıslahçıların üzerinde çalışacakları bütün mutasyonları üretmek için güvenilir değildir. Islahçılar bazen çok fazla miktarda tohum ya da fideye radyasyon ya da kimyasal uygulayarak mutasyonlar oluştururlar.

Yabani bir türde istenen bir özellik belirlendiğinde, bu yabani tür, evcilleştirilmiş bir varyete ile çaprazlanır. Genel olarak, yabani atasından kalıtsal (genetiksel) olarak istenen özelliği almış yavrulara, tarımda istenmeyen pek çok özellik de kalıtsal olarak geçer. Örneğin, meyvenin küçük oluşu ve ürün miktarındaki azalma bunlar arasındadır. İstenen özelliği gösteren yavru evcilleştirilmiş türlerin üyeleriyle tekrar melezlenerek oluşan yavrularda istenen özellik araştırılır. Bu süreç, istenen yabani özelliğe sahip yavru, diğer tarımsal özellikler açısından da, özgün, evcilleştirilmiş ebeveyne benzeyinceye kadar devam ettirilir.

Islahçıların çoğu tek bir türün bitkilerini birbirleriyle tozlaştırırlar. Ancak bazı ıslah yöntemleri ile aynı cinsin birbirinden uzak türleri de çaprazlanabilir. Bu tür çaprazlamalar sonucunda gelişim sırasında çoğunlukla hibrit tohumlar gelişemezler. Çok sıklıkla embriyo gelişmeye başlar, fakat

endosperm gelişmez. Hibrit embriyolar tohum taslağından kesip çıkarıldıktan sonra *in vitro* da kültüre alınarak bazen kurtarılırlar.

Daha nadiren, hibritleşme farklı iki cinsin üyeleri arasında yapılır. Örneğin, buğday (*Triticum aestivum*) ve çavdar (*Secale cereale*) arasındaki bir çaprazlama sonucunda tritikale olarak isimlendirilen yeni bir tahıl üretilmiştir. Tritikale her iki türün kromozomlarının tüm kopyasını içerir. İlk olarak 1870'te üretildiğinde, triticaleye botaniksel bir garabet olarak bakılmıştır. Bununla birlikte, bitki ıslahçıları, 1900'ların ortalarında triticalenin ekmeklik buğdayın ürün ve kalitesi, çavdarın ise düşük sıcaklık ve su stresi ile asidik topraklara ve toleransına sahip olan bir kültür bitkisi olarak geliştirebileceklerini anlamışlardır. İlk üretilen tritikaleler sorunlarla karşılaşmıştır. Bu uzun, geç olgunlaşan bitkiler kısmen yatma ve kısırlık göstermişler ve de yeterli ürün vermemişlerdir. Ayrıca, çimlenmesi yetersiz ve buruşuk tohumlar üretmişler, öğütülme ve pişirilme kaliteleri de düşük kalmıştır. Fakat sürekli olarak gerçekleştirilen yapay seçilim sonucu bu sorunlar çözülmüştür. Günümüzde triticalenin dünya genelinde marjinal alanlarda (düşük kaliteli) 1 milyon hektardan (1 ha= 2.47 akre) daha fazla bir alanda kültürü yapılmaktadır. Eğer 21 Yüzyıl'da hızla büyüyen dünya nüfusunu beslemek istiyorsak, bu tür marjinal toprakların verimliliklerinin arttırılması gerekir.

Bitki Biyoteknolojisi ve Genetik Mühendisliği

Bitki biyoteknolojisinin iki anlamı vardır. Genel anlamda, bitki biyoteknolojisi insanların kullanacağı ürünlerin yapımı için bitkilerin (ya da bitkilerden elde edilen maddelerin) kullanılmasındaki -tarih öncesinde başlayan bir çaba- yenilikleri ifade etmektedir. Daha özel bir anlamda ise, biyoteknoloji, tarım ve sanayide GD organizmaların kullanılması demektir. Gerçekten, son 20 yılda, gen mühendisliği; *genetik mühendislik* ve *biyoteknöloji* terimlerinin medyada eş anlamlı kullanılmasını sağlayacak denli güçlenmiştir.

Geleneksel bitki ıslahçılarının aksine, genetik mühendislik tekniklerini kullanan günümüz bitki biyoteknologları, yakın akraba türler ya da cinsler arasında gen transferi yapmakla sınırlı kalmazlar. Örneğin, geleneksel ıslah teknikleri nergisten çeltiğe istenen bir genin aktarılmasında kullanılamaz. Çünkü, nergis ve çeltik arasında pek çok ara tür ve ortak bir ata yoktur. Teorik olarak, eğer ıslahçılar bir ara türe sahip olmuş olsalardı, geleneksek melezleme ve ıslah yöntemleriyle olasılıkla bir nergis genini birkaç yüz yılda çeltiğe aktarabilirlerdi. Buna karşın, bu tür bir gen aktarımı, genetik mühendisliği ile daha kısa bir sürede, daha özel olarak ve ara türe gereksinim olmaksızın yapılabilmektedir.

Bu bölümün bundan sonraki bölümünde, 20 Bölümdeki tartışmamızı genişleteceğiz. GM kültür bitkilerini çevreleyen beklenti ve çelişkileri inceleyeceğiz. Bitki biyoteknolojisi taraftarları, kültür bitkilerinin genetik mühendisliğinin dünyadaki açlık ve fosil yakıt bağımlılığı dahil, 21. Yüzyılın en ağır sorunlarının bazılarının üstesinden gelinmesinde anahtar rolü oynacağına inanmaktadırlar.

Dünyada Açlığın ve Kötü Beslenmenin Azaltılması

Günümüzde, yarısı çocuk olmak üzere, her gün 40,000 insanın açlıktan ölmekte ve 800 milyon insan besin kıtlığı çekmektedir. Bu tür bir açlığın nedenleri konusunda görüş ayrılıkları bulunmaktadır. Bazıları besin kıtlığının dağıtımdaki eşitsizlikten kaynaklandığını ve yoksulların yeterli besin satın alamadıklarını öne sürerken, diğerleri besin kıtlığını dünya nüfusunun aşırı artmasına-insan türünün dünyanın taşıma kapasitesini aşması–bağlamaktadırlar (bakınız Bölüm 53). Yetersiz beslenmenin sosyal ve demografik (nüfusla ilgili) nedeni ne olursa olsun, besin üretiminin artırılması insani bir hedeftir. Toprak ve su en kısıtlayıcı kaynaklar olduğundan, şu an üzerinde tarım yapılan topraklarda verimliliğin arttırılması en iyi seçenektir. Gerçekten, eğer özellikle, geride kalan az miktardaki yaban hayatı koruyacaksak, bunun için çok az "fazladan" toprak kalmıştır. Nüfus artışına ilişkin yapılan temkinli hesaplamalara göre, çiftçiler 2030'da insan nüfusunu beslemek için hektar başına %40 daha fazla tahıl üretmek zorunda kalacaktır. Bitki biyoteknolojisi bu miktarda bir ürünün elde edilmesine yardım edebilir.

Transgenik kültür bitkilerinin kullanımı, tarım tarihinde en hızlı uyarlanan teknoloji örneklerinden biridir. Tarımda kullanılan transgenik kültür bitkileri *Bacillus thuringiensis* isimli bakteriden genler içeren pamuk, mısır ve patates varyeteleri ve hibritlerini kapsamaktadır. Bu "transgenler" böcek zararlılarına karşı zehir etkisi yapan bir protein (*Bt* toksin) kodlar. Bu tür bitki çeşitlerinin kullanımı kimyasal insektisitlere gereksinimi büyük ölçüde azaltmıştır. Kültür bitkilerinde kullanılan *Bt* toksin bitkide zararsız bir protoksin olarak üretilmekte ve yalnızca böceklerin bağırsaklarında, alkali koşullarda aktifleştiğinde, toksik etki yapmaktadır. Omurgalıların midesi bir hayli asidik olduğundan, insanlar ve çiftlik hayvanları tarafından tüketilen protoksin aktifleşmeden parçalanmaktadır.

Ayrıca, bazı herbisitlere dirençli transgenik kültür bitkilerinin geliştirilmesinde önemli ilerlemeler sağlanmıştır. Toprak erozyonuna neden olan, tarlaların yoğun olarak sürülmesi (işlenmesi) yerine, herbisitlere dirençli bitkilerin kültüre alınması, çiftçilerin bu bitkilere zarar vermeyen herbisitleri kullanarak "yabani otları ayıklamalarını" sağlayacaktır. Bu, aynı zamanda, üretim harcamalarını da düşürebilir. Ayrıca, araştırıcılar bitkileri hastalıklara karşı dirençlerini artırmak içinde gen mühendisliği yoluyla değişime uğratmaktadırlar. Örneğin, ring spot virüsü (yuvarlak nokta virüsü)'ne dirençli transgenik papaya Hawai'ye sokularak papaya sanayi korunmuştur.

Bitkilerin içerdikleri besin maddelerinin kalitesi de geliştirilmiştir. Örneğin, A vitamin eksikliği nedeniyle her yıl yaklaşık 250,000 ila 500,000 çocuk kör olmaktadır. Bu çocukların yarıdan fazlası kör olarak bir yıl içinde ölmektedir. Bu krizi çözmek için, gen mühendisleri "Altın Pirinç" üretmişlerdir. Bu transgenik çeltik çeşidine nergisten iki gen aktarılmıştır. Bu genler, bu çeşidin, A vitaminin bir öncülü olan beta-karoten içeren taneler üretmesini sağlamıştır. Gen mühendisliği yoluyla iyileştirilmesi hedeflenen diğer

ETKİ

Transgenik Manyok ile Dünyadaki Açlığa Karşı Mücadele Edilmesi

Bitki biyologları manyok bitkisini (*Manihot esculenta*) mükemmel bir besin haline getirmek için yarışmaktadırlar. Kökleri nişasta içeren bu bitkiyi büyütmek kolaydır. Dünyadaki 800 milyon yoksul insan manyok ile beslenmektedir. Fakat bazı eksikleri vardır. Tamamen karbonhidratlardan oluştuğundan, bol miktarda kalori sağlarken, dengeli bir diyet değildir. Ayrıca, siyanür açığa çıkaran kimyasalların uzaklaştırılması gerekmektedir. Çalışanlar, bu kimyasala kronik olarak maruz kaldıklarından, hastalanabilmektedirler. Fakat, protein, demir, ve beta karoten (A vitamini öncülü) miktarları büyük ölçüde arttırılmış ve köklerinden siyanürlü bileşikler neredeyse tamamen uzaklaştırılmış transgenik manyok bitkileri geliştirilmiştir. Ayrıca, araştırıcılar köklerinin kütleleri normalin iki katı olan manyok bitkileri üretmişlerdir.


Tayland'ta hasat edilmiş manyok kökleri

NEDEN ÖNEMLİ Sayıları artmaya devam ettiğinden, 21 Yüzyılda dünyadaki yoksulların beslenmesi büyük bir zorlama oluşturmaktadır. Eğer bitki biyologları, günde 500 gr yendiklerinde yeterli besin sağlayabilen manyok çeşidi geliştirebilirlerse bu sefalet ortadan kalkabilir.

İLAVE OKUMA N. Nassar and R. Ortiz, Breeding cassava to feed the poor, *Scientific American* 302:78-84 (2010).

BAĞLANTI KUR Taç tümörüne neden olan *Agrobacterium tumefaciens* kullanılarak genlerin değiştirilmesi, yeni genlerin manyok bitkisine aktarılmasında tercih edilen bir yöntemdir. Sayfa 421'deki Kavram 20.4'ü inceleyiniz. Gen mühendisliğinde bu patojenin kullanılması transgenik bitkilerde neden taç tümörü hastalığı oluşturmayacağını açıklayınız.

bir bitki manyoktur. Manyok, gezegenimizde en yoksul 800 milyon insanın yetiştirdiği başlıca kültür bitkisidir (**Şekil 38.17**).

Fosil Yakıta Bağımlılığın Azaltılması

Özellikle petrol olmak üzere, ucuz fosil yakıt kaynakları küresel olarak hızla tükenmektedir. Bunun dışında, pek çok iklim bilimci küresel ısınmayı kömür ve petrol gibi fosil yakıtların aşırı kullanımına ve bunun sonucunda sera gazı olan CO_2'in salınmasına bağlamaktadırlar. Dünya, 21. Yüzyılda enerji gereksinimini ekonomik olarak ve çevreyi kirletmeden nasıl karşılayabilir? Belli yerlerde rüzgar ve güneş enerjisi ekonomik olarak geçerli olabilir; fakat alternatif enerji kaynaklarının küresel enerji gereksinimini tamamen karşılaması mümkün değildir. Pek çok bilim insanı, bir çimen (*Panicum virgatum*) ve kavak (*Populus trihcocarpa*) gibi aşırı hızlı büyüyen bitkilerin biyolojik kütlelerinin pek uzak olmayan bir gelecekte dünyanın enerji gereksiniminin önemli bir kısmını üretebileceğini öngörmektedir.

Optimum koşullarda, kavaklar her yıl 3-4 m büyüyebilmektedir. *P. virgatum* ise tarımın pek çok çeşidinin ekonomik olarak geçerli olmadığı bölgelerde, çok çeşitli koşullar altında iyi büyümektedir. Bilim insanları, bitki biyolojik kütlesini doğrudan yakmayı düşünmemektedirler. Bunun yerine, Dünyada en bol bulunan organik bileşikleri oluşturan selüloz ve hemiselüloz gibi hücre çeperlerinde bulunan polimerlerin enzimatik reaksiyonlarla şekere parçalanması istemektedirler. Bu şekerler, alkol fermantasyonuna tabii tutulduktan sonra, **biyoyakıt** olarak distile edileceklerdir.

Biyoyakıt teknolojisi kriz yaşamaktadır. Örneğin, Cornell Üniversitesi'nden David Pimentel ve Kaliforniya Üniversitesi, Berkeley'den jeoloji mühendisi Tad Patzek bu ürünlerin yakılmasından elde edilecek olana göre, biyoyakıt üretimi için daha fazla enerjinin gerekli olabileceğini hesaplamışlardır. Bunun aksine, biyoyakıt taraftarları, bu hesaplamaların dayandığı verilerin inandırıcılığını sorgulamaktadırlar.

Bitki Biyoteknolojisi Konusunda Anlaşmazlıklar

Tarımda GD organizmalar (GDO'lar), konusundaki anlaşmazlıkların çoğu politik, sosyal, ekonomik ya da etik ile ilgili olduğundan, bu kitabın kapsamı dışındadır. Fakat biz GD bitkiler ile ilgili biyolojik kaygıları inceleyeceğiz. Bazı biyologlar, özellikle de ekologlar, GDO'ların çevreye bırakılmaları ile ilgili bilinmeyen risklerden kaygılanmaktadırlar. Anlaşmazlık, GDO'ların, çevre ya da insan sağlığına hangi ölçüde zararlı olabileceği konusunda yoğunlaşmaktadır. Tarımsal biyoteknolojinin daha yavaş gelişmesini (ya da onu sonlandırmak) isteyenler, "bu deneyin" sonlandırılamaz olduğundan kaygı duymaktadırlar. Eğer bir ilaç üzerindeki araştırma beklenmedik, zararlı etkiler üretirse, o araştırma durdurulur. Fakat bizler, biyosfere yeni organizmaların kazandırılması "araştırmasını" durduramayabiliriz.

Biyoteknoloji ile ilgili başlıca kuşkular 20. Bölümde genel olarak açıklanmıştı. Burada bitki biyoteknolojisi ile ilgili olduğundan, bazı konuları daha yakından inceleyeceğiz. Laboratuvarda ve arazide yapılan çalışmalarla genetiği değiştirilmiş (GD) kültür bitkileri kullanımının olası sonuçları araştırılmaktadır. Bu çalışmalar, insan sağlığı ve hedef oluşturmayan organizmalar üzerindeki etkileri ve transgenin kaçma potansiyelini içermektedir.

GDO karşıtlarının çoğu, genetik mühendisliğinin bir alerjen maddeyi, bu maddeyi üreten bir türden bir besin bitkisine yanlışlıkla taşıyabileceğinden kaygılanmaktadırlar. Buna karşın, biyoteknologlar, soya fasulyesi ve diğer kültür bitkilerinde, alerjen proteinleri kodlayan genleri uzaklaştırma çalışmalarını başlatmışlardır. Şu ana kadar, insan beslenmesi için özel olarak tasarlanmış GD ürünlerinin insan sağlığı üzerinde olumsuz etkileri olduğuna ilişkin güvenilir kanıt yoktur. Aslında, bazı GD besinler GD olmayan besinlerden potansiyel olarak daha sağlıklıdır. Örneğin, Bt mısır (Bt toksin içeren transgenik çeşit), Bt-olmayan mısıra göre kansere ve kusurlu doğumlara neden olan bir fungal toksini (fungus zehiri) %90 oranında daha az içermektedir. Fumonizin olarak isimlendirilen ve parçalanmaya çok dirençli olan bu toksin, mısır gevreğinden biraya, bazı işlenmiş mısır ürünlerinde alarm verici derecede, yüksek derişimlerde saptanmıştır. Fumonizin, böceklerin zarar verdiği mısıra bulaşan bir fungus (*Fusarium*) tarafından üretilmektedir. Genel olarak, GD olmayana göre, Bt mısır böceklerden daha az zarar gördüğünden, daha az fumonizin içermektedir.

Buna karşın, sağlıkla ilgili kuşkular nedeniyle, GDO karşıtları GDO kökenli ürünleri içeren bütün besinlerin açık bir şekilde etiketlenmesi için lobi yapmaktadırlar. Bazıları ise, taşıma, depolama ve işleme sırasında GD besinlerinin GD olmayanlarla karıştırılması konusunda sıkılaştırılmış yasalar istemektedirler. Buna karşın, biyoteknolojiyi savunanlar, geleneksel ıslah yöntemleriyle üretilmiş olan "transgenik" kültür bitkilerinin pazara çıkarıldıklarında, benzer isteklerin yapılmadığına dikkat çekmektedirler. Örneğin, geleneksel bitki ıslah teknikleri ile üretilmiş ve ticari olarak büyütülen ve de çavdarın bütün kromozomlarını (ve binlerce genini) içeren buğday çeşitleri bulunmaktadır.

Hedef Dışı Organizmalar Üzerindeki Olası Etkileri

Pek çok ekolog, GD kültür bitkilerinin yetiştirilmesinin hedef dışı organizmalarda öngörülemeyen etkilere neden olmuş olabileceğinden kuşkulanmaktadırlar. Bir laboratuvar çalışması, kral kelebeklerinin larvalarının (tırtıl) transgenik *Bt* mısırın polenlerinin bulaştığı ipekotu yapraklarını tükettiklerinde, olumsuz tepki verdiklerini ve hatta öldüklerini göstermiştir. O zamandan beri kuşkuyla bakılan bu çalışma, bilimin kendini düzeltme özelliğine bir örnek oluşturur. Bilindiği gibi, yukarıda belirtilen çalışmayı yapan araştırıcılar, mısırın erkek çiçek durumlarını laboratuvar ortamında ipekotu yapraklarına bulaştırdıklarında, yapraklara, stamenlerin filamentleri, açık mikrosporangiyum ve diğer çiçek kısımları da bulaşmıştır. Bunu izleyen başka bir çalışmada ise, polenin değil, polen dışındaki diğer çiçek kısımlarının yüksek derişimlerde Bt toksin içerdikleri bulunmuştur. Polenin aksine, bu çiçek kısımları doğal tarla koşularında çevreye dökülünce o çevrede yetişen ipekotu bitkilerine rüzgarla taşınmayacaktır. Sadece bir mısır hattı, ki oda ticari Bt mısırın üretiminin %2'sinden daha azına karşılık gelmektedir, yüksek *Bt* toksin içeren polen üretmiştir.

Bt polenin kral kelebekleri üzerindeki olumsuz etkileri göz önüne alındığında, *Bt* mısır kültürüne karşı diğer bir seçeneğin- *Bt* olmayan mısıra kimyasal pestisitlerin püskürtülmesi- etkilerinin hesaplanması gerekir. Son yapılan çalışmalar, bu tür bir uygulamanın *Bt* mısır üretimine göre, çevrede yaşayan kral kelebeği populasyonlarına çok daha fazla zarar verdiğini göstermiştir. Her ne kadar, *Bt* mısır polenleri kral kelebeklerinin larvaları üzerinde az etki yapmış olsa da, bu çelişkiler, GD ürünlerinin tarla koşullarında kesin olarak denenmeleri ve güvenliği arttırmak için, genlerin özel dokularda ifade olmasının hedeflenmesinin gerektiğini göstermektedir.

Transgen Kaçışı Sorunun Çözülmesi

GD ürünleri ile en ciddi kaygıyı, aktarılmış genlerin, transgenik bir kültür bitkisinden, kültür bitkisi-yabani ot-kültür bitkisi çaprazlanması yoluyla, yabani akraba türlere kaçması oluşturmaktadır. Herbisite direnç kazandırmak için genleri değiştirilmiş bir kültür bitkisi ve yabani bir akrabası arasında kendiliğinden oluşacak olan bir hibritleşmenin, " bir süper yabani ot"un gelişmesine neden olabileceğinden korku duyulmaktadır. Böyle bir yabani otsu bitkinin, doğada diğer otsu bitkilere karşı seçilme avantajı yakalayacağı ve tarlada kontrolünün çok daha zor olabileceği düşünülmektedir. Gerçekten bazı kültür bitkileri yabani akrabalarıyla hibritleşebilir. Dolayısıyla kültür bitkisi-yabani ot-kültür bitkisi arasında aktarılan gen (transgen) kaçışı olabilir. Bunun olabilirliği, kültür bitkisi ve yabani otun hibritleşebilme yeteneğine ve aktarılan genlerin, hibritlerin çevreye adaptasyonunu nasıl etkileyeceğine bağlıdır. İstenen bir özellik -örneğin, cüce fenotip- doğal ortamında bir yabani ot için dezavantaj yaratabilir. Diğer durumlarda ise, yakınlarda, hibritleşilebilecek akraba bir yabani otsu bitki, bulunmayabilir; örneğin, soya fasulyesinin Birleşik Devletlerde yabani akrabası yoktur. Fakat, kanola, sorgum ve diğer pek çok kültür bitkisi yabani otlarla kolayca hibritleşmektedir.

Aktarılan gen (transgen) kaçışını önlemek amacıyla pek çok farklı strateji uygulanmaktadır. Örneğin, eğer bitkilere gen mühendisliği yoluyla erkek kısırlığı aktarılırsa, bu bitkiler çevrelerindeki genleri değiştirilmemiş bitkilerle tozlaştıklarında tohum ve meyve üretebilecekler, fakat canlı polen üretemeyeceklerdir. İkinci bir yaklaşım, transgenik kültür bitkilerine gen mühendisliği yoluyla apomiksisin kazandırılmasıdır. Bir tohum apomiksis ile üretilince, embriyo ve endosperm döllenme olmaksızın gelişir. Bu nedenle, Bu özelliğin transgenik bir kültür bitkisine aktarılması, polen ile aktarılmış gen kaçış olasılığını en aza indirecektir. Çünkü bitki, tohum ve meyve üretiminden ödün vermeksizin, erkek kısırlığı gösterecektir. Üçüncü bir yaklaşım, bir transgenin kültür bitkisinin kloroplast DNA'sına aktarılmasıdır. Pek çok bitki türünde kloroplast DNA'sı kalıtımla kesin olarak yumurtadan gelir. Dolayısıyla, kloroplasttaki aktarılmış genler (transgen) polen ile taşınamaz (ebeveyn ile ilgili kalıtımı incelemek için bakınız Bölüm 15). Transgen kaçışının önlenmesine yönelik dördüncü yaklaşım, gen mühendisliği yoluyla normal olarak gelişen, fakat açılamayan çiçekler oluşturmaktır. Böylece, çiçek kendi polenleriyle tozlaşacak ve

polenin çiçekten kaçması mümkün olmayacaktır. Bu tür bir çözüm, çiçeğin şeklinin de değiştirilmesini gerektirir. Şu an, bu amaçla kullanılabilecek bazı çiçek genleri tanımlanmıştır.

Tarımda GMOlar konusundaki süregelen anlaşmazlıklar bu ders kitabında yeni, bir düşüncenin ortaya çıkmasına da bir örnek oluşturmaktadır: bilim ve teknolojinin toplumla olan ilişkisi. Teknolojik gelişmeler hemen hemen her zaman beklenmedik sonuçlar ortaya çıkarma riskini taşır. Bitki biyoteknolojisinde, sıfır risk olasılıkla mümkün değildir. Bu nedenle, bilim insanları ve toplum, duruma göre, transgenik ürünlerin yararına karşı toplumun riskleri alma isteğini iyi değerlendirmelidir. En iyi senaryo, bu tartışmalar ve kararların, reflekse dayalı bir korku ya da kör bir iyimserlik yerine, güvenilir bilimsel bilgi ve özenle yapılan denemelere dayandırılmasıdır.

KAVRAM KONTROLÜ 38.3

1. Geleneksel bitki ıslahı yöntemlerini gen mühendisliği ile karşılaştırınız.
2. GD bitkilerinin bazı yararlarını ve risklerini açıklayınız.
3. Bt mısır, GD olmayan mısıra göre, neden daha fazla fumonizin içerir?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Birkaç türde, kloroplast genleri kalıtımla sadece spermden gelir. Bu durum transgen kaçışını önleme çabalarını nasıl engelleyebilir?

Önerilen cevaplar için Ek A'ya bakınız.

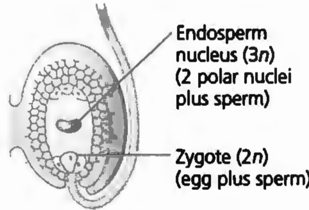
38 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 38.1

Çiçekler, çifte döllenme ve meyve, angiosperm yaşam döngüsünün eşsiz özellikleridir (ss.801-811)

- Angiospermlerde üreme, çok hücreli bir diploid sporofit döl ile çok hücreli haploid gametofit dölün birbirini izlemesini kapsar. Sporofit tarafında üretilen çiçekler eşeyli üremede yer alırlar.
- Sepaller, petaller, stamenler ve karpeller çiçek organlarıdır. **Sepaller** çiçek tomurcuklarını korur. **Petaller** tozlaştırıcıların ilgisini çeker. **Stamenler** anterleri taşır. Anterlerde haploid **mikrosporlar,** erkek bir gametofiti içeren **polen tanelerini** oluştururlar. **Karpeller** şişkinleşmiş kaide kısımlarında tohum taslaklarını (olgunlaşmamış tohumlar) içerir. **Embriyo keseleri** tohum taslaklarının içinde, (dişi gametofitleler) megasporlardan gelişir.
- Döllenmeden önce gerçekleşen **tozlaşma** bir karpelin stigmasına polenin yerleşmesidir. Çifte döllenme için iki sperm gerekir. **Çifte döllenmede,** spermlerden biri yumurtayı dölleyerek zigot ve sonuçta embriyonun oluşmasını sağlar. Diğer sperm ise, kutup çekirdekleri ile birleşerek, besin depo eden endospermi oluşturur..



- Embriyoyu, **endosperm** ya da **kotiledonlarda** depolanmış besin ile birlikte, bir **tohum kabuğu** kuşatır. Tohumlarda dormansi, fidelerin uygun çevre koşullarında çimlenmelerini sağlar. **Dormansinin** kırılması için sıcaklık ve ışık değişimleri gibi çevresel uyarılar gerekir.
- **Meyve,** kuşatılmış tohumu korur ve tohum yayan hayvanların ilgilerinin çekilmesine yardım eder.

? *Bir çiçek meyve oluşturma yönünde ilerledikçe, dört çiçek halkasında ne tip değişiklikler ortaya çıkar?*

KAVRAM 38.2

Çiçekli bitkiler eşeyli, eşeysiz olarak ya da her iki yolla da ürerler (ss. 812-815)

- **Eşeysiz üreme,** başarılı olmuş bitkilerin hızla çoğalmasını sağlar. Evrimsel adaptasyonu mümkün kılan genetik varyasyonun en büyük bölümü eşeyli üremeyle gerçekleşir.
- Bitkiler kendine döllenmeyi önlemek için pek çok mekanizma geliştirmişlerdir. Dioik oluş (erkek ve dişi çiçeklerin farklı bireylerde olması), aynı çiçekte erkek ve dişi kısımların farklı zamanlarda oluşması ve kendine kısırlık bunlar arasındadır. **Kendine kısırlıkta,** dişininki ile aynı olan bir allel taşıyan polen tanesi dişi tarafından reddedilir.
- Bitkiler tek bir hücreden klonlanabilir. Bu tek hücrenin kalıtımı, bir bitkiye dönüştürülmeden önce değiştirilebilir.

? *Eşeyli üremenin avantaj ve dezavantajları nelerdir?*

KAVRAM 38.3

İnsanlar ıslah ve genetik mühendisliği sayesinde kültür bitkilerini değişime uğratırlar (ss. 815-819)

- Doğada, farklı bitki çeşitleri ve varyeteleri arasında hibritleşme doğada yaygın olup, eski ve yeni ıslahçılar tarafından yeni genlerin kültür bitkilerine aktarılmasında kullanılmaktadır. İki bitki başarılı bir şekilde hibritleşince, bitki ıslahçıları istenen özelliklere sahip yavruyu seçerler.
- Genetik mühendisliğinde, birbirleriyle akraba olmayan organizmaların genleri bitkilere aktarılır. Genetiği değiştirilmiş bitkiler (GD) dünya genelinde besin kalite ve miktarını arttırma potansiyeli taşımaktadır. Ayrıca, biyoyakıt olarak da giderek önemleri artmaktadır.
- Daha fazla A vitamini sağlayan Altın pirinç ve böceğe dirençli *Bt* mısır, önemli iki GD bitkisidir.
- GD organizmalarının öngörülemeyen risklerinden kaygılanılmaktadır, fakat transgenik bitkilerin potansiyel yararları da göz önünde bulundurulmalıdır.

? *Genetik mühendisliğinin, besin kalite ve miktarını nasıl artırdığına ilişkin üç örnek veriniz.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Bir tohum aşağıdakilerden hangisinden gelişir?
   a. Bir yumurta
   b. Bir polen tanesi
   c. Bir tohum taslağı
   d. Bir ovaryum
   e. Bir embriyo

2. Bir meyve aşağıdaki yapılardan hangisinden oluşmuştur?
   a. Olgun bir ovaryum
   b. Olgun bir tohum taslağı
   c. Bir tohum ve integümentler
   d. Birleşik bir karpel
   e. Uzamış bir embriyo kesesi

3. Çifte döllenme, aşağıdakilerden hangisinde doğru ifade edilmiştir.
   a. çiçeklerin meyve ve tohum üretmek için iki kez döllenmesi
   b. her yumurtanın bir embriyo oluşturmak için iki sperm alması
   c. bir spermin yumurtayı, ikinci spermin ise kutup çekirdeğini döllemek için gerekli olması
   d. embriyo kesesinin yumurtasının diploid olması
   e. her bir spermin iki çekirdeğinin olması anlamına gelir.

4. "Altın Pirinç" aşağıdakilerden hangisinde doğru ifade edilmiştir?
   a. Çeşitli herbisitlere dirençli olup, ilgili herbisitlerin çeltik tarlalarına uygulanmasını kolaylaştırır.
   b. Yaygın olarak çeltik tarlalarına saldıran bir virüse dirençlidir.
   c. Böceklerin zararlılarını azaltan bir zehir üreten bakteri genleri içerir.
   d. Ürün miktarını arttıran, daha büyük altın renkli taneler üretir.
   e. A vitamini içeriğini artıran nergis genleri içerir.

5. Aşılama ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   a anaç ve aşı kalemi, farklı türlere ait ince dal parçalarını ifade eder.
   b. Stoklar (anaçlar) asmalardan, kalem aşılan ağaçlardan elde edilir.
   c. Stoklar (anaçlar) aşılama için kök sistemi sağlarlar.
   d. aşılama ile yeni türler üretilir.
   e. Stok (anaç) ve aşı kalemleri birbirleriyle akraba olmayan türlerden gelmelidir.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Bazı dioik türler, erkekte XY ve dişide ise XX genotipine sahiptir. Çifte döllenmeden sonra, embriyoların ve endospermin çekirdeğinin genotipi nasıl olabilir?
   a. embriyo X/endosperm XX ya da embriyo Y/endosperm XY
   b. embriyo XX/endosperm XX ya da embriyo XY/endosperm XY
   c. embriyo XX/endosperm XXX ya da embriyo XY/endosperm XYY
   d. embriyo XX/endosperm XXX ya da embriyo XY/endosperm XXY
   e. embriyo XY/endosperm XXX ya da embriyo XX/endosperm XXY

7. Yeşil petalli küçük bir çiçek en büyük olasılıkla aşağıdakilerden hangisiyle tozlaşır?
   a. Arı
   b. Kuş
   c. Yarasa
   d. Rüzgar
   e. Güveler

8. Rüzgarla tozlaşan bitkiler tarafından üretilen polen hayvanlarla tozlaşan bitkiler tarafından üretilen polenden daha küçüktür. Bunun nedeni aşağıdakilerden hangisi olabilir?
   a. Genelde rüzgarla tozlaşan bitkiler, hayvanlarla tozlaşanlardan daha küçüktürler.
   b. Rüzgarla tozlaşan bitkiler, bitki, büyük polen tanesi üretmek için yeterli enerji biriktirmeden önce, ilkbaharda serbest bırakılırlar.
   c. Küçük polen taneleri rüzgarla daha uzaklara yayılabilir.
   d. Tozlaştırıcı hayvanlar büyük polen tanelerini toplamada daha beceriklidir.
   e. Rüzgarla tozlaşan çiçekler büyük polen tanelerine gereksinim duymazlar. Çünkü tozlaştırıcı hayvanların ilgilerini çekmeleri gerekmez.

9. Çileklerin üstünü örten siyah noktalar aslında tek tek meyvelere aittir. Çileğin etsi ve lezzetli kısmı birbirinden ayrı pek çok karpeli olan bir çiçeğin reseptakulumundan kökenlenir. Bu nedenle, çilek;
   a. Hem bileşik ve hem de bir agregat meyvedir.
   b. Hem bileşik ve hem de aksesuar bir meyvedir.
   c. Hem basit bir meyve ve hem de bir agregat meyvedir.
   d. Hem bir agregat meyve ve hem de bir aksesuar meyvedir.
   e. Çok sayıda tohum içeren basit bir meyvedir.

10. **ÇİZİNİZ** Bir çiçeğin kısımlarını çiziniz ve etiketleyiniz.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

Eşeyli üreme ile ilgili olarak, bazı bitki türleri tamamen kendi döllektir, diğerleri ise tamamen kendine döllel değildir. Bazıları ise kısmi bir kendine kısırlık göstererek "her ikisini de içine alan "bir strateji gösterirler. Bu üreme stratejilerin evrimsel potansiyel açısından gösterdikleri etkiler farklıdır. Örneğin, kendine döllek olmayan bir tür, kendine döllek olana göre, şiddetli bir populasyon, darboğazında (bakınız Bölüm 23) nasıl küçük bir kurucu populasyon ya da kalıntı populasyon nasıl oluşturur?

12. **BİLİMSEL SORGULAMA** GD besinlerini eleştirenler, yabancı genlerin hücrenin işlevini bozarak, hücrelerin içinde beklenmedik ve potansiyel olarak zararlı maddelerin oluşmasına neden olabileceğini öne sürmektedirler. Normalde çok az miktarlarda oluşan zehirli ara maddelerin miktarları artabilir ya da yeni maddeler oluşabilir. Bu bozulma normal metabolizmanın sürmesine yardım eden maddelerin kaybına da yol açabilir. Eğer ülkenizin baş bilim danışmanı olsaydınız, bu eleştirileri nasıl yanıtlardınız?

13. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

İnsanlar asırlardan beri organizmaların genetiğini değiştirmeye uğraşmışlar ve bunun sonucunda, organizmaların genomunu önemli ölçüde değiştiren seçici ıslah ve hibritleşme yoluyla, bitki ve hayvan çeşitleri üretmişlerdir. Sadece bir ya da bir kaç geni aktaran ya da modifiye eden modern gen mühendisliği toplumun tepkisini neden bu denli çekmiştir? Diğerlerine göre gen mühendisliğinin bazı şekilleri, daha mı fazla kaygı yaratmaktadır? Açıklayınız.

14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Gelişen Özellikler Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) bir çiçeğin, aynı türün diğer çiçekleriyle üreme yeteneğinin, çiçeğin kısımların ve düzenlenişi sonucunda gelişmiş bir özellik olduğunu tartışınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Angiosperm Yaşam Döngüsü
Aktiviteler Discovery Kanal Videosu: Bitki Tozlaşması • Çiçekli Bitkilerde Üreme • Meyvenin Yapısı ve Gelişimi • Discovery Kanal Videosu: Renkli Pamuk
Sorular Öğrencilerde Yanlış Anlama • Okuma Sınavları • Çoktan Seçme. Bölümün Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aygıtları • Sanat

39

Bitkilerin İç ve Dış Sinyallere Yanıtları



▲ **Şekil 39.1 Çiçekler saatin kaç olduğunu söyleyebilirlermi?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

39.1 Sinyal iletim yolları, algılanan sinyali bir yanıt ile birleştirir

39.2 Bitki hormonları bitkilerin büyüme, gelişme ve uyarılara verdikleri yanıtları koordine eder

39.3 Işığa Verilen Yanıtlar Bir Bitkinin Başarısı İçin Çok Önemlidir

39.4 Bitkiler ışık dışında çok çeşitli uyarılara yanıt verirler

39.5 Bitkiler herbivorlar ve patojen saldırılarına yanıt verirler

GENEL BAKIŞ

Uyarılar ve Hareketsiz Bir Yaşam

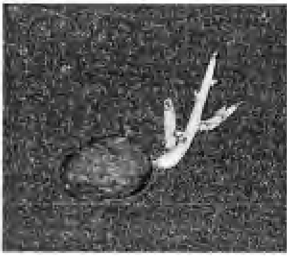
Taksonominin babası, Carolus Linnaeus çok hevesli bir doğa bilimcisiydi. Linnaeus, her bir bitki türünün çiçeklerini günün karakteristik bir diliminde açıp kapattıklarını belirlemiştir. Bu nedenle, hangi türün çiçeklerini açtıkları ya da kapattıkları gözlemleyen biri, gün içersindeki süreyi kestirebilir. Eğer açılma ve kapanma saatleri sırasıyla oluyorsa, çiçekler, bir tür çiçek saati ya da Linnaeus'un isimlendirdiği gibi *horologium florae* olarak iş görebilirler. **Şekil 39.1**'de, 12 saati gösteren bir saatin modern görüntüsü verilmiştir. Zamanlama neden değişmektedir? Çiçeklerin açık olduğu saatlerin, o çiçeklerin tozlaştırıcılarının en aktif oldukları süreye karşılık geldiği kabul edilir. Bu örnek, bir bitkinin başarılı bir şekilde rekabet edebilmesi için algılaması gereken çevresel faktörlerden yalnızca birini göstermektedir.

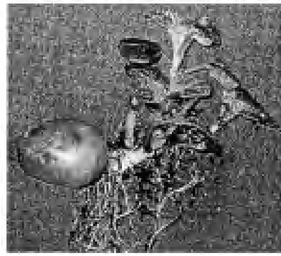
Bu bölümde, çiçekli bitkilerin dış ve iç sinyalleri algılaması ve yanıt vermesini sağlayan mekanizmalar üzerinde durulacaktır. Organizma düzeyinde, bitkiler ve hayvanlar çevresel uyarılara farklı yollarla yanıt verirler. Hareketli olan hayvanlar pozitif uyarıya yönelir negatif uyarıya ise ondan uzaklaşarak yanıt verirler. Bunun aksine, bitkiler hareketsiz olduklarından, çevresel değişkenlere karşı büyüme ve gelişme gibi, özelliklerini adapte ederek, genel bir yanıt verirler. Bu nedenle, aynı türün hayvanlarına göre, aynı türün bitkilerinin yapıları çok daha büyük farklılıklar gösterirler. Bununla birlikte, bitkilerin hayvanlar gibi hareket etmeleri, bitkilerin duyarsız olduklarını göstermez. Bir bitkinin, çevresel sinyallere yanıt vermek için büyüme özelliklerini değiştirmeden önce, ortamdaki değişikliği algılaması gerekir. Bu bölümde göreceğimiz gibi, bitkilerin verdikleri yanıtların altında yatan moleküler süreçler, hayvan hücrelerininki kadar karmaşıktır.

KAVRAM 39.1

Sinyal iletim yolları, algılanan sinyali bir yanıt ile birleştirir

Bitkiler sinyalleri algılar ve bu sinyallere, yaşama ve üreme başarılarını arttıracak şekilde yanıt verirler. Örneğin, bir mutfak dolabının içinde, karanlıkta tutulan bir patatesi düşünün. Değişime uğramış bu yer altı gövdesi ya da yumru, "gözler"inden (yanal tomurcuklar) sürgünler çıkaracak, ancak bu sürgünler tipik bir bitkiye benzemiyecektir. Bitkinin, gövdesi sağlam ve yaprakları yeşil değil, gövdesi mat renkli ve yaprakları genişlememiş olacaktır. Ayrıca kökleri kısalacak ve kütleşecektir (**Şekil 39.2a**). Karanlıkta büyümeyle ilgili bu morfolojik adaptasyonların hepsi, **etiolleşme** olarak bilinir. Etiolleşme, genç bir patates bitkisinin, doğal koşullar altında, yeraltında filizlenirken sürekli olarak karanlıkla karşılaştığı düşünüldüğünde bir anlam kazanır. Bu tür koşullarda, genişlemiş yapraklar topraktan havaya çıkmak için bir engel oluşturacaktır. Ayrıca, sürgünler toprak dışına çıkmak için toprağı zorladıkça, zarar göreceklerdir. Yapraklar genişlememiş ve toprak altında olduklarından, evaporasyona bağlı su kaybı az olacaktır. Dolayısıyla, transpirasyonla kaybedilen suyun yenilenmesi için gelişmiş bir kök sistemine duyulan gereksinim önemsizleşecektir. Ayrıca, fotosentez için gerekli ışık bulunmadığından, yeşil klorofil üretimi için harcanan enerji boşa tüketilmiş olacaktır. Bu nedenlerden dolayı, karanlıkta büyüyen bir patates bitkisi, uzayan gövdelerine ola-

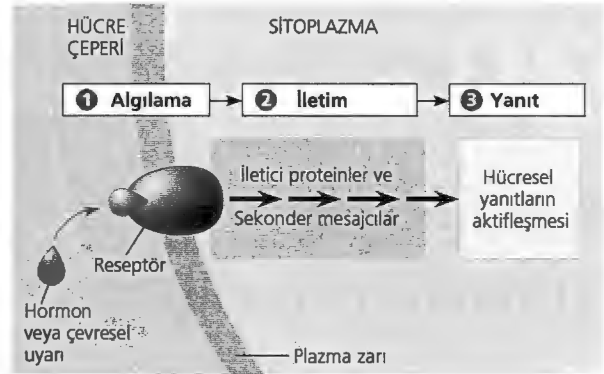




(a) Işığa maruz bırakılmadan önce. Karanlıkta büyüyen bir patates bitkisinin gövdesi uzun ve ince, yaprakları ise genişlememiştir- bu morfolojik adaptasyonlar, sürgünlerin toprağa girmesini sağlar. Kökler kısa olmakla birlikte, sürgünlerden az su kaybedildiğinden, suyun absorbsiyonuna gereksinim azdır.

(b) Bir hafta süreyle doğal gün uzunluğuna maruz bırakıldıktan sonra. Patates bitkisi, geniş yapraklara, kısa ve sağlam gövdelere ve uzun köklere sahip olan, tipik bir bitkiye benzemeye başlar. Bu dönüşüm, fitokrom olarak isimlendirilen özel bir pigment tarafından ışığın algılanması ile başlar.

▲ **Şekil 39.2 Karanlıkta büyüyen patateslerde ışığın uyardığı de-etiolleşme (yeşerme).**



▲ **Şekil 39.3 Sinyal iletim yollarına ilişkin genel bir model.** 11. Bölümde tartışıldığı gibi, özel bir reseptör protein ile etkileşen bir hormon veya çeşitli uyartılar, sinyal iletici proteinlerin ardışık olarak aktifleşmesini ve yolda yer alan sekonder mesajcıların üretimini tetikleyebilir. Sinyal, yol boyunca geçirilerek, sonunda hücre düzeyinde bir yanıta dönüştürülür. Yukandaki şekilde, reseptör, hedef hücrenin yüzeyinde yer almıştır; diğer durumlarda ise, uyartılar hücrenin içindeki reseptörlerle etkileşirler.

bildiğince daha fazla enerji aktarır. Bu adaptasyon, yumruda biriktirilmiş besinler tüketilmeden önce, sürgünün, toprağın üstüne çıkmasını sağlar. Etiolleşme olarak isimlendirilen bu yanıt, bir bitkinin morfolojisi ve fizyolojisinin, çevresel ve iç sinyaller arasındaki karmaşık etkileşimler sonucunda, çevresine nasıl uyum sağladığını gösterir.

Bir sürgün ışığa ulaşınca, önemli değişiklikler geçirir. Bu değişikliklerin tamamı **de-etiolleşme** (yeşerme olarak ta bilinir) veya etiolleşmenin ortadan kalkması olarak isimlendirilir. De-etiolleşme sırasında gövde uzması yavaşlar; yapraklar genişler; kökler uzar; ve sürgün klorofil üretir. Kısacası, bitki, tipik bir bitkiye benzemeye başlar **(Şekil 39.2b)**. Bu kısımda, bir bitki hücresinin aldığı sinyalin- bu örnekte ışık- bir yanıta nasıl dönüştürüldüğüne örnek olarak, de-etiolleşmeyi inceleyeceğiz. Bu sırada, mutantlarla yapılan çalışmaların; algılama, iletme ve yanıt vermeden oluşan, hücrenin sinyal süreçlerindeki evrelerinin moleküler ayrıntılarını aydınlattıklarını göreceğiz **(Şekil 39.3)**.

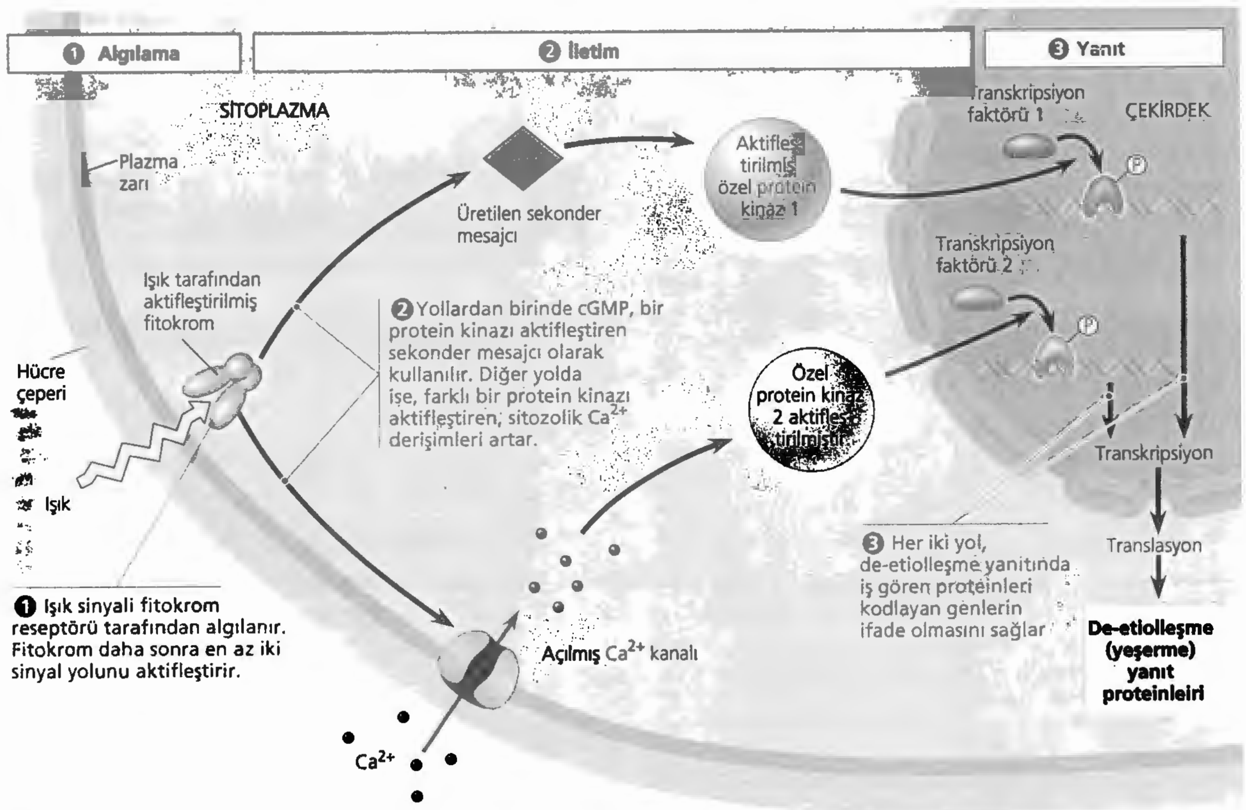
Algılama

Sinyaller ilk olarak reseptörler tarafından saptanırlar. Reseptörler, özel bir uyarıya yanıt vermek için, şekil değiştiren proteinlerdir. De-etioleşme sürecinde yer alan reseptör bir fitokromdur. Fotoreseptör ailesinin bir üyesi olan fitokrom, bu bölümde ayrıntılı olarak incelenecektir. Plazma zarında yer alan pek çok reseptörün aksine, de-etiolleşmede iş gören fitokrom sitoplazmada bulunur. Araştırıcılar, patatesin yakın bir akrabası olan domates ile yaptıkları çalışmalarda, de-etiolleşme için fitokromun gerekli olduğunu göstermişlerdir. Fitokrom içeriği düşük olan *aurea* isimli domates mutantı, ışıklandırılınınca yabani tip domateslerden daha az yeşerir. (Latince de *Aurea* altın anlamındadır. Klorofil yokluğunda, karoteneoidler olarak isimlendirilen, sarı ve turuncu renkli yardımcı pigmentler daha belirginleşirler.) Araştırıcılar, diğer bitkilerden aldıkları fitokromu *aurea* mutantına enjekte ettikten sonra hücreleri ışıklandırarak normal de-etiolleşme yanıtı oluşturmuşlardır. Bu tür deneyler, fitokromun rolünün, de-etiolleşme sırasında ışığın saptanması olduğunu göstermiştir.

Sinyal İletimi

Reseptörler çok zayıf çevresel ya da kimyasal sinyallere duyarlılık gösterebilirler. De-etiolleşme ile ilgili bazı yanıtlar, çok düşük ışık düzeylerinde tetiklenebilir. Bazı durumlarda, iki saniye süreyle, ay ışığına eşdeğer bir ışık, bir yanıtın verilmesini başlatabilir. Çok zayıf olan bu sinyalleri **sekonder mesajcılar** iletirler. Sekonder mesajcılar, sinyali arttıran ve sinyali, reseptörden yanıtı veren diğer proteinlere aktaran küçük moleküller ya da iyonlardır **(Şekil 39.4)**. 11. Bölümde, bazı ikincil mesajcıları görmüştük (bakınız Şekiller 11.12 ve 11.14). Burada, kalsiyum (Ca^{2+}) ve devirsel GMP (cGMP) gibi, de-etiolleşmede yer alan iki tip sekonder mesajcının özel rollerini tartışacağız.

Sitoplazmik Ca^{2+} düzeylerindeki artış, fitokromun sinyali iletmesinde önemli bir rol oynar. Sitosolik Ca^{2+} derişimi genel olarak düşüktür (yaklaşık 10-7 *M*), fakat fitokromun aktifleşmesi Ca^{2+} kanallarının açılmasını sağlar. Bunun sonucunda, sitoplazmadaki kalsiyum düzeyleri geçici olarak 100 kat artar. Işığa yanıt olarak, fitokrom şeklini değiştirir. Bu değişiklik, guanil siklaz enzimini aktifleştirir. Guanil sik-



▲ Şekil 39.4 **Bitkilerde sinyal iletimine bir örnek: de-etiolleşme (yeşerme) yanıtının oluşmasında fitokromun rolü.**

BAĞLANTI KUR *Şekil 11.18'de (s.222) de-etiolleşme sırasında, panolardan hangisi fitokrom bağımlı sinyal iletim yolağına en iyi örnek oluşturur? Açıklayınız.*

laz, ikincil bir mesajcı olan devirsel GMP'yi üretir. De-etiolleşme yanıtının tam olarak verilebilmesi için hem Ca^{2+} ve hem de cGMP'nin üretilmesi gerekir. Örneğin, *aurea* isimli domates yapraklarına sadece cGMP'nin enjekte edilmesi, de-etiolleşme yanıtının eksik verilmesine neden olur.

Yanıtın Verilmesi

Sonuçta, sekonder mesajcılar hücredeki bir ya da birden fazla aktiviteyi düzenler. Bu yanıtlar, genellikle belirli enzimlerin aktivitesindeki bir artıştan oluşurlar. Bir sinyal yolunun biyokimyasal yolda iş gören bir enzimatik basamağı arttırabileceği başlıca iki mekanizma vardır: translasyon sonrası değişiklik (modifikasyon) ve transkripsiyon sırasında düzenleme. Translasyon sonrası değişiklik, önceden mevcut enzimleri aktifleştirir. Transkripsiyon sırasında düzenlemede ise, özel bir enzimi kodlayan mRNA'nın sentezi artar ya da azalır.

Mevcut proteinlerin Translasyon Sonrası Değişime Uğratılmaları

Sinyal iletim yollarının çoğunda, mevcut proteinler özel amino asitlerin fosforlanması (fosfor bağı kazanmaları) ile değişime uğratılırlar. Bu fosforlanma, proteinin hidrofobisitesi ve aktivitesini değiştirir. cGMP ve Ca^{2+} dahil, pek çok sekonder mesajcı protein kinazları doğrudan aktifleştirir. Çoğunlukla, bir protein kinaz diğer protein kinazı, o da başka bir protein kinazı, o ise diğerini fosforlandırır (bakınız şekil 11.10). Bu tür kinaz aşamalarının (kaskatları) sonunda uyarı, gen ifadesi düzeyinde bir yanıt verilmesini sağlar. Bu süreç, genellikle transkripsiyon faktörleri fosforlanması ile gerçekleşir. Bir sonraki sayfada tartışılacağı gibi, sinyal iletim yollarının çoğu, yeni proteinlerin sentezini düzenler.

Bunu, özel genlerin açılıp kapanmasını sağlayarak yaparlar. Sinyal iletim yolları, başlangıç sinyali ortadan kalkınca, kapanmanın bir yolunu bulmak zorundadır. Örneğin, filiz-

lenen bir patates yeniden dolaba konursa; başlangıç sinyali ortadan kalkar. Bu "kapanma" sürecinde, özel proteinlerden fosfor koparan (de-fosforilasyon) protein fosfatazlar önem kazanırlar.

Transkripsiyonal Düzenlenme

Bölüm 18'de tartışıldığı gibi, özel trankripsiyon faktörleri olarak isimlendiridiğimiz proteinler DNA'nın özel bölgesine bağlanarak özel genlerin transkripsiyonunu denetlerler (bakınız Şekil 18.9). Fitokrom tarafından uyarılan de-etiolleşme de olduğu gibi, bu tip bazı transkripsiyon faktörleri uygun ışık koşullarına yanıt vermek için aktifleştirilirler. Bu transkripsiyon faktörlerinden bazıları, cGMP ya da Ca^{2+} nin aktifleştirdikleri protein kinazlar tarafından fosforlanarak aktifleşirler.

Bir sinyalin, gelişimle ilgili değişiklikleri oluşturma mekanizması, transkripsiyon faktörlerine bağlıdır. Bu transkripsiyon faktörleri, aktivatör (özel genlerin transkripsiyonunu arttıran) veya baskılayıcı (transkripsiyonu azaltan) olabilir ya da her iki özelliği birden taşıyabilir. Örneğin, bazı *Arabidopsis* mutantları karanlıkta büyütüldüklerinde mat renkli oluşları dışında, ışıkta büyümüş bitkiler gibi gözükürler; bu mutantların yaprakları genişlemiş, gövdeleri kısalmış ve kütleşmiş olmasına karşın, yeşil değildir. Çünkü klorofil üretiminin son basamağı doğrudan ışık gerektirir. Bu tür mutantlarda, bir baskılayıcı (repressör) kusurludur. Bu baskılayıcı, normalde ışığın aktifleştirdiği diğer genlerin ifade olmasını engeller. Baskılayıcı, mutasyonla yok edilince, normalde durmuş olan yol ilerler. Böylece, mutantlar, mat renkli oluşlarının dışında, ışıkta büyümüş bir bitki gibi görünürler.

De-Etiolleşme ("Yeşerme") Proteinleri

De-etiolleşme sürecinde fosforilasyonla hangi tip proteinler aktifleşir ya da transkripsiyonları yeniden başlatılır? Bu proteinlerin çoğu, doğrudan fotosentezde iş gören, diğerleri ise klorofil üretimi için gerekli kimyasal öncül maddelerin oluşturulmasında iş gören enzimlerdir; diğer bazıları ise büyümeyi düzenleyen bitki hormonlarının düzeylerini etkilerler. Örneğin, gövde uzamasını arttıran oksin ve steroid gibi hormonların düzeyi fitokromun aktifleşmesinden sonra azalır. Hormon düzeylerindeki bu düşüş, de-etiolleşme ile birlikte, gövde uzamasının yavaşlamasına neden olur.

Böyle, bir sürecin altında yatan biyokimyasal değişikliklerin ne denli karmaşık olduğunu anlayabilmek için, bir patates bitkisinin de-etiolleşmesinde iş gören sinyal iletimini ayrıntılı tartışmıştık. Her bir bitki hormonu ve her bir çevresel uyarıcı, bir ya da birden fazla sinyal iletim yolunu tetikliyebilir. Bu sinyal yolları, çok karmaşıktır. Mutantların izolasyonu (bir genetik yaklaşım) ve moleküler biyoloji teknikleri, araştırıcıların bu çeşitli yolları keşfetmelerini sağlamaktadır. Domatesin *aurea* mutantı ile yapılan çalışmalar buna örnektir. Ancak bu araştırma, bitkilerin nasıl çalıştıkları konusunda yapılan fizyolojik ve biyokimyasal araştırmaların uzun süren geçmişine dayanmaktadır. Hormonlar olarak isimlendirilen, taşınabilir sinyal moleküllerinin içsel bitki büyüme düzenleyicileri olduklarına ilişkin ilk ipuçları, klasik deneylerden elde edilmiştir. Bunlar bir sonraki kısımda anlatılacaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 39.1

1. Karanlıkta ve ışıkta büyütülmüş bitkiler arasında morfolojik farklılıklar nelerdir? Etiolleşme, bir fidenin rekabetteki başarısına nasıl yardım eder? Açıklayınız.
2. Siklohekzimid, protein sentezini engelleyen bir ilaçtır. Siklohekzimidin de-etioleşme üzerindeki etkilerine ilişkin bir tahmin yürütünüz
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Cinsel işlev bozukluğu ilacı olan viagra, Devirsel GMP'yi parçalayan bir enzimi engeller. Eğer domates yaprak hücreleri benzer bir enzimi edinmiş olsaydı ve bu hücrelere viagra uygulanmış olsaydı, domatesin *aurea* mutantının yapraklarının normal de-etiolleşmesine neden olabilirmiydi?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **39.2**

Bitki hormonları bitkilerin büyüme, gelişme ve uyarılara verdikleri yanıtları koordine eder

Bir hormon, bir organizmanın belirli bir yerinde çok küçük miktarlarda üretildikten sonra, özel bir reseptöre çok küçük miktarlarda bağlanarak, hedef hücre ve dokularda yanıtları tetikleyen bir sinyal molekülüdür. Hormonlar hayvanlarda genellikle dolaşım sisteminde taşınırlar. Bu özellik, hormon terimi tanımlanırken, genellikle dikkate alınır.

Hayvanlarla yapılan çalışmalardan kökenlenmiş olan hormon kavramı, 1900'lü yılların başlarında bitki fizyologlarınca kullanılmıştır. Ancak, günümüz modern bitki biyologları, hayvan fizyologları tarafından geliştirilen dar tanımlamaların, bitkilerdeki fizyolojik süreçlerin açıklanmasında çok sınırlı kaldığını bildirmektedirler. Örneğin, bitkisel hormon olduğu düşünülen bazı sinyal molekülleri sadece yerel etkilidirler. Son olarak, bitkilerde sakkaroz gibi bazı sinyal molekülleri bulunmaktadır. Sakkaroz bitkilerde tipik bir hormondan yüzbinlerce kat daha yüksek derişimlerde bulunur. Fakat, bu tür maddeler de bitkide taşınır ve bir hormon gibi, bitkilerin işlevini büyük ölçüde değiştiren sinyal iletim yollarını aktifleştirirler. Bu nedenle, pek çok bitki biyoloğu, bir bitkide bir veya birden fazla özel fizyolojik süreci değiştiren veya denetleyen, doğal ya da sentetik organik bileşiklerin tanımlanmasında, daha kapsamlı olan *bitki büyüme düzenleyicisi* terimini kullanmayı yeğlemektedir. Günümüzde, *bitki*

hormonu ve *bitki büyüme* düzenleyicisi neredeyse eşit olarak kullanılmakla birlikte, tarihsel nedenlerden dolayı, biz *bitki hormonu* terimini kullanacağız. Ayrıca, bitki hormonlarının çok düşük derişimlerde etkili olduğunu da belirtmeliyiz.

Aslında bitki büyüme ve gelişimi, her yönden, bir ölçüde hormonların denetimindedir. Tek bir hormon bile, hücre ve gelişim ile ilgili çok çeşitli bir dizi süreci düzenleyebilir. Bunun aksine, birden fazla hormon tek bir süreci de etkileyebilir.

Bitki Hormonlarının Keşfi

Bitkilerde kimyasal mesaj ileticilerinin bulunduğu düşüncesi, gövdelerin ışığa nasıl yanıt verdiklerine ilişkin bir dizi klasik deneyden kökenlenmiştir. Bilindiği gibi, pencere kenarındaki bir ev bitkisinin sürgünü ışığa doğru büyür. Bitki organlarının uyartı yönünde veya uyartının aksi yönünde kıvrılmasına neden olan, büyümeyle ilgili herhangi bir yanıt, **tropizma** (Yunanca'da *tropos*, dönmek anlamındadır) olarak isimlendirilir; uyartı yönündeki kıvrılma, pozitif **fototropizma**, uyartının aksi yönündeki kıvrılma ise negatif fototropizma olarak isimlendirilir.

Bitkilerin, aralarındaki uzaklığın az olduğu doğal ekosistemlerde, fototropizma, sürgünün, fotosentez için enerji sağlayan güneş ışığına doğru büyümesini sağlar. Bu yanıt, sürgünün karşılıklı iki tarafında yer alan hücrelerin büyüme farkından kaynaklanır; ışık almayan taraftaki hücreler ışık alan taraftaki hücrelerden daha hızlı büyürler.

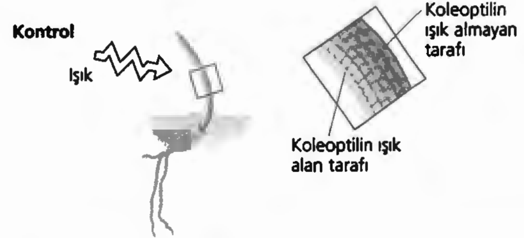
Charles Darwin ve oğlu Francis, 1800'lü yılların sonlarında fototropizma ile ilgili ilk deneylerden bazılarını gerçekleştirmiştir (**Şekil 39.5**). Bu araştırıcılar, bir koleoptilin kuşattığı bir çimen fidesinin (bakınız Şekil 38.9b), sadece koleptilli iken ışığa doğru kıvrıldığını gözlemişlerdir. Fidenin uç kısmı kesilerek uzaklaştırıldığında, koleptil kıvrılmamıştır. Uç kısım ışığa geçirimsiz bir başlık ile örtülünce, fide ışığa doğru büyüyememiştir; fakat ne uç kısmın üstüne geçirilen ışığa geçirimli bir başlık, ne de koleoptilin ucunun alt kısımlarına yerleştirilen ışığa geçirimsiz bir başlık, fototropizmayı engelleyememiştir. Darwin'ler, ışığın, koleoptilin ucunda algılandığı sonucuna varmışlardır. Ancak, kıvrılmaya neden olan büyümedeki farklılığın, uçtan belli bir uzaklıkta oluştuğunu gözlemişlerdir. Darwin'ler, sürgünün ucundan koleoptilin uzama bölgesine, bir sinyalin gönderildiğini düşünmüşlerdir. Bundan birkaç on yıl sonra, Danimarka'lı bilimci Peter Boysen-Jensen, bu sinyalin hareketli bir kimyasal madde olduğunu göstermiştir. Bu araştırıcı, koleoptilin ucunu, hücresel teması kesen, ancak kimyasalların geçişine izin veren, küp şeklindeki bir jelatin ile, koleoptilin geri kalanından ayırmıştır. Bu fideler ışığa doğru kıvrılarak normal yanıt vermişlerdir. Fakat, koleptilin ucu koleoptilin alt kısmından, mineral mika gibi bir geçirimsiz bir engel ile ayrıldığında, fototropistik yanıt gözlenememiştir.

▼ **Şekil 39.5** **SORGULAMA**

Bir çimen koleoptilinin hangi kısmı ışığı algılar ve sinyal nasıl iletilir?

DENEY 1880'de, Charles and Francis Darwin, ışığın, koleoptilin hangi kısmınca algılandığını bulmak için, çimen koleptilinin kısımlarını uzaklaştırmış ve örtmüştür. 1913'te, Peter Boysen-Jensen, fototropizma ile ilgili sinyalin nasıl iletildiğini saptamak için koleptilleri farklı materyaller ile ayırmıştır.

BULGULAR



Darwin ve Darwin: Fototropizma, sadece uç kısım ışıklandırılınca gerçekleşir.



Boysen-Jensen'e göre Koleoptilin uç kısmı, geçirimsiz bir engel ile değil, geçirimli bir engel ile ayrıldığında, fototropizma oluşur.



SONUÇ Darwin'nin deneyi, ışığı, sadece koleoptilin uç kısmının algıladığını göstermiştir. Bununla birlikte, fototropik kıvrılma, ışığın algılandığı (uç kısım) bölgenin uzağında oluşmuştur. Boysen-Jensen'nin bulguları, kıvrılmayla sağlayan sinyalin, ışığın aktifleştirdiği hareketli bir kimyasal olduğunu göstermiştir.

KAYNAK C.R. Darwin, The power of movement in plants, John Murray, London (1880). P. Boysen-Jensen, Concerning the performance of phototropic stimuli on the *Avena* coleoptile, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft (reports of the German Botanical Society) 31:559-566 (1913).

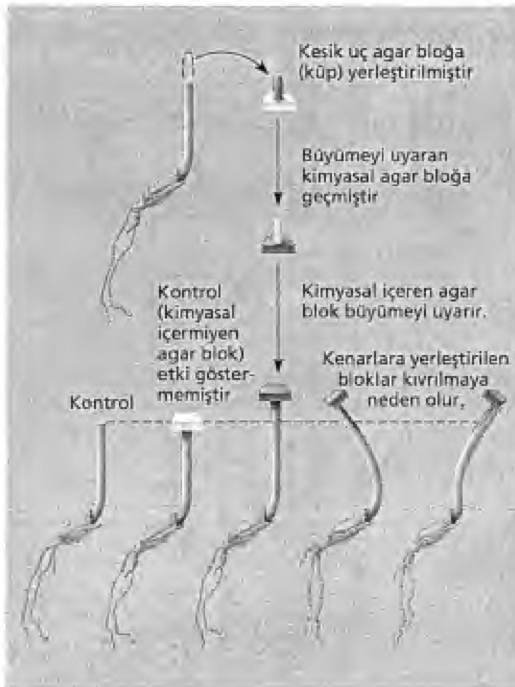
EĞER ÖYLE İSE? Fotoropik kıvrılmaya ışığın hangi renklerinin en fazla neden olduğunu deneysel olarak nasıl belirlerdiniz?

▼ **Şekil 39.6** SORGULAMA

Büyümeyi arttıran bir kimyasalın asimetrik dağılımı, bir koleoptilin ışığa doğru büyümesine neden olurmu?

DENEY 1926'da, Frits Went tarafından yapılan deneyler, büyümeyi uyaran bir maddenin, bir koleoptilin ışık yönünde büyümesini nasıl sağladığını göstermiştir. Went, koleoptilleri karanlıkta tutmuş ve uç kısımlarını uzaklaştırmıştır. Agar blokların, büyümeyi arttıran bu maddeleri absorblayıp absorblamadıklarını anlamak için bu koleoptil uçlarının bazılarını agar blokların üzerine yerleştirmiştir. Kontrolü oluşturan bir koleoptilin üzerine kimyasal içermiyen bir küp, diğerlerinin üzerine ise kimyasal içeren küpler yerleştirmiştir. Bu küpleri, ya kimyasalın eşit dağılması için koleoptilin kesik ucunun merkezine ya da derişimi sadece bir tarafta arttırmak için koleoptilin kenarına yerleştirmiştir.

BULGULAR Büyümeyi arttıran kimyasal eşit olarak dağıtıldığında, koleoptil dik büyümüştür. Kimyasal eşit olmayan şekilde dağıtıldığında, koleoptil, karanlıkta büyütülmüş olsa bile, ışık yönünde büyüyormuş gibi, küpün yerleştirildiği tarafın aksi yönüne kıvrılmıştır.



SONUÇ Bir koleoptilin ışığa doğrı kıvrılmasının nedeni, koleoptilin ışık almayan tarafının, büyümeyi teşvik eden kimyasalı daha yüksek derişimlerde içermesidir. Bu kimyasal, oksin olarak isimlendirilir.

KAYNAK F. Went, A growth substance and growth. Recueils des *Travaux Botaniques Neerlandais* (Collections of Dutch Botanical Works) 25:1-116 (1928)

EĞER ÖYLE İSE? Triodobenzoik asit (TIBA) oksin taşınımını engeller. Eğer TIBA içeren küçük bir agar boncuk, kesilmemiş bir koleoptilin ucunda, merkezden uzağa yerleştirilseydi, koleoptil hangi yönde kıvrılırdı: boncuğun bulunduğu yönemi yoksa aksi yönemi? Açıklayınız.

1926'da, Hollanda'lı bir lisansüstü öğrenci olan Frits Went, Boysen-Jensen'in deneylerini değiştirerek fototropizmadan sorumlu kimyasal mesaj ileticiyi izole etmiştir (**Şekil 39.6**). Went, koleoptilin ucunu çıkardıktan sonra, jelatinimsi bir madde olan küp şeklindeki bir agar bloğa yerleştirmiştir. Araştırıcı, koleoptilin ucundan gelen bir kimyasal maddenin agar bloğa geçebileceğini ve böylece bu agar bloğun koleoptilin ucunun yerini alabileceğini düşünmüştür. Went, karanlıkta bırakılmış, ucu kesik koleoptillerin üstüne agar blokları yerleştirmiştir. Koleoptil ucunun ortasına yerleştirilen bir blok, gövdenin yukarı yönde, dik büyümesini sağlamıştır. Fakat, blok merkezin uzağına yerleştirildiğinde, koleoptil ışığa doğru büyüyormuş gibi, bloğun bulunduğu yerin karşı tarafına doğru kıvrılmaya başlamıştır. Went, agar bloğun, koleoptilin ucunda üretilen bir kimyasalı içerdiğini, bu kimyasalın agar bloktan koleoptile geçerek büyümeyi uyardığını ve koleoptilin ışık almayan tarafında, büyümeyi uyaran kimyasalın derişiminin daha yüksek olması nedeniyle, koleoptilin ışığa doğru kıvrıldığını bildirmiştir. Went, bu kimyasal mesajcı ya da hormonu öksin olarak isimlendirmiştir (Yunanca'da *auexin* arttırmak anlamındadır). Daha sonra oksinin başlıca bir tipi saflaştırılarak, bunun indol asetik asit (IAA) olduğu belirlenmiştir.

Darwin'lerin, Boysen Jensen'in ve Went'in çalışmalarına dayanan ve koleoptillerin ışığa doğru büyümesi ile ilgili klasik hipoteze göre, koleoptil ucundan aşağıya doğru taşınan oksinin asimetrik dağılımı, ışık alan taraftakilere göre, ışık almayan taraftaki hücrelerin daha hızlı uzamasına neden olmaktadır. Fakat, çimen koleoptilleri dışındaki organlarda yapılan benzer fototropizma çalışmaları, bu düşünceyi pek desteklememektedir. Tek yönden ışıklandırmanın, ayçiçekleri ve diğer dikotillerin gövdelerinde, oksinin asimetrik dağılımına neden olduğu gösterilememiştir. Bununla birlikte, büyüme *engeleyicileri* olarak iş gören bazı maddelerin asimetrik dağılım gösterdikleri saptanmıştır. Bu tür maddeler, bir gövdenin ışık alan tarafında daha fazla birikmektedirler.

Bitki Hormonlarına Genel Bir Bakış

Oksinin keşfi, diğer bitki hormonları ile ilgili araştırmaları özendirmiştir. **Tablo 39.1**'de oksin, sitokininler, giberellinler, brasinostreoidler, absisik asit, strigogalaktonlar ve etilen gibi bazı belli başlı hormon sınıflarına ait bir ön bilgi verilmiştir. Bitkilerin patojenlere karşı savunmasında iş gören pek çok molekül de olasılıkla bitki hormonudur (bu molekülleri bu bölümde daha sonra tartışacağız.)

Bitki hormonları çok düşük derişimlerde üretilir. Fakat, bir hormon, çok küçük miktarlarda bile, bir bitki organının büyüme ve gelişimini büyük ölçüde etkiler. Sinyal iletim yolları, bir hormonun sinyal iletimindeki etkisini artırır ve o sinyali hücrede özel yanıtlara dönüştürür. Genel olarak hormonlar, hücre bölünmesi, uzaması ve farklılaşmasını etkileyerek, bitki büyüme ve gelişimini denetlerler. Ayrıca, bazı hormonlar, bitkilerin çevresel uyarıcılara verdikleri kısa süreli fizyolojik yanıtları yönlendirir. Her bir hormon, etki bölgesine, derişime ve bitkinin gelişim evresine bağlı olarak, birden fazla süreci etkileyebilir. Genel olarak, bir bitkinin

Tablo 39.1 **Bitki Hormonlarına Genel Bir Bakış**

Hormon	Bitkide Nerede Üretilir veya Bulunur	Başlıca İşlevleri
Oksin (IAA)	Oksin başlıca sürgün apikal (uç) meristemleri ve genç yapraklar tarafından sentezlenir. Her ne kadar, oksinin büyük bir bölümü için sürgüne bağımlı olsa da, kök apikal meristemleri de oksin üretirler. Gelişmekte olan tohumlar ve meyveler yüksek düzeylerde oksin içerir, fakat bu oksinin yenimi sentezlendiği, yoksa ataya ait dokulardan mı kökenlendiği bilinmemektedir.	Gövde uzamasını uyarır (sadece düşük derişimlerde); yanal (lateral) ve adventif köklerin oluşumunu arttırır; meyvenin gelişimini düzenler; fototropizma ve gravitropizmada iş görür; iletim demeti farklılaşmasını arttırır; yaprak absisyonu geciktirir.
Sitokininler	Her ne kadar pekçok küçük üretim bölgesi bulunuyorsa da, başlıca köklerde sentezlenir ve diğer organlara taşınır.	Sürgünlerde ve köklerde hücre bölünmesini düzenler; apikal dominansiyi değiştirir ve yanal tomurcuk gelişimini teşvik eder; besin maddelerinin havuz dokulara taşınımını arttırır; tohum çimlenmesini uyarır; yaprak senesensini geciktirir.
Giberellinler	Başlıca, apikal tomurcuklar ve kök meristemlerinde, genç yapraklar da ve gelişmekte olan tohumlarda üretilir.	Gövde uzaması, polen gelişimi, polen tüpü büyümesi, meyve büyümesi, tohum gelişimi ve çimlenmeyi arttırır; eşey belirlenmesi ve gençlik evresinden olgunluk evresine geçişi düzenler.
Brasinosteroidler	Her ne kadar, farklı organlarda farklı ara formları bulunursa da, bu bileşikler bütün bitki dokularında mevcuttur. İçsel olarak üretilmiş brasinosteroidler sentez bölgesinin yakınında iş görür.	Sürgünlerde hücre genişlemesi ve hücre bölünmesini teşvik eder; düşük derişimlerde kök büyümesini teşvik eder; yüksek derişimlerde ise kök büyümesini engeller; ksilem farklılaşmasını teşvik eder, flöem farklılaşmasını ise engeller; tohum çimlenmesi ve polen tüpü uzamasını teşvik eder.
Absisik asit (ABA)	Yaklaşık bütün bitki hücreleri abisik asit sentezleyebilir. Belli başlı her organda ve canlı dokuda varlığı saptanmıştır; flöem veya ksilemde taşınabilir.	Büyümeyi engeller; kuraklık stresi sırasında stomaların kapanmasını uyarır; tohum dormansisini teşvik eder ve erken çimlenmeyi engeller; yapraklarda senesensi teşvik eder; kurumaya karşı direnci arttırır.
Strigalaktonlar	Karotenoid kökenli bu hormonlar ve hücre dışı sinyaller, düşük fosfat koşullarına veya sürgünlerden gelen yüksek oksin akışına yanıt olarak köklerde üretilirler.	Tohum çimlenmesini teşvik eder, apikal dominansiyi kontrol eder ve kökler tarafından mikorial funguslarin cezbedilmesini sağlar.
Etilen	Gaz halindeki bu hormon bitkinin pek çok kısmında üretilebilir. Yaprak senesensi, yaprak absisyonu, ve bazı meyve tiplerinin olgunlaşması sırasında yüksek derişimlerde üretilir. Aynca, yaralanma ve stres sırasında sentezi artar.	Pekçok meyve tipinde olgunlaşmayı, yaprak absisyonunu ve üçlü yanıtı (gövde uzamasının engellenmesi, yanal genişlemenin ve yatay büyümenin teşvik edilmesi) teşvik eder; senesens hızını arttırır; kök ve kök tüyü oluşumunu arttırır; ananas familyasında çiçeklenmeyi uyarır.

bir hormona verdiği yanıt, o hormonun miktarından çok, diğer hormonlara göre olan, nispi derişimine bağlıdır. Bitki büyüme ve gelişimi tek bir hormonun etkisinden çok, farklı hormonlar arasındaki etkileşimle denetlenir. Bu etkileşimler, hormonların işlevi ile ilgili, aşağıdaki tabloda verilmiştir.

Oksinler

Oksinlerin çiçekli bitkilerde birden fazla etkileri olmasına karşın, **oksin** terimi koleoptillerin büyümesini geliştiren herhangi bir kimyasal madde için kullanılmaktadır. Bazı sentetik olanlar dahil, diğer bazı bileşikler oksin aktivitesi gösterse de, indolasetik asit bitkilerde bulunan başlıca doğal oksindir (IAA) (Aksi söylenmedikçe, *oksin* terimini IAA ile eş anlamlı kullanacağız). IAA ilk keşfedilen hormon olmasına karşın, oksinin yer aldığı sinyal iletimi ve oksin biyosentezinin düzenlenmesi ile ilgili pek çok konu hala aydınlatılmamıştır.

Oksin ağırlıklı olarak sürgün ucunda üretilir ve saatte yaklaşık 1 cm'lik bir hızda, bir hücreden diğerine geçerek, gövdede aşağı yönde taşınır. Oksin, sadece uçtan kaideye doğru taşınır. Bunun aksi söz konusu değildir. Bu tek yönlü oksin taşınımı, *polar taşınım* olarak isimlendirilir.

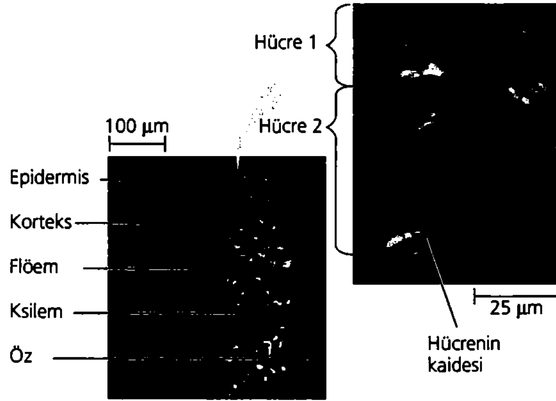
Polar taşınım yerçekiminden bağımsız oluşur; deneyler, bir gövde veya koleoptilin ucu aşağıya gelecek şekilde konumlandırılınca, oksinin yukarı doğru taşındığını göstermiştir. Oksinin polar taşınımı, hücrelerdeki oksin taşıyıcı proteinin polar dağılımına bağlıdır. Bir hücrenin kaidesinde yoğunlaşan oksin taşıyıcıları, bu hormonun hücrenin dışına çıkışını sağlar. Daha sonra oksin komşu hücrenin apikal

▼ **Şekil 39.7** **SORGULAMA**

Sürgünlerden kaideye, oksinin polar taşınımında ne etkilidir?

DENEY Oksinin tek yönlü taşınımını araştıran Leo Galweiler ve arkadaşları, oksin taşıyıcı proteinin yerini belirlemek için bir deney tasarlamışlardır. Bu araştırıcılar, oksin taşıyan proteine bağlanan antikorları işaretlemek için yeşilimsi sarı renkteki floreans molekülünü kullanmışlardır. Daha sonra, bu antikorları, uzunluğuna kesitleri alınmış *Arabidopsis* gövdelerine uygulamışlardır.

BULGULAR Soldaki ışık mikroskobunda çekilmiş fotoğraf, oksin taşıyıcı proteinlerin bütün gövde dokularında bulunmayıp, sadece parenkima hücrelerin de yer aldıklarını göstermektedir. Daha yüksek bir büyütmede, ışık mikroskobunda çekilmiş sağdaki fotoğraf, bu proteinlerin esas olarak hücrelerin kaidelerinde yer aldıklarını göstermektedir.



SONUÇ Sonuçlar, hücrelerin kaidesindeki oksin taşıyan proteinin derişiminin, polar oksin taşınımını yönettiği hipotezini desteklemektedir.

KAYNAK L. Galweiler et al., Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, Science 282:2226-2230 (1998).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer oksin taşıyan proteinler hücrelerin her iki ucunda eşit olarak dağılmış olsaydı, oksin hala polar taşınabilirmiydi? Açıklayınız.

ucundan girebilir (**Şekil 39.7**). Oksin, hücre uzamasının teşvik edilmesi ve bitkinin şeklinin düzenlenmesi dahil, pek çok etkiye sahiptir.

Oksinin Hücre uzamasındaki Rolü Oksinin başlıca işlevlerinden biri, genç ve gelişmekte olan sürgünlerde hücrelerin uzamasını teşvik etmektir. Oksin, sürgün ucundan hücre uzama bölgesine, aşağı doğru taşındıkça (bakınız Şekil 35.16), olasılıkla plazma zarındaki bir reseptöre bağlanarak hücrenin büyümesini uyarır. Oksin, büyümeyi, yaklaşık 10^{-4} ila 10^{-8}' M'lık derişimlerde uyarır. Daha yüksek derişimlerde ise hücre uzamasını engelleyebilir. Bu etki, olasılıkla, büyümeyi genellikle engelleyen bir hormon olan etilen üretimini uyarmasına bağlıdır. Etileni tartışırken iki hormon arasındaki bu ilişkiyi tekrar inceleyeceğiz.

Asit büyüme hipotezi olarak isimlendirilen bir modele göre, hücrelerin oksine verdikleri yanıtta başlıca rolü proton pompaları oynar. Oksin, bir sürgünün uzama bölgesinin plazma zarındaki proton pompalarını (H^+) uyarır. Bu H^+ pompalanması, zarın iki yanında voltajı arttırır (zar potansiyeli). Bunun sonucunda, dakikalar içersinde hücre çeperinin pH'sı düşer (**Şekil 39.8**). Çeperdeki asitleşme **ekspansinler** olarak isimlendirilen enzimleri aktifleştirir. Ekspansinler, selüloz mikrofibriller ve diğer çeper bileşenleri arasındaki karşılıklı bağlantıları (hidrojen bağları) parçalar. Bunun sonucunda çeper dokusu gevşer. (Ekspansinler saf selülozdan yapılmış filtre kağıdını bile parçalayabilir). Zar potansiyelindeki artış, hücreye iyon alınımını artırır. Bunun sonucu, hücreye ozmotik olarak su girişi ve turgor artar. Hücre, turgor ve hücrenin esneyebilirliğinin artması sonucu uzar.

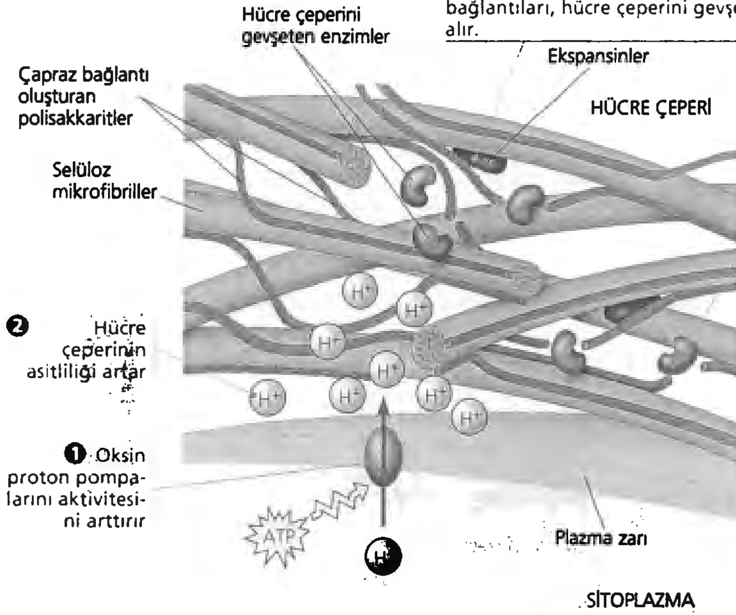
Oksin, aynı zamanda, gen ifadesini de değiştirir. Bunun sonucunda, uzama bölgesindeki hücreler dakikalar içinde yeni proteinler oluşturur. Bu proteinlerden bazıları kısa ömürlü transkripsiyon faktörleridir. Bu transkripsiyon faktörleri diğer genleri baskılar ya da aktifleştirir. Bu ani çıkıştan sonra büyümenin sürmesi için, hücrenin daha fazla sitoplazma ve çeper maddesi üretmesi gerekir. Oksin, büyümenin sürmesini de sağlar.

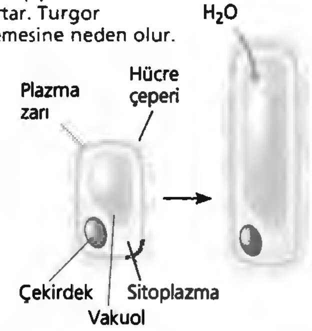
Bitki Gelişiminde Oksinin Rolü Oksinin polar taşınımı, gelişmekte olan bitkide *vücut planı oluşumunu* denetleyen başlıca unsurdur. Göreceğimiz gibi, oksin bitkide vücut planı oluşumunun bütün yönlerinde rol alır.

Oksin sürgün uçlarında sentezlenir ve her bir dalın gelişim, büyüklük ve ortamına ilişkin bütünleşmiş bilgi taşır. Bu bilgi akışı dallanmanın şeklini denetler. Örneğin, bir daldan oksin akışının azalması o dalın yeterince verimli olmadığını gösterir: Bu durumda yeni dallara gereksinim duyulur. Böylece, o dalın altındaki yanal tomurcuklar dormansiden (uyku hali) çıkarak büyümeye başlar.

Oksin taşınımı, bir gövdenin üzerindeki yaprak düzenlenişi, yani *fillotaksinin* oluşumunda da kilit bir rol oynar (bakınız Şekil 36.3). Çok kabul gören bir modele göre, sürgün ucunda oksinin polar taşınımı, oksin derişiminde yerel artışlar yaratır. Bu artışlar yaprak primordiyumunun dizilişini belirler ve böylece doğada farklı tipte fillotaksiler oluşur.

Ayrıca yaprak kenarından polar oksin taşınımı yaprağın damarlanma şeklini belirler. Polar oksin taşınımı engelleyicileri, petiyollerde iletim demetinin sürekliliğini bozar. Ayrıca, ana damarların gevşek düzenlenmesine, sekonder damar sayısında artışa ve yaprak kenarına bitişik, yoğun ve düzensiz şekilli iletim hücrelerinin üretimine neden olur.





▼ **Şekil 39.8 Oksine verilen bir yanıt sonucu hücrenin uzaması: asit büyüme hipotezi.**

Odunsu dokuları üreten meristemin, yani demet kambiyumunun aktivitesi de oksin taşınımının kontrolü altındadır. Bir bitki, büyüme mevsiminin sonunda dormant hale gelince, oksin taşınım kapasitesinde ve oksin taşıyıcılarını kodlayan genlerin ifadesinde bir azalma görülür.

Oksinin bitki gelişimi üzerindeki etkileri, bildiğimiz sporofit bitkilerle sınırlı değildir. Son kanıtlar, angiospermlerde mikroskobik dişi gametofitlerin düzenleşinişin, bir oksin gradiyenti tarafından sağlandığını göstermiştir.

Oksinin Pratik Uygulamaları Doğal ya da sentetik, oksinlerin pek çok ticari uygulamaları vardır. Örneğin, doğal bir oksin olan indol bütirik asit (IBA) bitkilerin, çeliklerle vejetatif üretiminde kullanılmaktadır. (Bütünlüğü bozulmamış bitkilerde yanal kök oluşumu, IBA'nın IAA'dan daha önemli bir oksin olduğunu gösterir.) Kesik bir yaprak veya gövde parçasına IBA içeren bir pudra uygulanması halinde, genellikle kesik yüzeyin yakınında adventif kökler oluşur.

2,4-diklorofenokis asetik asit (2,4-D) dahil, bazı sentetik oksinler ise yaygın bir biçimde herbisit olarak kullanılmaktadır. Mısır ve bir çimen (turfgrass) bu tür sentetik oksinleri hızlı bir şekilde etkisizleştirir. Fakat eudikotlar (dikotil bitkiler) bu herbisitleri etkisizleştiremez ve aşırı hormon uygulanması halinde ölürler. Bununla birlikte, serada yetiştirilen sırık domateslere sentetik oksinlerin püskürtülmesi, domatesin ticari değerini arttırarak, normal meyve gelişimini teşvik eder.

Sitokininler

Doku kültüründe bitki hücrelerinin büyüme ve gelişimini arttıran kimyasalları bulmak için gerçekleştirilen deneme yanılma deneyleri **sitokininlerin** keşfini sağlamıştır. 1940'larda, araştırıcılar, Hindistan cevizinin dev tohumlarının sıvı endospermini oluşturan Hindistan cevizi sütünü kattıkları kültür ortamında bitki embriyolarının büyümesinin uyarıldığını gözlemişlerdir. Daha sonraki araştırıcılar, kültür ortamına parçalanmış DNA örnekleri kattıklarında, tütün hücrelerinde bölünmenin uyarıldığını bulmuşlardır. Her iki denemede de kullanılan katkı maddesinin, nukleik asitlerin bir bileşeni olan adeninin değişime uğramış formlarını içerdikleri anlaşılmıştır. Bu büyüme düzenleyicileri sitokinez veya hücre bölünmesini uyardıkları için, sitokininler olarak isimlendirilmişlerdir. En yaygın, doğal sitokinin, ilk olarak mısır (*Zea mays*)'dan elde edildiği için, zeatin olarak isimlendirilmiştir. Sitokinin sentezi ve sinyal iletimi konusunda öğrenilecek pek çok şey bulunmakla birlikte, hücre bölünmesi, farklılaşması, apikal dominansi ve yaşlanma üzerindeki etkileri iyi bilinmektedir.

Hücre Bölünmesinin Kontrolü ve Farklılaşma Sitokininler, özellikle kökler, embriyolar ve meyveler olmak üzere, aktif olarak büyüyen dokularda üretilir. Bitki köklerinde üretilen sitokininler, ksilem özsuyunda yükselerek hedefine ulaşırlar. Sitokininler oksinle uyumlu hareket ederek hücre bölünmesini uyarır ve farklılaşma yolağını etkilerler. Sitokinin doku kültüründe büyüyen hücreler üzerindeki etkileri, bu hormon sınıfının, bütünlüğü bozulmamış tam bir bitkideki rolünü gösterir. Bir gövdeye ait parenkimatik bir doku parçası sitokinin içermiyen bir ortamda kültüre alındığında, hücreler çok büyür, ancak bölünmezler. Bununla birlikte, sitokininler,

oksin ile birlikte ortama katıldıklarında hücreler bölünürler. Dolayısıyla, sitokininler tek başlarına etki göstermezler. Hücre farklılaşmasını, sitokinin oksine oranı belirler. Bu iki hormonun derişimleri belirli düzeylerde olduğunda, hücre kütlesi büyümesini sürdürür, ancak farklılaşmamış hücrelerden oluşan bir küme olarak kalır. Bu farklılaşmamış hücre kümesi kallus olarak isimlendirilir (bakınız Şekil 38.14). Eğer ortamdaki sitokinin düzeyi arttırılırsa, kallustan sürgün gelişir, oksin düzeyleri arttırıldığında ise kökler oluşur.

Apikal Dominansinin Kontrolü Sitokininler, oksin ve yeni bulunan strigogalaktonlar olarak isimlendirilen bitki hormonları, apikal dominansiyi (uç baskınlığı) kontrol etmek için etkileşirler. Apikal dominansi, apikal tomurcuğun yanal tomurcukların gelişimini baskı altına alabilme yeteneğidir (**Şekil 39.9a**). Son yıllara kadar, apikal dominansinin açıklanmasında en geniş kabul gören hipotez, doğrudan engelleme hipotezi olmuştur. Buna göre, yanal tomurcuk büyümesinin düzenlenmesinde oksin ve sitokininler antogonistik etki gösterirler. Bu görüşe göre, apikal tomurcuktan aşağıya, sürgüne taşınan oksin yanal tomurcukların büyümesini doğrudan engeller. Böylece yanal dalların yerine sürgün uzar. Bu sırada köklerden sürgün sistemine giren sitokinin yanal tomurcuklara büyümeleri için sinyal ileterek oksinin etkisine karşılık verir. Bu nedenle, oksinin sitokininlere oranının, yanal tomurcuk engellenmesinin kontrolünde kritik bir faktör olduğu kabul edilmektedir.

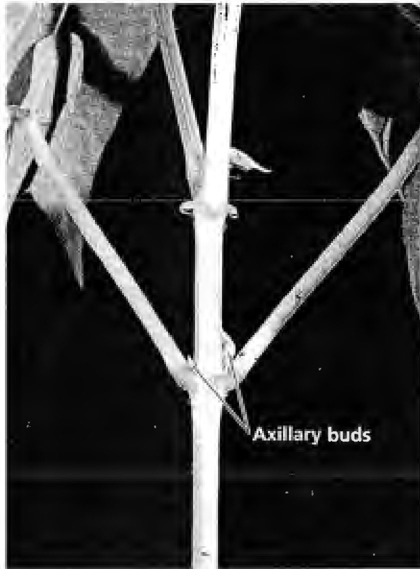
Pek çok gözlem, doğrudan engellenme hipotezini desteklemektedir. Başlıca oksin kaynağı durumundaki apikal tomurcuk uzaklaştırılınca, yanal tomurcuklar üzerindeki engellenme ortadan kalkar ve bitki çalımsı bir görünüm kazanır (**Şekil 39.9b**). Ucu kesik sürgünün kesik yüzayine oksin uygulanması, yanal tomurcukların büyümesini yeniden engeller (**Şekil 39.9c**). Ayrıca, aşırı sitokinin üreten ya da sitokinin uygulanan bitkiler de, normalin üzerinde, çalımsı bir görünüm alırlar. Fakat, günümüzde, oksinin etkilerinin nispeten dolaylı olduğu bilinmektedir. Oksinin, sürgünden aşağıya doğru, polar taşınımı, strigalaktonların sentezini tetikler. Strigalaktonlar, tomurcuk büyümesini baskı altına alırlar. Ayrıca, diğer bir sinyalin, oksin akışının bozulmasından çok önce, tomurcukların büyümelerini başlattığı belirlenmiştir. Bu olasılıkla elektriksel bir sinyaldir. Bu nedenle, apikal dominansinin kontrolünün, daha önce düşünülenden çok daha karmaşık olduğu söylenebilir.

Yaşlanmayı Önleyici Etkileri Sitokininler bazı bitki organlarının yaşlanmasını yavaşlatır. Bunu, protein parçalanmasını engelleyerek, RNA ve protein sentezini teşvik ederek ve çevre dokulardan besinlerin taşınımını sağlayarak yaparlar. Bir bitkiden uzaklaştırılan yapraklar bir sitokinin çözeltisine daldırılınca, çok daha uzun süre yeşil kalırlar. Sitokininler, ayrıca, bir tip programlanmış hücre ölümü olan, apoptozisin ilerlemesini de yavaşlatırlar.

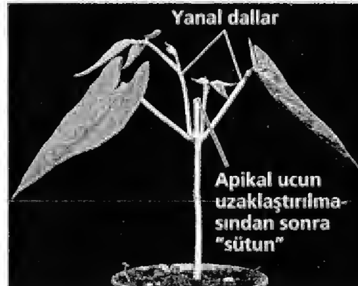
Giberellinler

1900'lü yılların başlarında, Asya'lı çiftçiler, bazı pirinç fidelerinin boylarının tarla koşullarında, olgunlaşmadan önce, yere yatacak kadar çok uzadıklarını ve inceldiklerini gözlemişlerdir. 1926'da *Gibberella* isimli bir fungusun, "sersem fide" olarak isimlendirilen bu hastalığa neden olduğu bulunmuştur. 1930'lara gelindiğinde, ilgili fungusun **giberellin** adı verilen bir kimyasalı salgılayarak pirinç gövdelerinin aşırı uzamasına neden olduğu saptanmıştır. 1950'lerde, araştırıcılar, bitkilerin de giberellin (GAs) ürettiklerini bulmuşlardır. Bilim insanları, o tarihten bu yana, her ne kadar her bir bitkide çok daha az sayıda bulunsalar da, bitkilerde doğal olarak 100'den farklı giberellin keşfetmişlerdir. "Sersem pirinç" fidelerinin aşırı düzeydeki giberellinden zarar gördükleri anlaşılmaktadır. Giberellinlerin, gövde uzaması, meyve büyümesi ve tohum çimlenmesi gibi çeşitli etkileri vardır.

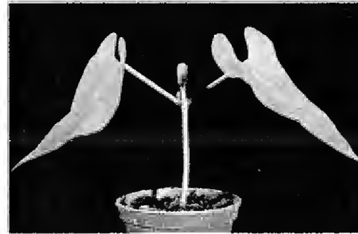
Gövde uzaması Genç kökler ve yapraklar, giberellinin üretildiği başlıca bölgelerdir. Giberellinlerin en bilinen etkileri gövde ve yaprak büyümesini teşvik etmeleridir. Bu etkiyi, hücre uzaması ve bölünmesini arttırarak gösterirler. Bir hipoteze göre, giberellinler, ekspansin isimli proteinlerin girişi kolaylaştıracak şekilde, hücre çeperini gevşeten enzimleri aktifleştirirler. Giberellinler, bazı cüce (mutant) bitki çeşitlerine uygulandıklarında, gövde uzamasını arttırıcı etkileri açıkça gözlenebilmektedir. Örneğin, bazı cüce bezelye (mutant) bitkilerine (Mendel'in üzerinde çalıştığı çeşit dahil; bakınız Bölüm



(a) Aksilar (koltuk altı) **tomurcuk**



(b) Apikal uç uzaklaştırılmış

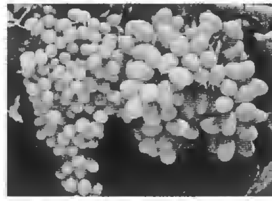


(c) Kesik gövde uçlarına oksin uygulanmıştır

▲ **Şekil 39.9 Apikal dominansi. (a)** Olasılıkla apikal tomurcuktan gelen oksin tarafından etkilenmiş olan koltukaltı (aksiler) tomurcukların büyümesinin engellenmesi, sürgün ana ekseninin uzamasını destekler. **(b)** Aynı bitkiden apikal ucun uzaklaştırılması, yan dalların büyümesini sağlar. **(c)** Ucu kesik sütuna oksin içeren bir jelatin kapsül uygulandığında, yan dalların büyümesi önlenir.



(a) Solda gösterilen *Arabidopsis* bitkisinde olduğu gibi, bazı bitkiler çok kısa internodyumları ile yere yakın, rozet formunda bir yapı oluştururlar. Bitki üreme evresine geçince, giberellinlerdeki ani bir artış boylanmaya neden olur: internodyumlar hızla büyüyerek gövde uçlarında gelişen çiçek tomurcuklarının (sağda) yükselmesini sağlar.



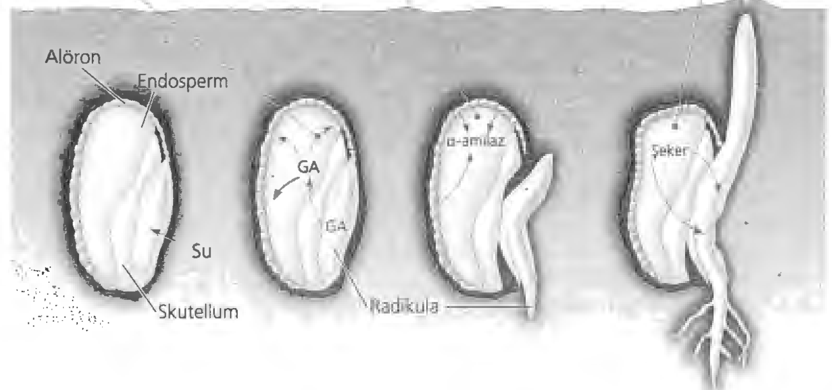
(b) Soldaki Thomson isimli tohumsuz üzüm salkımı, uygulama yapılmamış bir asmadan alınmış kontrolü oluşturmaktadır. Sağdaki salkım ise meyve gelişimi sırasında giberellin püskürtülmüş olan bir asmadan alınmıştır.

◄ **Şekil 39.10 Giberellinlerin gövde uzaması ve meyve büyümesi üzerindeki etkileri.**

14) giberellin uygulandığında, boyları uzamaktadır. Ancak, yabani bitkilere giberellin uygulanınca, genellikle herhangi bir yanıt gözlenmemektedir. Çiçek sapının hızlı büyümesi, giberellinin uyardığı gövde uzamasının en etkileyici örneğidir (**Şekil 39.10a**).

Meyve Büyümesi Pek çok bitkide, meyvenin ogunlaşması için hem oksin ve hem de giberellinlerin bulunması gerekir. Thompson isimli çekirdeksiz üzümlere püskürtülmeleri, giberellinlerin en önemli ticari uygulamaları arasındadır (**Şekil 39.10b**). Hormon, üzüm tanelerinin büyümesini arttırır. Bu özellik tüketici tarafından tercih edilmektedir. Ayrıca, giberellin püskürtülmesi, üzüm salkımının uzamasını sağlar. Çünkü bu uygulama sonucunda üzüm taneleri büyüyebilmek için daha fazla alan bulur. Üzüm tanelerinin arasındaki hava dolaşımının artması, meyvenin mayalara ve diğer mikroorganizma enfeksiyonlarına karşı direncini de arttırır.

Çimlenme Bir tohumun embriyosu zengin bir giberellin kaynağıdır. Tohum su aldıktan sonra, embriyodan giberellinlerin serbest bırakılması, tohumun dormansiden çıkarak çimlenmesi için gerekli sinyali verir. Işık veya düşük sıcaklık gibi, özel çevresel koşullara gereksinim duyan bazı tohumlara giberellin uygulanınca dormansi kırılır. Giberellinler tahıl fidelerinin büyümesini teşvik eder. Bu etki, depo besinlerin parçalanmasını sağlayan alfa amilaz gibi sindirim enzimlerinin sentezinin uyarılmasına bağlıdır (**Şekil 39.11**).



▲ **Şekil 39.11 Arpa gibi taneli tohumların çimlenmesi sırasında besin maddelerinin giberellinler tarafından kullanılmalarının sağlanması.**

Brasinosteroidler

Brasinoteroidler, hayvanlardaki kolesterole ve eşey hormonlarına benzeyen steroidlerdir. Brasinosteroidler gövde parçaları ve fidelerde hücre uzaması ve bölünmesini 10^{-12} M gibi çok düşük derişimlerde uyarırlar. Ayrıca, yaprak abisisyonunu (yaprak dökülmesi) yavaşlatır ve ksilem farklılaşmasını teşvik ederler. Bu etkiler nitelik olarak oksinin etkilerine çok benzediğinden, bitki fizyologlarının brasinosteroidlerin bir oksin olmadığını belirlemeleri yıllar almıştır.

Brasinosteroidlerin bitki hormonu özellikleri, *Arabidopsis* mutantları ile yapılan çalışmalarda bulunmuştur. Bu mutantlar, karanlıkta yetiştirildiklerinde bile, ışıkta büyüyen bitkilerle aynı morfolojik özellikleri göstermişlerdir. Araştırıcılar, söz konusu mutasyonun, normalde memelilerde steroid sentezinde görev alan bir enzime benzeyen bir enzimi kodlayan bir geni etkilediğini bulmuşlardır. Ayrıca, brasinosteroid yoksunu bu mutanta brasinoteroid uygulanınca, bitkinin yabani tipe dönüştüğü gözlenmiştir.

Absisik asit

1960'larda, yaprak döken ağaçlarda tomurcuk dormansisi ve yaprak absisyonu öncesinde oluşan kimyasal değişimleri araştıran bir çalışma grubu ile pamukta meyvelerin absisyonundan önce oluşan benzer değişiklikleri araştıran diğer bir grup, aynı bileşiği, yani **absisik asiti (ABA)** izole etmişlerdir. Fakat, günümüzde, ABA'nın tomurcuk dormansisi veya yaprak absisyonunda birincil rol oynamadığı düşünülmektedir. Bununla birlikte, Absisik asitin diğer işlevleri çok önemlidir. Şu ana kadar tartıştığımız oksin, sitokininler,

giberellinler ve brasinosteroidler gibi büyümeyi teşvik eden hormonların aksine, ABA büyümeyi *yavaşlatır*. ABA, genellikle, büyümeyi teşvik eden hormonların etkisinin zıttı bir etki gösterir. ABA'nın bir ya da birden fazla sayıda büyüme hormonuna oranı, son fizyolojik etkiyi belirler. Burada ABA'nın pekçok etkisinden ikisi üzerinde duracağız: tohum dormansisi ve kuraklık toleransı.

Tohum dormansisi Tohum dormansisi; tohumun, yalnızca, fidenin varlığını sürdürebilmesi için yeterli miktarda ışık, sıcaklık ve nem olduğunda, çimlenme olasılığını arttırır (bakınız Bölüm 38). Sonbaharda çevreyen dağılmış ve çimlendiği taktirde kışın ölmekten başka şansı olmayan tohumların hızla çimlenmesini engelleyen nedir? Bu tür tohumların ilkbahara kadar çimlenmemesi hangi mekanizmalar sağlamaktadır? Hatta tohumların meyvenin nemli iç kısmında, karanlıkta çimlenmesini önleyen nedir? Bu soruların yanıtı ABA'dır. Tohum olgunlaşması sırasında ABA miktarı 100 kat artar. Olgunlaşan tohumlarda yüksek ABA düzeyleri çimlenmeyi engeller. Ayrıca, olgunlaşma sırasında aşırı su kaybına karşı tohumun direnmesine yardım eden proteinlerin üretimini teşvik eder.

ABA uzaklaştırıldığında ya da etkisizleştirildiğinde, dormant tohumların çoğu çimlenir. Bazı çöl bitkilerinin tohumları dormanisiyi, o tohumlardaki ABA şiddetli yağmurlar tarafından yıkandıktan sonra kırarlar. Diğer tohumlar ise, ABA'yı etkisizleştirmek için, ışığa veya uzun süreli düşük sıcaklık uygulamasına gereksinim duyarlar. Genellikle, ABA'nın giberelinlere oranı tohumun dormant haldemi kalacağını, yoksa çimleneceğinimi belirler. Çimlenmeleri için su verilmiş tohumlara ABA uygulanması, bu tohumları tekrar dormant hale sokar. Etkisini yitirmiş veya düşük düzeylerdeki ABA, erken çimlenmeye neden olur (**Şekil 39.12**). Örneğin, henüz koçan üzerindeyken çimlenen bir mısır mutantında işlevsel transkripsiyon faktörü bulunmaz. Bu transkripsiyon faktörü, ABA'nın belli genlerin ifadesini uyarması için gereklidir. ABA düzeylerinin düşük olması nedeniyle, kırmızı mangro tohumlarının erken çimlenmeleri aslında bir adaptasyondur. Bu adaptasyon, genç fidelerin, kökenlendikleri ağacın altındaki yumuşak çamura ok gibi saplanmalarını sağlar.

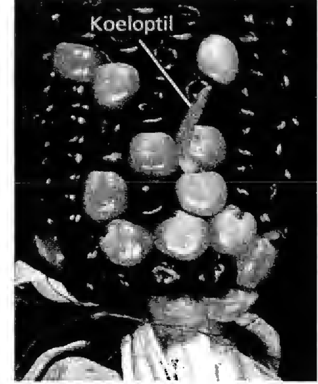
Kuraklığa Direnç ABA kuraklık sinyalinin iletiminde başlıca rolü oynar. Bitki solmaya başlayınca, yapraklarda ABA birikir ve stomalar hızla kapanır. Böylece transpirasyon azalır ve aşırı su kaybı önlenmiş olur. ABA bekçi hücrelerinin plazma zarlarındaki potasyum kanallarının açılmasına neden olur. Bunu, kalsiyum gibi sekonder sinyal ileticilerini etkileyerek yapar . Sonuçta, bekçi hücrelerinden büyük miktarda potasyum çıkar. Aynı anda gerçekleşen ozmotik su kaybı bekçi hücrelerinin turgorunu azaltarak stomaların kapanmasına neden olur (bakınız 36.15). Bazı durumlarda, su kıtlığı sürgünden önce kökün strese girmesine neden olur. Köklerden yapraklara taşınan ABA " erken uyarı sistemi" olarak iş görür. Solgunluğa duyarlı pek çok mutant yeterli miktarda ABA üretemez.

Strigogalaktonlar

Strigolaktonlar olarak isimlendirilen hormonlar, tohum çimlenmesinin teşvik edilmesi, mikorizal birliklerin oluşması ve apikal dominansinin baskınlığının denetlenmesine (daha önce belirtildiği gibi) yardım eden hareketli sinyallerdir. Bu hormonların son yıllardaki keşfi, aslında, bu hormonların isimlerini aldıkları *Striga* cinsi üzerindeki çalışmalara uzanır. *Striga*, diğer bitkilerin köklerine girerek gerekli besin elementlerini sömüren ve bitkilerin büyümesini engelleyen, köksüz, parazitik bir bitki cinsidir. (Romanyadaki bir efsaneye göre, *Striga*, yaklaşık her 25 yılda bir beslenme gereksinimi duyan ve binlerce yıl yaşayan vampir benzeri bir yaratıktır.) Cadı saçı olarak ta bilinen *Striga*, Afrika'da besin üretiminin önündeki en büyük engeldir. Bu kıtada, tahılların yetiştirildiği alanların üçte ikisi *Striga*'dan etkilenmektedir. Her bir Striga bitkisi onbinlerce çok küçük tohum üretir. Bu tohumlar, uygun bir konukçul buluncaya kadar yıllarca toprakta dormant halde kalabilir. Dolayısıyla, birkaç yıllığına tahılların dışındaki kültür bitkisi yetiştirilerek yok edilemezler. Konukçulun kökleri tarafından salgılanan Strigalaktonlar, ilk olarak, *Striga* tohumlarının çimlenmesini teşvik eden sinyaller olarak bulunmuşlardır.



◄ Kırmızı mangro (*Rhizophora mangle*) tohumları düşük düzeylerde ABA üretir. Bu nedenle, tohumlar ağacın üstündeyken çimlenir. Bu durumda, erken çimlenme yararlı bir adaptasyondur. Bir oka benzeyen fideler, ağaçtan ayrıldıktan sonra, dipteki çamurun derinliklerine saplanır. Daha sonra mangro olarak büyür.



▲ Bu mısır mutantında, ABA'nın etkili olması için gerekli işlevsel bir transkripsiyon faktörünün bulunmayışı, erken çimlenmeye neden olmuştur.

▲ **Şekil 39.12 Yabani tip mangro ve mutant mısır tohumlarının erken çimlenmeleri.**

Etilen

Cadde aydınlatmalarında kömür gazının kullanıldığı 1800'lü yıllarda, gaz borularındaki sızıntılar çevredeki ağaçların yapraklarını dökmelerine neden olmuştur. 1901'de, kömür gazındaki bu aktif aktörün etilen olduğu gösterilmiştir. Ancak, etilenin bir bitki hormonu olduğu düşüncesi, bu hormonun tanımını basitleştiren, gaz kromotografisi tekniğinin geliştirilmesine kadar pek kabul görmemiştir.

Bitkiler; kuraklık, su baskınları, mekanik basınç zararı ve enfeksiyon gibi streslere yanıt vermek için etilen üretirler. Etilen ayrıca, meyva olgunlaşması, programlanmış hücre ölümü ve dışardan yüksek derişimde oksin uygulanmasına yanıt vermek için de üretilir. Aslında, kök uzamasının engellenmesi gibi, daha önce oksine bağlanan pek çok etkinin, oksinin uyardığı etilen üretimine bağlı olduğu sanılmaktadır. Burada, etilenin pek çok etkileri arasından dördü üzerinde duracağız. Bunlar, mekanik strese yanıt, senesens, yaprak dökülmesi ve meyve olgunlaşması üzerindeki etkileridir.

Mekanik Strese Üçlü Yanıt

Karşılaştığı bir kayayı alt ederek, topraktan dışarı çıkmaya çalışan bir bezelye fidesini gözünüzün önüne getirin. Engeli ittikçe, fidenin narin yapılı uç kısmı, bitkiyi, etilen üretmesi için uyarır. Daha sonra bu hormon, büyümede bir değişikliğe gidilmesini teşvik eder. Sürgünün engeli savuşturmasını sağlayan bu değişiklik, **üçlü yanıt** olarak bilinir. Bu üçlü yanıt, gövde uzamasında yavaşlama, gövdenin kalınlaşması (gövdeyi sağlamlaştırır) ve gövdenin yatay büyümeye başlamasıdır. İlk Etilen sinyalinin etkisi azaldıkça, gövde yeniden dik büyümeye başlar. Eğer gövde yeniden bir engelle karşılaşırsa, yeni bir etilen patlaması yaşanır ve gövde yeniden yatay büyür. Fakat, üstten, herhangi bir katı nesnenin dokunması algılanmaz ise, etilen üretimi azalır ve gövde yukarı doğru büyümesini sürdürür. Gövdenin yatay büyümesini, fiziksel engelden çok, etilen uyarır; etilen fiziksel engelsiz bir ortamda büyüyen normal fidelere uygulandığında da, fideler üçlü yanıt verirler (**Şekil 39.13**).

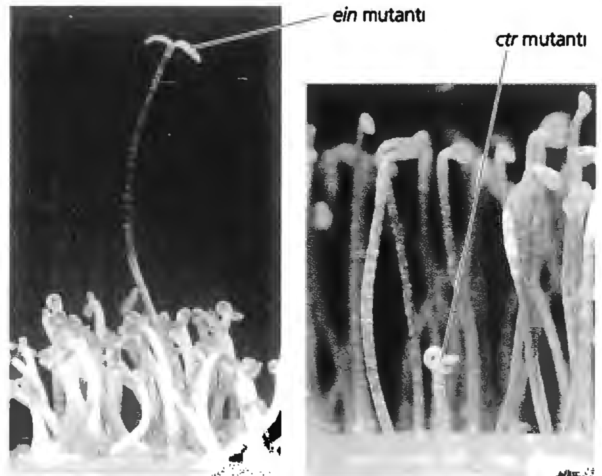
Anormal üçlü yanıt veren *Arabidopsis* mutantları ile yapılan çalışmalar, biyologların bir sinyal iletim yolağını nasıl tanımladıklarını gösterir. Araştırıcılar, etilen uygulamasından sonra üçlü yanıt vermeyen etilene duyarsız mutantlar (*ein*) izole etmişlerdir (**Şekil 39.14a**). Bazı *ein* mutantları, işlevsel bir etilen reseptörüne sahip olmadıklarından etilene duyarsızdırlar. Diğer bazı mutantlar, fiziksel bir engel yokluğunda bile, toprağın dışında, havada üçlü yanıt verirler. Bu mutantların bazılarında düzenleyici kusurlar bulunur. Bu kusurlar, bu mutantların normalden 20 kat daha hızlı etilen üretmelerine neden olur. Bu tip aşırı etilen üreten mutantlar (*eto*), etilen engelleyicileri kullanılarak yabani tipe dönüştürülebilmektedir. Yapısal olarak (kalıtsal) üçlü yanıt veren mutantlar (*ctr*) olarak isimlendirilen diğer mutantlar ise havada üçlü yanıt vermekle birlikte, etilen sentezi engelleyicilerine yanıt vermezler (**Şekil 39.14b**). (Yapısal genler bir organizmanın bütün hücrelerinde sürekli olarak ifade olan genlerdir.) *ctr* mutantlarında, etilen sinyal iletimi, etilen yokluğunda bile kalıcı olarak açıktır.

Ctr mutantlarında etkilenmiş olan gen bir protein kinazı kodlar. Bu mutasyonun etilene verilen yanıtı *aktifleştirmesi*, yabani tip allelin normal kinaz ürününün, etilen sinyal iletiminin *negatif* bir düzenleyicisi olduğunu göstermektedir. Bu nedenle, etilen hormonunun etilen reseptörüne normal olarak bağlanması kinazı etkisizleştirir. Bu negatif düzenleyicinin (regülatörün) etkisizleşmesiyle üçlü yanıt için gerekli proteinler sentezlenebilir.

Senesens Sonbaharda bir yaprağın dökülmesini veya tek yıllık bir bitkinin çiçeklendikten sonra ölümünü gözümüzün önüne getirelim. Veya, geride içi boş bir tüp bırakarak, içerdiği canlı kısım parçalanmış bir damar elemanının farklılaşmasının son evresini düşünün. Bu tür olaylar **senesens** olarak isimlendirilir. Senesens, belirli hücre veya organların



▲ **Şekil 39.13 Etilenin uyardığı üçlü yanıt.** Gaz halindeki bir bitki hormonu olan etilenin etkisine karşılık olarak, karanlıkta büyütülmüş çimlenmekte olan bir bezelye fidesi üçlü yanıt verir-gövde uzamasının yavaşlaması, gövde kalınlaşması ve yatay gövde büyümesi. Etilen derişimindeki artış verilen yanıtın şiddetini arttırır.



(a) *ein* mutantı. Etilene duyarsız bir mutant (*ein*) etilen varlığında, üçlü yanıt veremez.

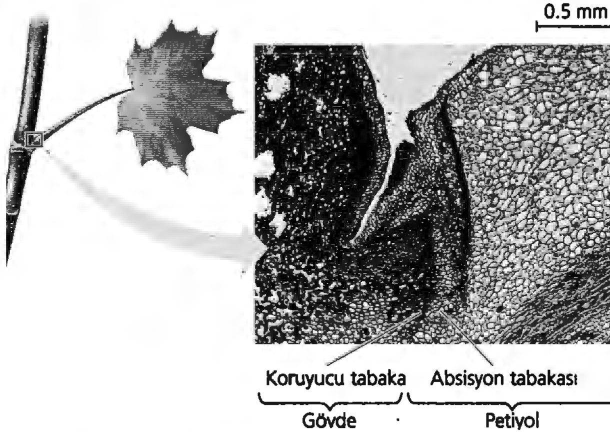
(b) *ctr* mutantı. Yapısal olarak üçlü yanıt veren (*ctr*) mutantı etilen yokluğunda bile, üçlü yanıt verir.

▲ **Şekil 39.14 Etilenin uyardığı üçlü yanıt.**

veya bütün bitkinin programlanmış olarak ölümüdür. Belli bir takvim çerçevesinde ölmeye programlanmış hücreler, organlar ve bitkiler, hücresel makineyi basitçe kapatıp ölümü beklemezler. Bunun yerine, moleküler düzeyde apoptozis olarak bilinen programlanmış hücre ölümü, bir hücrenin yaşamında en yoğun olduğu süreçtir. Bu süreç, yeni genlerin ifade olmasını gerektirir (bakınız ss. 223-225). Apotozis sırasında yeni oluşan enzimler, klorofil, DNA, RNA, proteinler ve zar lipitleri dahil, pek çok kimyasal bileşeni parçalar. Senesense götüren apoptozis sırasında hücrelerde bir etilen patlaması yaşanır.

Yaprak Absisiyonu (Dökülmesi) Yaprak döken ağaçlardan yaprakların kaybı, mevsimsel oluşan, iklime bağlı stres dönemlerinde kurumanın önlenmesini sağlar. İklimsel stres, köklerin kullanılabilir suya ulaşımını şiddetli bir biçimde sınırlandırır. Ölen yaprak dökülmeden önce, gerekli pek çok element yapraklardan geri kazanılarak gövdenin parenkima hücrelerinde biriktirilir. Bu besin maddeleri, ilkbaharda gelişmekte olan yapraklara geri verilir. Sonbaharda yapraklar, sarı ve turuncu karoteniodlere ek olarak (bakınız Bölüm 10), yeni üretilen kırmızı renkli pigmentlerin varlığı nedeniyle sararır. Yaprakta önceden bulunan karotenoidler, sonbaharda koyu yeşil klorofilin parçalanması sonucu gözle görülebilir hale gelirler.

Sonbahar yaprakları dökülünce petiolün kaidesine yakın bir yerde, bir absisyon tabakası oluşur. Yaprak, absisyon tabakasının bulunduğu yerden kopar (**Şekil 39.15**). Bu tabakanın küçük parenkima hücreleri çok ince çeperli olup, iletim dokusun çevresinde lif hücreleri yoktur. Enzimler hücre çeperindeki polisakkaritleri hidrolize edince, çeper daha da zayıflar. Son olarak, yaprağın ağırlığı, rüzgarında yardımıyla, absisyon tabakasında bir kopmaya neden olur. Hatta yaprak yere düşmeden önce, bir mantar tabakası, absisyon tabakasının dala yakın tarafında koruyucu bir yara izi oluşturur. Bu koruyucu tabaka bitkiye patojenlerin girişini önler. Absisyon, etilenin oksine oranı tarafından denetlenir. Yaşlanan bir yaprak giderek daha az oksin üretir. Oksinin azalması, absisyon tabakasındaki hücrelerin etilene duyarlılığını artırır. Etilenin absisyon tabakası üzerinde etkisi arttıkça, hücreler, hücre çeperindeki selüloz ve diğer bileşenleri parçalayan enzimler üretirler.



▲ **Şekil 39.15 Bir akçaağaç yaprağında absisyon.** Absisyon, etilenin oksine oranındaki bir değişiklik tarafından kontrol edilir. Bu boyuna kesitte absisyon tabakası petiyolün kaidesinde dikey bir şerit olarak görülmektedir. Yaprak döküldükten sonra, koruyucu bir mantar tabaka yaprak izini oluşturur. Yaprak izi patojenlerin bitkiye girmesini önler (LM).

Meyve Olgunlaşması Olgunlaşmamış etsi meyveler genel olarak mayhoş, sert ve yeşildir. Bu özellikler, gelişmekte olan tohumları herbivorlara karşı korur. Olgunlaşma sonrasında, olgun meyveler tohumları yayan hayvanların *cezbedilmesine* yardım ederler (bakınız Şekil 30.8 ve 30.9). Pek çok durumda, olgunlaşma sürecini meyvede etilen üretiminde bir patlama başlatır. Hücre çeperi bileşenlerinin enzimler yardımıyla parçalanması ve de nişastanın ve asitlerin şekere dönüştürülmesi meyveyi tadlandırır. Yeni kokuların ve renklerin oluşumu, meyveleri, yiyen ve tohumları yayan hayvanlara meyvenin olgunlaştığını bildirir.

Olgunlaşma sırasında zincirleme bir reaksiyon gerçekleşir: Etilen olgunlaşmayı tetikler, olgunlaşma ise daha fazla etilen üretilmesini sağlar. Etilen bir gaz olduğundan, olgunlaşmayı sağlayan sinyal bir meyveden diğerine yayılır. Eğer yeşil bir meyva toplar veya satın alırsanız, etilenin birikmesine izin verecek şekilde, meyveyi kağıt bir torbada saklayarak olgunlaşmayı hızlandırabilirsiniz. Ticari ölçekte, çok çeşitli tipteki meyveler, etilen düzeylerinin arttırıldığı dev depolarda olgunlaştırılır. Bazen, meyve üreticileri doğal etilenin neden olduğu olgunlaşmayı yavaşlatmak için önlemler alırlar. Örneğin, elmalar, içi karbon dioksit dolu ambarlarda depolanır. Sirkülasyon yapan hava etilen birikimini önler ve karbon dioksit yeni etilen sentezini engeller. Sonbaharda toplandıktan sonra bu şekilde depolanan elmalar yazın manavlara gönderilir.

Etilenin, meyvelerin hasat sonrası fizyolojisindeki önemi dikkate alındığında, etilenin yer aldığı sinyal iletim yollarına gen mühendisliği yoluyla müdahele edilmesinin, potansiyel ticari uygulamaları vardır. Örneğin, moleküler biyologlar isteğe bağlı olarak olgunlaşan domates meyveleri üretmişlerdir. Bunu, etilen sentezi için gerekli genlerden birinin transkripsiyonunu gen mühendisliği yoluyla durdurarak yapmışlardır. Yeşilken toplanan bu meyveler, etilen gazı verilmediği taktirde olgunlaşmamaktadırlar. Bu tür yöntemler geliştirildikçe, meyve ve sebzeler daha az çöpe atılacaktır. Birleşik Devletler'de hasat edilen üretimin yarısında bu sorun yaşanmaktadır.

Sistem biyolojisi ve Hormon ilişkileri

Daha önce tartıştığımız gibi, bitkilerin yanıtları, genellikle pek çok hormonun etkileşimini ve onların sinyal yollarını içerir. Hormon etkileşimlerinin çalışılması karmaşık bir sorun olabilir. Örneğin, apikal dominasının anlatımı sırasında görmüş olduğunuz gibi, yanal tomurcukların büyümesi, sinyal iletim yolları arasındaki karşılıklı konuşma tarafından kontrol edilir. Sinyal iletim yolları, sitokininler, oksin ve strigolaktonlar tarafından başlatılır. Gen mühendisliği yoluyla çalımsı görünümlü bir bitki fenotipi oluşturmak için görevlendirilmiş bir moleküler biyolog olduğunuzu varsayın, IAA'yı etkisizleştiren bir enzimin değiştirilmesi en iyi moleküler hedef olabilecekmidir? Veya daha fazla sitokinin üre-

ten bir enzimi? Yoksa bir strigalakton? Bunu öngörmek çok zordur. Böyle bir sorun yaşanması kesinlikle normaldir. Bu bölümde tartışılan, bitkilerin her bir yanıtı, çok karmaşıktır. Bitki fizyolojisinde karmaşık ilişkilerin birbiri içine girmiş olması, pek çok bitki biyoloğunu, sistem biyolojisine dayalı bir yaklaşım geliştirmeye zorlamıştır. Sistem biyolojisi bitki biyolojisinde yeni bir yaklaşımdır.

Bölüm 1'de sistem biyolojisinin genel tanımını yapmıştık. Buna göre, sistem biyolojisi, pek çok sistem elemanının (örneğin, mRNAs, proteinler, hormonlar ve metabolitler) etkileşimi sonucunda ortaya çıkan biyolojik özelliklerin keşfi ve anlaşılmasına çabalar. Biyologlar, genomik teknikler kullanarak, bir bitkideki tüm genleri tanımlayabilirler. *Arabidopsis*, çeltik, mısır ve kavak ağacı dahil, pek çok bitkinin genomunu sekanslanmıştır (gen dizisi ortayan çıkarılmıştır). Ayrıca, araştırıcılar mikroarray ve proteomik teknikler kullanılarak (bakınız Bölümler 20 ve 21), gelişme veya çevresel bir değişikliğe verilen bir yanıt sırasında hangi genlerin aktifleştiği ya da aktifleşmediğini belirleyebilmektedirler. Ancak, bir organizmadaki bütün genlerin ve proteinlerin (sistem elemanları) basitçe tanımlanması, bir uçağın bütün kısımlarının listesinin çıkarılmasına benzer. Böyle bir liste, elemanlara ilişkin bir katalog yapılmasını sağlasa da, bütünleşmiş sistemlerin altında yatan karmaşıklığı aydınlatmaz. Aslında, bitki biyologları bütün bu sistem elemanlarının nasıl etkileştiğini bilmeyi isterler.

Sistemlere dayalı bir yaklaşım, bitkilerle çalışma yöntemlerinde büyük değişikliğe neden olabilir. Çıktısı yüksek robot tarayıcılar ile donatılmış laboratuvarların kurulması, bunlar arasındadır. Bu robotik sistemler bir bitkinin genomundaki genlerin hangi hücrelerde ve hangi koşullarda aktifleştiklerini kaydedebilecektir. Bu kapsamlı veri setlerinin analiz edilmesiyle, yeni hipotezler ve araştırma yolları ortaya konabilir. Sistem biyoloijisinin son amacı, tamamen canlı bir bitkiyi modellemektir. Böylesi ayrıntılı bilgilerle donanmış, gen mühendisliği yoluyla, çalımsı görünümlü bit bitki üretmek isteyen bir biyolog, bunu çok daha kolay başarabilecektir. Canlı bir bitkinin modellenebilmesi, laboratuvara ayak basmadan, genlerde yapılan bir değişikliğin sonucunun öngörülmesini sağlayacaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 39.2

1. Karanfiller gibi kesik çiçeklere, sevkiyat başlamadan önce, genellilikle neden sitokinin uygulanmaktadır?
2. Bir fungus zehiri olan fusikokkin, bitki hücrelerinin plazma zarlarındaki H^+ pompalarını aktifleştirir. Fusikokkin, izole gövde parçalarının büyümesini nasıl etkileyebilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bit bitki *ctr* ve *ein* çift mutantı ise, bu bitkinin vereceği üçlü yanıtın nasıl olmasını beklersiniz? Açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Meyve olgunlaşması sırasında oluşan hangi geri besleme süreçleri etilen üretimine bağlanabilir? Açıklayınız. (s. 11'de, Bakınız Şekil 1.13)

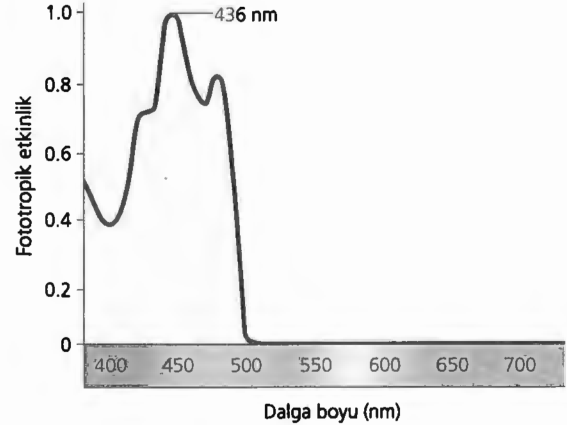
Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 39.3

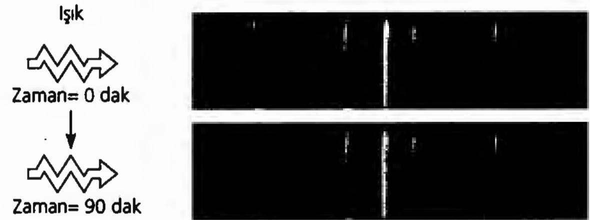
Işığa verilen yanıtlar bir bitkinin başarısı için çok önemlidir

Işık bitkilerin yaşamlarında özellikle önemli bir faktördür. Fotosentez için gerekli olmasının yanında, bitki büyüme ve gelişiminde pek çok kilit olayı tetikler. Işığın, bitkilerin üzerindeki etkileri **fotomormofogenez** olarak isimlendirilir. Işığın algılanması, bitkilerin gün ve mevsim geçişlerini ölçmelerini de sağlar.

Bitkiler yalnızca ışığın varlığını tanımlamakla kalmazlar, Ayrıca, yönünü, şiddetini ve dalga boyunu da (renk) saptarlar. Fotosentez konusunda işlenen Şekil 10.10b'de görmüş olduğunuz gibi, **etkin spektrum** olarak isimlendirilen bir grafik, belirli bir işlemin gerçekleştirilmesinde, ışığın farklı dalga boylarının nispi etkinliğini (verimliliğini) ifade eder. Etkin spektrum, fototropizma dahil, ışığa bağımlı olan *herhangi* bir sürecin çalışılmasında kullanılır (**Şekil 39.16**). Araştırıcılar, çeşitli bitki yanıtlarının etkin spektrumunu karşılaştırarak, hangi yanıta aynı fotoreseptörün (pigment)



(a) Bu etkin spektrum, ışığın, sadece 500 nm'den düşük (mavi ve mor) dalgaboylarınınm kıvrılmayı teşvik ettiğini göstermektedir.



(b) Bu koleoptil fotoğrafları, belirtilen renkli ışık kaynaklarına maruz bırakılmadan önce ve maruz bırakıldıktan 90 dak sonra çekilmiştir.

▲ **Şekil 39.16 Mavi ışığın etkin spektrumu mısır koleptillerinde fototropizmayı uyarır.** Işığa doğru kıvrılmayı fototropin denetler. Fototropin, özellikle mavi olmak üzere, mavi ve mor ışığa duyarlı bir fotoreseptördür.

aracılık ettiğini saptayabilirler. Araştırıcılar, aynı zamanda, pigmentlerin absorbsiyon spektrumu ile etkin spektrumunu karşılaştırırlar; belirli bir pigmente ait bu iki spektrumun birbirine yakın oluşu o pigmentin, verilen yanıtla ilgili fotoreseptör olduğunu gösterir. Etkin spektrum, kırmızı ve mavi ışığın, bitkilerde morfogenezin düzenlenmesinde en önemli renkler olduğunu göstermiştir. Bu gözlemler, araştırıcıların **mavi ışık fotoreseptörleri** ve **fitokromlar** olmak üzere, iki büyük reseptör sınıfını keşfetmelerini sağlamıştır.

Mavi Işık Fotoreseptörleri

Mavi ışık, bitkinin çeşitli yanıtlar vermeye başlamasını tetikler. Fototropizma, ışığın uyarıcı etkisine bağlı stomaların açılması (bakınız Şekil 36.14), bir fide toprak üstüne çıkınca hipokotil uzamasının ışık tarafından engellenmesi bu yanıtlar arasındadır. Bitki fizyologları, 1970'lerde, bu reseptörü "kriptokrom" (Yunanca *kryptos*, gizli ve *chrom*, pigment anlamındadır) olarak isimlendirmeye başladıklarında, mavi ışık reseptörü henüz tanımlanmamıştı. 1990'larda *Arabidopsis* mutantlarını inceleyen moleküler biyologlar, bitkilerin mavi ışığı saptamak için üç farklı tip pigment kullandıklarını bulmuşlardır. Bunlardan biri olan *kriptokromlar*, DNA'yı onaran enzimlerin akrabalarıdır. Örneğin, bir fide toprağın üzerine çıktıktan sonra, mavi ışığın gövde uzamasını engellemesinde yer alırlar. *Fototropin* ise bir protein kinazdır. *Bu pigment,* Darwin'lerin çimen fidelerinde çalıştıkları fototropik kıvrılmada ve ışığa bağlı oluşan kloroplast hareketlerinde yer alır. Günümüzde, fototropinin mi, yoksa zeaksantin olarak isimlendirilen, karotenoid temelli bir fotoreseptörünmü mavi ışık bağımlı stoma açılmasında etkili, başlıca mavi-ışık fotoreseptörü olduğu konusunda büyük bir anlaşmazlık vardır.

Fotoreseptörler olarak Fitokromlar

Bu bölümün başlarında, bitkilerde sinyal iletimini anlatırken, de-etilasyon (etiolmanın kalkması) sürecinde fitokromlar olarak isimlendirilen bitki pigmentlerinin rolünü tartışmıştık. Fitokromlar, bitkilerin ışığa verdikleri pek çok yanıtı düzenlerler. Bunlardan tohum çimlenmesi ve gölgenin savuşturulması olmak üzere, iki örneği inceleyelim.

Fitokromlar ve Tohum Çimlenmesi

Tohum çimlenmesi üzerinde yapılan çalışmalar fitokromların keşfini sağlamıştır. Özellikle küçük tohumlar besin depolarının sınırlı olması nedeniyle, , ışık ortamı ve diğer koşullar optimuma yakın olduğunda çimlenirler. Bu tür tohumlar ışık koşulları değişinceye kadar, yıllarca dormant halde kalırlar. Örneğin, gölge yapan bir ağacın ölmesi ya da bir tarlanın sürülmesi uygun ışık koşulları sağlayabilir.

1930'larda, Birleşik Devletler Tarım bakanlığı Araştırmacılari marul fidelerinde ışığın uyardığı çimlenmenin etkin spektrumunu belirlemişlerdir. Araştırıcılar, su alarak şişmiş tuhumlara, birkaç dakikalığına, çeşitli dalga boylarındaki monokromatik (tek renkli) ışık uyguladıktan sonra, tohumları karanlıkta saklamışlardır. İki gün sonra, her bir ışık rejimi altında çimlenen tohumlar sayılmıştır. Bu araştırıcılar, ışık uygulanmayan kontrol grubu ile karşılaştırıldığında, 660 nm dalgaboyundaki kırmızı ışığın, marul tohumlarının çimlenmesini en fazla arttırdığını, buna karşılık insanın gözle görme üst sınırına yakın olan uzak kırmızı ışığın (730 nm) ise çimlenmeyi engellediğini bulmuşlardır (**Şekil 39.17**). Marul tohumlarına önce kırmızı daha sonra da uzak kırmızı ışık ya da tam tersi, önce uzak kırmızı sonra ise kırmızı ışık

▼ **Şekil 39.17** **SORGULAMA**

Sırasıyla, kırmızı ve uzak-kırmızı ışıklandırma çimlenmeyi nasıl etkiler?

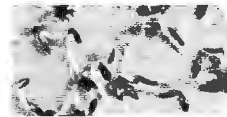
DENEY Birleşik Devletler Tarım Bakanlığı araştırıcıları, çimlenme üzerindeki etkisini incelemek için, marul tohumlarını kırmızı veya uzak-kırmızı ışığa maruz bırakmışlardır. Tohumlar, ışık uygulandıktan sonra karanlıkta tutulmuşlar ve elde edilen bulgular ışık verilmemiş kontrol tohumlarınki ile karşılaştırılmıştır.

BULGULAR Altta, her bir fotoğraftaki bar, kırmızı ışık, uzak-kırmızı ışık ve karanlık uygulamalarının sırasını göstermektedir. Çimlenme oranı, en son kırmızı ışık uygulanan tohum gruplarında önemli ölçüde artmıştır. En son uzak-kırmızı ışığa maruz bırakılan tohum gruplarında ise çimlenme engellenmiştir (sağda).









Kırmızı | Uzak kırmızı | Kırmızı | Uzak kırmızı

SONUÇ Kırmızı ışık çimlenmeyi uyarırken, uzak- kırmızı ışık engellemektedir. Son uygulanan ışık belirleyicidir. Kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın etkileri geriye dönüşebilmektedir.

KAYNAK H. Borthwick et al., A reversible photoreaction controlling seed germination, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 38:662–666 (1952).

EĞER ÖYLE İSE? Fitokrom, kırmızı ışığa göre, uzak-kırmızı ışığa daha hızlı bir yanıt verir. Eğer tohumlar kırmızı ve uzak-kırmızı ışık uyguladıktan sonra karanlık yerine beyaz ışıkta tutulmuş olsaydı, sonuçlar değişirmiydi?

Birbirinin aynı iki alt birim. Her bir altbirim iki domaine (bölgeye) sahip.



▲ **Şekil 39.18 Bir fitokromun yapısı.**

uygulanınca ne olması beklenir? Tohumun verdiği yanıtı, son ışık flaşı belirlemektedir. Kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın etkileri birbirine dönüşebilmektedir.

Fitokromlar, kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın birbirine dönüşebilen etkilerinden sorumlu fotoreseptörlerdir. Bir fitokrom iki altbirimden oluşur. Bunların her biri, bir polipeptid bileşeninden oluşmaktadır. Bu polipeptidler, ışığı absorblayan alt birimi oluşturan ve polipeptid yapısı göstermeyen kromofora kovalent olarak bağlanmıştır (**Şekil 39.18**). Araştırıcılar şu ana kadar, *Arabidopsis*'te beş fitokrom tanımlamışlardır. Bunların her birinin polipeptid içeriği az da olsa farklılık göstermektedir.

Bir fitokromun kromoforu, ışıkta birbirine dönüşebilmektedir. Yani kromofor, uygulanan ışığın rengine bağlı olarak, iki izomerik form arasında ileri ve geri gider (izomerleri incelemek için Şekil 4.7'e bakınız). Fitokrom kırmızı ışığı (r) en fazla P_r formundayken, buna karşılık, uzak-kırmızı (fr) ışığı ise P_{fr} izomer formundayken absorblar.

Kırmızı ışık



Uzak-kırmızı ışık

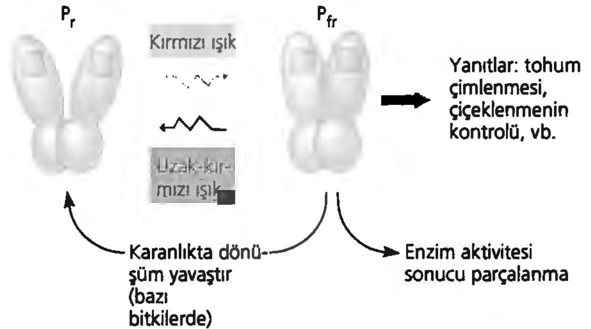
Bu $P_r \longleftrightarrow P_{fr}$ dönüşümü bitkinin yaşamında ışığın uyardığı çeşitli olayları denetleyen bir devre mekanizmasıdır (**Şekil 39.19**). Pfr, fitokromun ışığa karşı bitkinin gelişimle ilgili verdiği pek çok yanıtı tetikleyen formudur. Örneğin, kırmızı ışık uygulanmış maruz marul tohumlarında P_r P_{fr}' ye dönüştürülür. Bunun sonucunda, çimlenmenin gerçekleşmesini sağlayan hücresel yanıt verilmeye başlar. Kırmızı ışık uygulanmış tohumlara tekrardan uzak-kırmızı ışık uygulanırsa, P_{fr} yeniden P_r'ye dönüştürülür ve çimlenme engellenir.

Fitokrom devresi (dönüşümü), doğada ışık uyarısıyla oluşan çimlenmeyi nasıl açıklar? Bitkiler fitokromu P_r olarak sentezlerler. Eğer tohumlar karanlıkta tutulurlarsa, pigment neredeyse tamamen Pr formunu korur (bakınız 39.19). Güneş ışığı hem kırmızı hem de uzak-kırmızı ışığı içerir, fakat Pfr'nin dönüşümü Pr'nin dönüşümden daha hızlıdır. Bu nedenle, P_{fr}'nin P_r'ye oranı güneş ışığı altında artar. Tohumlara yeterli ışık uygulandığında, P_{fr}'nin üretimi ve birikimi tohumların çimlenmesini başlatır.

Fitokromlar ve Gölgenin Savuşturulması

Fitokrom sistemi, bitkiye ışığın kalitesi hakkında da bilgi sağlar. Güneş ışığı hem kırmızı hem de uzak-kırmızı ışık içerdiğinden, gündüzleri $P_r \longleftrightarrow P_{fr}$ dönüşümü, bu iki fitokrom tipinin oranı ile dinamik bir dengeye ulaşır. Kırmızı ve uzak kırmızı ışığın oransal miktarlarını gösteren bu algılama mekanizması, bitkilerin ışık koşullarındaki değişikliklere uyum göstermelerini sağlar. Örneğin, oransal olarak yüksek ışık şiddetine gereksinim duyan bir ağacın "gölgeyi savuşturma" yanıtını inceleyelim. Eğer ormandaki diğer ağaçlar bu ağaç için gölge oluşturursa, fitokrom oranı P_r'nin lehine değişir. Çünkü orman örtüsü (taç kısmı) uzak-kırmızı ışığa göre, kırmızı ışığı daha fazla süzer. Bunun nedeni, örtünün yapraklarındaki klorofil pigmentlerinin kırmızı ışığı absorblarken uzak-kırmızı ışın geçişine izin vermesidir. Kırmızı ışığın uzak-kırmızı ışığa oranındaki bu değişim, kaynaklarını daha fazla uzamaya yönlendirmesi için ağacı uyarır. Bunun aksine, doğrudan gelen güneş ışığı P_{fr}'nin oranını arttırır. Bu ise dallanmayı uyararak dikey büyümeyi engeller.

Fitokrom, bitkilerin ışığı tanımlamasının yanında, gün ve mevsim geçişlerini izlemesine de yardım eder. Bu zaman kaydetme işlemlerinde fitokromun rolünü anlamak için öncelikle bitkilerin iç saatinin yapısının incelenmesi gerekir.



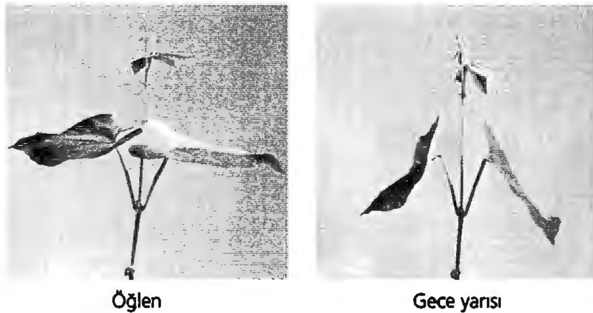
► **Şekil 39.19 Fitokrom: moleküler bir açılma mekanizması.** Kırmızı ışığın absorbsiyonu P_r'yi P_{fr}'ye dönüştürür. Uzak-kırmızı ışık, bu dönüşümü tersine çevirir. Bitkideki fizyolojik ve gelişimle ilgili yanıtları, genellikle pigmentin P_{fr} formu başlatır.

Biyolojik saatler ve Sirkadiyan Ritimler

Transpirasyon ve bazı enzimlerin sentezi gibi, bitkideki pekçok süreç, günlük salınımlar yapar. Bu devirsel değişikliklerin bazısı, 24 saatlik gündüz ve gece döngüsüne eşlik eden ışık, sıcaklık ve oransal nemdeki değişikliklere verilen yanıtlardır. Bu dış faktörleri, bitkileri, ışık, sıcaklık ve nem koşullarının iyi denetlendiği büyütme odalarında yetiştirerek denetleyebiliriz. Fakat, bu yapay olarak yaratılan sabit koşullar altında bile bitkilerdeki pekçok fizyolojik süreç, yaklaşık 24 saatlik aralıkla, salınım yapmayı sürdürür. Örneğin, stomaların açılıp kapanması ve fotosentez enzimlerinin üretilmesi bunlardandır. Gene, pekçok baklagil, geceleri yapraklarını aşağı sarkıtır, sabahları ise dikleştirir (**Şekil 39.20**). Bir fasülye bitkisi, sabit ışık ve sabit karanlıkta tutulsa bile, bu tür "uyku hareketlerini" sürdürür; basitçe yapraklar güneşin doğmasına ya da batmasına yanıt vermez. Yaklaşık 24 saatlik aralıkta oluşan ve bilinen herhangi bir çevresel değişken tarafından doğrudan denetlenmeyen bu tür döngüler, **sirkadiyan ritmler** olarak isimlendirilirler (latince *circa*, yaklaşık, *dies* ise gün anlamına gelmektedir).

Son yapılan araştırmalar, sirkadiyan saatin moleküler "vitesleri"nin içsel olduklarını ve geomanyetizm ya da kozmik ışınlar gibi, pervaziv çevresel döngülere verilen günlük yanıtlar olmadıklarını göstermiştir. Bitkiler ve insanlar dahil, organizmalar, derin maden sahaları ya da uydularda tutulduklarında bile, bu ritimleri sürdürürler. Bununla birlikte, çevreden gelen günlük sinyaller, sirkadiyan saati tam olarak 24 saatlik bir peryoda ayarlar.

Eğer bir organizma sabit bir ortamda tutulursa, o organizmanın ritimleri 24 saatlik bir peryottan sapar (bir periyot bir döngünün süresidir). Serbest koşu olarak isimlendirilen bu peryot, belli bir ritmin yanıtına bağlı olarak, yaklaşık 21 ila 27 saat arasında değişir. Örneğin, fasulye bitkilerinin uyku hareketleri, bitkiler sabit karanlık ve serbest koşu koşullarında tutulduklarında 26 saatlik bir peryodu kapsar. Serbest koşu peryodunun, tam 24 saatlik serbest koşu peryodundan sapması, biyolojik saatlerin hatalı çalıştığı anlamına gelmez. Serbest koşu saatleri zamanı hala doğru ölçmekte, fakat artık dış dünya ile senkronize olamamaktadır. Sirkadiyan ritmlerin altında yatan mekanizmaları anlamak için, saat ve saatin denetlediği süreçler arasında farkın anlaşılması gerekir. Örneğin, Şekil 39.20'deki fasulye bitkisinin yaprakları saat'in "kollarını" oluşturmakla birlikte, saatin özü değildir. Eğer yapraklar birkaç saatliğine üstten bastırılır ve daha sonra serbest bırakılırlarsa, günün zamanına göre, kendilerini yeniden uygun konuma getirirler. Dolayısıyla biyolojik ritmi bozabiliriz, fakat bunun altındaki saatin kolları ses çıkarmaya devam edeceklerdir.



▲ **Şekil 39.20 Bir fasülye (*Phaseouls vulgaris*) bitkisinde uyku hareketleri.** Yaprağın motor orgalarını oluşturan pulvininin karşılıklı taraflarında yer alan hücrelerin turgor basıncındaki değişikliklerin geriye dönüşebilir oluşu, bu hareketlere neden olur.

Belli genlerin transkripsiyonundaki salınımlar, sirkadiyan ritmlerin altında yatan moleküler mekanizmaların merkezini oluşturur. *Arabidopsis* 24 saat süreyle izlendiğinde, bu bitkinin mRNA'larının yaklaşık %5'inin sirkadiyan ritme göre sentezlendiği gözlenmiştir. Bu mRNA'lardan bazıları güneş doğarken, diğer bazıları ise gün ortasında bollaşır. Matematiksel modeller, 24 saatlik peryotun negatif geri besleme döngüsü sonucunda oluştuğunu göstermektedir. Bu geri besleme döngüsü, merkezi bazı "saat genlerinin " transkripsiyonunu da içerir. Bazı saat genleri transkripsiyon faktörlerini kodlayabilir. Bu transkripsiyon faktörleri, belli bir zaman gecikmesinden sonra, o transkripsiyon faktörünü kodlayan genin transkripsiyonunu engeller. Bu tür negatif geri besleme döngüleri, bir zaman gecikmesi ile birlikte, salınımları oluşturmaya yeter.

Son zamanlarda, araştırıcılar, *Arabidopsis*'in saat mutantlarını tanımlamak için yeni bir teknik kullanmışlardır. Fotosentezde yer alan bazı proteinlerin günlük üretimi, bitkilerde belirgin sirkadiyen rtimlerden biridir. Moleküler biyologlar, bu ritmin kaynağını, bu fotosentez proteinlerinden sorumlu genlerin transkripsiyonunu başlatan promotore kadar izlemişlerdir. Araştırmacılar, saat mutantlarını belirlemek için, promotöre lusiferaz olarak isimlendirilen, ateşböceğinin biyolüminesensinden sorumlu bir enzimin geninini eklemişlerdir. Biyolojik saat, *Arabidopsis* genomundaki promotörün açılmasını sağladığında, lusiferazın üretiminin de başlamasını sağlamaktadır. Bunun sonucunda, bitkiler sirkadiyan peryoduna uygun olarak ışık saçmaya başlamışlardır. Daha sonra normalden uzun ya da kısa süreliğine ışık saçan örneklerin seçilmesiyle, saat mutantları izole edilmiştir. Bu mutantların bazılarında, değişime uğramış genler, normalde fotoreseptörlere bağlanan proteinleri etkilemektedir. Bu özel mutasyonların, biyolojik saati kurulmasını sağlayan, ışığa bağlı mekanizmayı bozduğu **düşünülmektedir**.

Biyolojik Saat Üzerinde Işığın Etkisi

Daha önce tartışıldığı gibi, fasülye bitkisinde yaprak hareketlerinin sirkadiyan ritminin serbest koşu peryodu 26 saattir. Bir fasülye bitkisini güneş doğarken 72 saat süreyle karanlık bir kabine yerleştirdiğinizi düşünün. Bu fasülye bitkisinin yaprakları ikinci günün sabahı, güneş doğduktan 2 saat, üçüncü gün ise güneş doğduktan 4 saat geçinceye kadar tekrar dikleşmeyecektir. Çevresel ipuçlarından yoksun kalan bitki, senkronizasyonunu kaybetmektedir. Senkronizasyonda bozukluk, insanlar, birkaç zaman bölgesinin üzerinden uçtuklarında da görülür; varacağımız yere ulaştığımızda, duvardaki saat bizim içsel saatimizle senkronize değildir. Organizmaların çoğu, uyku düzensizliği (jet lag) yaşar.

Biyolojik saati hergün kesin bir şekilde kuran faktör ışıktır. Hem fitokromlar hem de mavi ışık reseptörleri bitkilerde sirkadiyan ritmleri kurabilmekle birlikte, bu süreçte fitokromların rolüne ilişkin bilgilerimiz daha fazladır. Bu mekanizma, $P_r \longleftrightarrow P_{fr}$ dönüşümüyle, hücresel yanıtların verilmesini ve bu yanıtların durmasını içermektedir.

Şekil 39.19'da verilen ışıkta dönüşebilirlik sistemini tekrar gözünüzde canlandırın. Karanlıkta fitokrom oranı, göreceli olarak Pr'nin lehine değişir. Bunun nedeni, kısmen, toplam fitokrom havuzundaki döngüdür. Pigment, Pr formunda sentezlenir. Fakat, enzimler, P_r'ye göre, P_{fr}'yi daha fazla parçalarlar. Bazı bitki türlerinde, günbatımında mevcut P_{fr} yavaşça P_r'ye dönüşür. Karanlıkta, P_r'nin P_{fr}'ye tekrar dönüşmesi mümkün değildir, fakat ışıklandırmaya bağlı olarak, P_r süratle dönüştükçe, P_{fr} düzeyi tekrar aniden artar. Pfr'deki bu artış, her gün güneş doğarken biyolojik saatin yeniden kurulmasını sağlar: Fasülye yaprakları güneş doğduktan 16 saat sonra en aşırı gece konumlarına ulaşırlar.

Doğada, fitokrom ve biyolojik saat arasındaki ilişkiler, bitkilerin gece ve gündüz geçişini ölçmelerini sağlar. Ancak, gece ve gündüzün oransal uzunluğu yıl boyunca (ekvator hariç) değişmektedir. Bitkiler bu değişimi, mevsimle uyumlu olarak, aktivitelerini ayarlamak için kullanırlar.

Fotoperyodizma ve Mevsimlere Verilen Yanıtlar

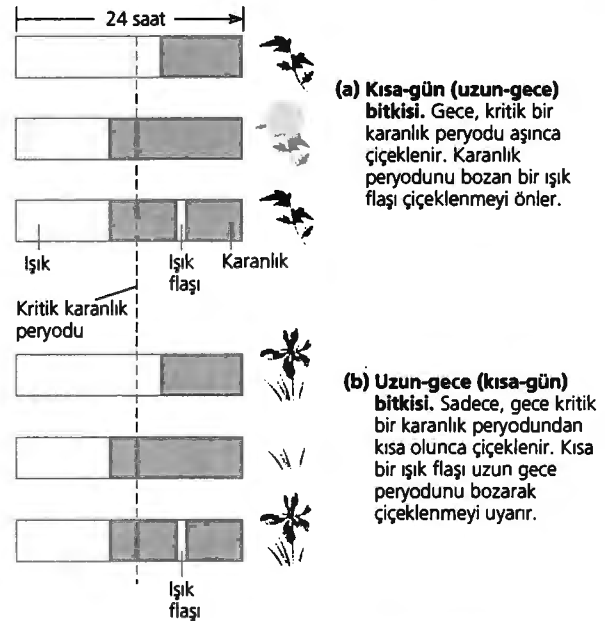
Bir bitkinin, tozlaştırıcıların yokluğunda çiçeklendiğini ya da yaprak döken bir ağacın kışın ortasında yaprak ürettiğini düşünün. Mevsimsel olaylar bitkilerin çoğunun yaşam döngüsünde kritik önem taşır. Tohum çimlenmesi, çiçeklenme, ve tomurcuk dormansisinin kırılması, genellikle yılın özel zamanlarında oluşan evrelerdir. Bitkilerin yılın zamanını saptamak için en sıklıkla kullandıkları çevresel uyarılar fotoperyottur. Fotoperyot, gündüz ve gecenin oransal uzunluğudur. Çiçeklenme gibi, fotoperyoda karşı verilen fizyolojik bir yanıt fotoperyodizma olarak isimlendirilir.

Fotoperyodizm ve Çiçeklenmenin Kontrolü

Bitkilerin mevsimleri nasıl belirlediklerine ilişkin ilk ipucu mutant bir tütünden elde edilmiştir. Bu tütün mutantının, boyu uzamakla birlikte, yazın çiçeklenememiştir. Sonunda, bitki Aralık ayında bir serada çiçeklenmiştir. Değişen sıcaklık, nem ve mineral besin maddeleri vererek erken çiçeklenmeyi uyarmaya çalışan Araştırmacılar, bu bitkide çiçeklenmeyi, kış aylarında kısalan günlerin uyardığını bulmuşlardır. Bitkiler, "gündüz" ve "gece" nin ampüller ile yaratılabildiği ışık geçirmez kabinlerde yetiştirildiklerinde, sadece gün uzunluğu 14 saat ya da daha kısa olduğunda çiçeklenmişlerdir. Bu tütün çeşidinin yazın çiçeklenmemesinin nedeni, Maryland enleminde yaz günlerinin çok uzun olmasıdır.

Araştırmacılar Maryland Mammoth'u bir **kısa gün bitkisi** olarak nitelendirmişlerdir. Çünkü bitki, çiçeklenmek için, kritik bir uzunluktan *daha kısa* bir ışık peryoduna gereksinim göstermiştir. Krizantemumlar, poinsettialar ve bazı soya fasülyesi çeşitleri, genellikle yaz sonunda, sonbaharda ya da kışın çiçeklenen kısa gün bitkileridir. Diğer bir bitki grubu, sadece ışık peryotları belirli saatten *daha uzun* olduğunda çiçeklenir. Bu **uzun-gün bitkileri** genellikle ilkbaharın sonunda ya da yaz başında çiçeklenirler. Hardallar, marul, süsenler ve pekçok tahıl çeşidi ise uzun gün bitkisidir. Domatesler, çeltik, ve karahindibalar gibi, **nötr gün bitkileri** olup, fotoperyottan etkilenmezler. Bu bitkiler, gün uzunluğundan bağımsız, belirli bir olgunluk dönemine ulaşınca çiçeklenirler.

Kritik Gece Uzunluğu Araştırıcılar, 1940'larda, fotoperyoda karşı verilen çiçeklenme yanıtını ve diğer yanıtları, aslında gün uzunluğunun değil, gece uzunluğunun denetlediğini bulmuşlardır. Bu Araştırmacıların çoğu pıtrak (*Xanthium strumarium*) bitkisi ile çalışmışlardır. Pıtrak, gün uzunluğu 16 saat ya da daha kısa olduğunda (ve gecenin uzunluğu en azından 8 saat olduğunda) çiçeklenen bir kısa gün bitkisidir. Bu araştırıcılar, fotoperyodun aydınlık kısmı, kısa süren bir karanlık uygulaması ile kesintiye uğratılsa bile, çiçeklenmenin ilerlediğini bulmuşlardır. Fakat, fotoperyodun karanlık bölümü, loş bir ışıkla birkaç dakikalığına bile kesilse, pıtrak çiçeklenmeyecektir. Bu durum, diğer kısa gün bitkileri için de geçerlidir (**Şekil 39.21a**). Pıtrak gün uzunluğuna yanıt vermez, fakat çiçeklenmek için 8 saat kesintisiz bir karanlık peryoduna gereksinim duyar. Kısa gün bitkileri, aslında uzun gece bitkileri olmalarına karşın, eski terim bitki fizyolojisi sözlüğüne sıkıca yerleşmiştir. Benzer şekilde, uzun gün bitkileri aslında kısa gece bitkileridir. Normalde çiçeklenmeyi uyaracak olan uzun gece fotoperyotlarında yetiştirilen bir uzun gün bitkisi, eğer kranlık peryodu birkaç dakikalığına ışıkla kesilirse, çiçeklenecektir (**Şekil 39.21b**). Uzun-gün bitkilerini, kısa gün bitkilerinden, mutlak gece uzunluğuyla değil, kritik gece uzunluğunun, çiçeklenme için gereken, saat



(a) Kısa-gün (uzun-gece) bitkisi. Gece, kritik bir karanlık peryodu aşınca çiçeklenir. Karanlık peryodunu bozan bir ışık flaşı çiçeklenmeyi önler.

(b) Uzun-gece (kısa-gün) bitkisi. Sadece, gece kritik bir karanlık peryodundan kısa olunca çiçeklenir. Kısa bir ışık flaşı uzun gece peryodunu bozarak çiçeklenmeyi uyarır.

▲ Şekil 39.21 **Çiçeklenmenin fotoperyodik olarak denetlenmesi .**

cinsinden maksimum (uzun gün bitkileri) ya da minimum (kısa gün bitkileri) bir karanlık süreyi ayarlayıp ayarlamadığına göre ayırdığımıza dikkat ediniz. Her iki durumda da, kritik gece uzunluğundaki saat cinsinden mutlak sayı her bir bitki türüne özgüdür.

Kırmızı ışık fotoperyodun gece kısmını bozan en etkili renktir. Etkin spektrum ve ışıkta dönüşebilirlik çalışmaları, kırmızı ışığı saptayan pigmentin fitokrom olduğunu göstermiştir **(Şekil 39.22)**. Örneğin, karanlık peryodu sırasında kırmızı bir ışık flaşını uzak-kırmızı bir flaş izlerse, bitki karanlığın kesilmediğini saptar. Fitokromun aracılık ettiği tohum çimlenmesinde, kırmızı/uzak-kırmızı ışık dönüşebilirliği oluşur.

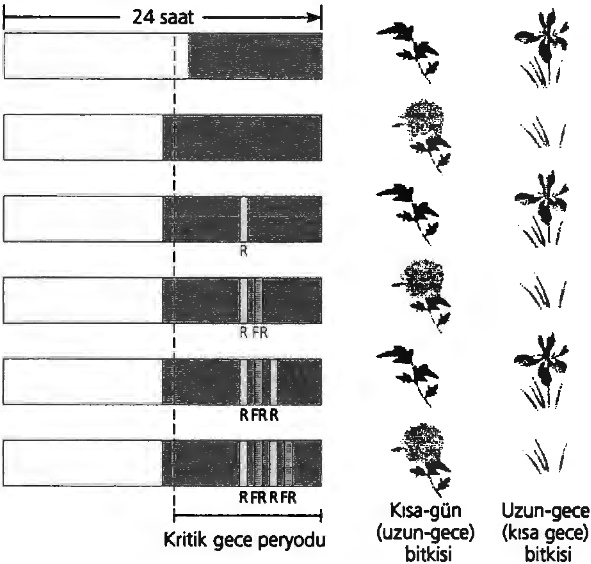
Bitkiler gecenin uzunluğunu kesinlikle belirleyebilmektedirler; bazı kısa gün bitkileri gecenin, kritik gece uzunluğundan 1 dakika kısa olması halinde bile çiçeklenmezler. Bazı bitki türleri her yıl aynı günde çiçeklenirler. Bu durumda, bitkiler yılın mevsimini bildirmek için, fitokromun yardımı ile gece uzunluğu tarafından kurulan biyolojik saati kullanırlar. Çiçek yetiştirme sanayii, bu bilgiyi mevsim dışında çiçek yetiştirmede kullanır. Örneğin, krizantemumlar normalde sonbaharda çiçeklenen kısa gün bitkileridir. Fakat, her bir uzun geceyi bir ışık flaşı ile kesintiye uğratıp, uzun bir geceyi iki kısa geceye dönüştürerek, bu bitkilerin, Mayıs'ta Anneler gününden önce çiçeklenmesi sağlanır.

Bazı bitkiler, çiçeklenme için gerekli tek bir fotoperyot uygulandıktan sonra çiçek açarlar. Diğer türlerin, uygun fotoperyodu ardışık olarak birkaç gün almaları gerekir. Diğer bazıları ise, bir soğuk peryodu gibi, diğer bazı çevresel uyarıları aldıkları taktirde, bir fotoperyoda yanıt verirler. Örneğin, kışlık buğday 10 C⁰ altındaki sıcaklıklara birkaç hafta maruz bırakılmadığı takdirde çiçeklenmez. Çiçeklenmeyi uyarmak için yapılan düşük sıcaklık ön uygulaması **vernalizasyon** olarak isimlendirilir (Latince "ilkbahar" anlamındadır). Kışlık buğday vernelize edildikten birkaç hafta sonra, uzun günden oluşan (kısa gece) bir fotoperyot çiçeklenmeyi uyarır.

Bir Çiçeklenme Hormonu?

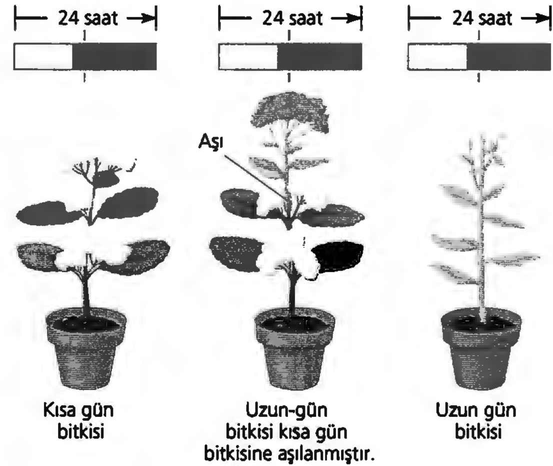
Çiçeklerin apikal ya da yanal tomurcuk meristemlerinden oluşmalarına karşın, fotopereyottaki değişiklikleri saptayan ve tomurcukların çiçek oluşturmalarını uyaran sinyal molekülleri yapraklarda üretilir. Pekçok kısa ve uzun-gün bitkisinde, sadece tek bir yaprağa uygun bir fotoperyot uygulanması çiçeklenmeyi uyarabilmektedir. Gerçekten, bitki üzerinde tek bir yaprak kalsa bile, fotoperyot algılanmakta ve çiçek tomurcukları uyarılmaktadır. Tüm yapraklar uzaklaştırılırsa, bitki fotoperyoda karşı duyarsızlaşmaktadır.

Klasik deneylerde, çiçeklenmeyi uyaran maddenin, uyarılmış bir bitkiden uyarılmamış bir bitkiye aşı yoluyla geçerek, o bitkide çiçeklenmeyi başlattığı gösterilmiştir. Bundan başka, yaprakların bu sinyali göndermek için duydukları fotoperyodik koşulların farklı olmasına rağmen, çiçeklenmeyi uyaran kimyasal hem kısa ve hem de uzun gün bitkilerinde de aynı olduğu görülmektedir **(Şekil 39.23)**. **Florigen** olarak isimlendirilen, çiçeklenmeyle ilgili bu kuramsal sinyal molekülü 70 yıldan uzun bir süredir tanımlanamamıştır. Bunun nedeni, Araştırmacılarin, küçük hormon benzeri moleküller üzerinde yoğunlaşmış olmalarıdır. Fakat, 36. Bölüm'de tartışıldığı gibi, mRNA ve proteinler gibi büyük moleküller plazmodezmler aracılığıyla simplastik yoldan taşınabilmekte



▲ **Şekil 39.22 Fotoperyodik yanıt üzerinde kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın geriye dönüşebilir etkileri.** Kırmızı (R) bir ışık flaşı karanlık peryodunu kısaltır. Kırmızı ışıktan sonra uzak-kırmızı (FR) bir ışık, kırmızı ışığın etkisini ortadan kaldırır.

? *Bütün spekturumu içeren tek bir flaş, bitkilerin herbirini nasıl etkilerdi?*



▲ **Şekil 39.23 Bir çiçeklenme hormonu ile ilgili deneysel kanıtlar.** Tek başlarına kısa gün koşullarında bırakılınca, bir kısa gün bitkisi çiçeklenecek, fakat uzun gün bitkisi çiçeklenmiyecektir. Bununla birlikte, aşılanırlar ve kısa günlere maruz bırakılırlarsa, her ikisi de çiçeklenecektir. Bu sonuçlar, çiçeklenmeyi uyaran bir maddenin (florigen) aşıdan taşınarak hem kısa ve hem de uzun gün bitkilerinde çiçeklenmeyi uyardığını göstermektedir.

? *Eğer aşılanmış bitkilerin her ikisinde de çiçeklenme engellenmiş olsaydı, bunu nasıl yorumlardınız?*

(bakınız Şekil 36.6) ve bitki gelişimini düzenleyebilmektedirler. Şu an florigenin bir makromolekül olduğu belirlenmiştir. Çiçeklenme için uygun olan koşullarda, yaprak hücrelerinde *FLOWERING LOCUS T (FT)* olarak isimlendirilen bir gen aktifleşmekte ve FT proteini simplasttan sürgün apikal meristemlerine taşınarak çiçeklenmeyi başlatmaktadır.

Çiçeklenme için, hangi çevresel koşulların bir bileşimi (fotoperyod ve vernelizasyon gibi) ve iç sinyal molekülleri (FT proteini gibi) gerekli olursa olsun, sonuçta, bir tomurcuk meristemi vejetatif evreden çiçeklenme evresine geçmektedir. Bu geçiş, vücut planı oluşumunu düzenleyen genlerin ifadesinde değişiklik gerektirir. Meristemin kimliğini tanımlayan genlerin açılması gerekir. Bu genler, tomurcuğu, bir vejetatif sürgün değil, bir çiçek oluşturmak üzere uyarırlar. Daha sonra, çiçek organlarının-sepaller, petaller, stamenler ve karpeller- çiçek üzerindeki konumlarını belirleyen, organı tanımlayan genlerin meristemin doğru bölgesinde aktifleşmeleri gerekir (bakınız Şekil 35.34).

KAVRAM KONTROLÜ 39.3

1. Tarlada yetiştirilen soyafasülyesi yapraklarındaki bir enzim öğlenleri en aktif, gece yarısı ise en az aktif ise, bu enzimin aktivitesini sirkadiyan ritim mi kontrol etmektedir?
2. Bir bekçi, bir gece, bir seradaki ışığı yanlışlıkla açmış, fakat bitkiler planlandığı gibi açmaya devam etmişlerdir. Bu bitkiler, karanlık peryot kesikliğe uğratıldığı halde, neden etkilenmemişlerdir? İki neden belirtiniz.
3. Bazı asma fideleri dik bir görünüm kazanıncaya kadar karanlığa doğru büyürler. Bu adaptasyon, asmaları tırmanmak için koyu renkli bir nesne "bulmalarına" yardım eder. Bu negatif geotropizmaya mavi ışık fotoreseptörlerininmi yoksa fitokromun mu aracılık ettiğini nasıl araştırırsınız?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir bitki, günlük 10 saat aydınlık, 14 saat karanlık peryoduna sahip bir kontrollü büyütme odasında çiçeklenirse, bu bitki bir kısa gün bitkisimidir? Açıklayınız.
5. **BAĞLANTI KUR** Bitkiler, mavi ışık reseptörleri ve kırmızı ışığı absorblayan fitokromları kullanarak, bulundukları ortamın ışık kalitesini saptarlar. Şekil 10.10 'u inceledikten sonra (s. 191), bitkilerin ışığın bu renklerine neden çok duyarlı olduklarını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 39.4

Bitkiler ışık dışında çok çeşitli uyarılara yanıt verirler

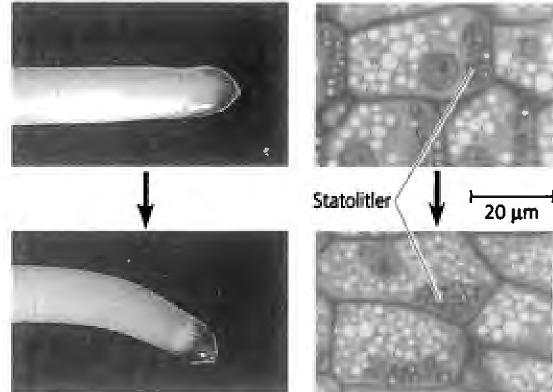
EVRİM Bitkiler su eksikliği koşullarında, ne bir doğal su kaynağına ulaşabilir ne de rüzgardan korunmak için bir korunak arayabilirler. Toprakta baş aşağı düşen bir tohum kendi kendine doğrulmak için bir manevra yapamaz. Bitkiler hareketsizdir, fakat doğal seçilim ile çeşitli mekanizmalar gelişmiştir. Bu mekanizmalar, bitkilerin gelişimsel ya da fizyolojik yollarla çok çeşitli çevresel koşula uyum göstermesini sağlamıştır. Işık, bitkinin yaşamında çok önemli olduğundan, bundan önceki bütün kısmı, bitkinin bu çevresel koşulu algılaması ve yanıtlamasına ayırdık. Bu kısımda, bir bitkinin yaygın olarak karşılaştığı diğer çevresel uyarılardan bazılarına verdiği yanıtı inceleyeceğiz.

Yerçekimi

Bitkiler enerjilerini güneşten alan organizmalardır. Bu nedenle, güneş ışığına doğru büyüme mekanizmalarının gelişmiş olması şaşırtıcı değildir. Fakat, genç bir fidenin sürgünü tamamen toprağın altındayken ve algılanacak ışık yokluğunda, yukarı doğru büyümek için hangi çevresel sinyali kullanmaktadır? Benzer şekilde, hangi çevresel faktör, genç kökü aşağıya doğru büyümeye zorlamaktadır? Her iki sorunun da yanıtı yerçekimidir.

Bir bitkiyi yan yatırdığınızda sürgün yukarı, kök ise aşağıya doğru kıvrılacaktır. Yerçekimine yanıt ya da **gravitropizmada**, kökler pozitif gravitropizma **(Şekil 39.24a)**, sürgünler ise negatif gravitropizma gösterirler. Gravitropizma tohum çimlenir çimlenmez oluşur ve bunun sonucunda, kökler toprağın içine, sürgünler ise güneş ışığına doğru büyürler. Bu yanıt, tohumun toprağa düştüğü andaki konumundan etkilenmez.

Bitkiler yerçekimini **statolitlerin** yer değiştirmesiyle saptayabilirler. Sitatolitler, yerçekiminin etkisi altında, hücrenin kaidelerine yerleşen, yoğun sitoplazmik bileşenlerdir. İletim demetli bitkilerin statolitleri, yoğun nişasta daneleri içeren özelleşmiş plastidlerdir **(Şekil 39.24b)**. Köklerde, statolitler kök şapkasının belirli hücrelerinde bulunurlar. Bir hipoteze göre, bu statolitlerin hücrelerin, alt noktalarında



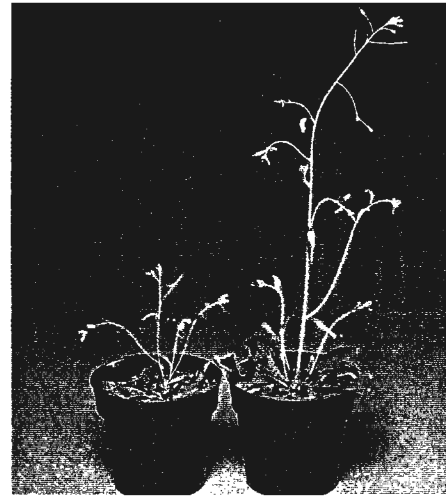
(a) Saatler içinde, yatay konumlandırılmış bir mısır kökü gravitropik olarak kıvrılır. Bu kıvrılma, büyüyen kök dikey konumlanıncaya kadar sürer (LMs).

(b) Kök yatay konumlandırıldıktan sonra, dakikalar içerisinde, statolit olarak isimlendirilen plastidler kök şapkası hücrelerinin alt taraflarına yerleşmeye başlar. Bu yerleşme, yerçekimini algılama mekanizması olabilir. Bu mekanizma, kökün karşı tarafındaki hücrelerde oksinin asimetrik dağılımına ve farklı hızlarda uzamasına neden olur.

▲ **Şekil 39.24 Köklerde pozitif gravitropizma: statolit hipotezi**

kümelenmesi, kalsiyumun ise, asimetrik dağılımına bu ise, oksinin kökte yanal taşınımına neden olur. Kalsiyum ve oksin, kökte uzama bölgesinin alt kısmında birikir. Yüksek oksin derişimleri hücrenin uzamasını engeller. Bunun sonucunda kökün alt tarafında büyüme yavaşlar. Üst taraftaki hücrelerin adaha fazla uzaması, kök büyüdükçe, kökün aşağı doğrum kıvrılmasına neden olur. Bu tropizma, kök aşağıya doğru büyümesini tamamlayıncaya kadar sürer.

Bitki fizyologları, yeni deneyler ışığında, kök gravitropizmasına ilişkin, ""statolit düşmesi" hipotezini sadeleştirmektedirler. Örneğin, verilen yanıt, yabani tiplere göre adaha yavaş olsa da, statolit yoksunu *Arabidopsis* ve tütün mutantlarının da gravitropizma gösterebildikleri bulunmuştur. Kökün yerçekimini algılamasına olasılıkla tüm hücre yardım etmektedir. Bunu, protoplazmayı, hücre çeperine yaslayan proteinleri mekaniksel olarak çekerek, kök hücrelerinin "üst" tarafında proteinleri esnetip, "alt" tarafında ise sıkıştırarak yapmaktadırlar. Nişasta granülerinin yanısıra, yoğun organeller de katkı yapabilirler. Yoğun organeller bu katkıyı, yerçekimi tarafından çekildikçe hücre iskeletinin yönünü değiştirerek yaparlar. Statolitler yoğun olmaları nedeniyle de, yerçekiminin algılanmasını arttırabilirler. Bu mekanizma statolitlerin yokluğunda daha yavaş çalışmaktadır.



▲ **Şekil 39.25 *Arabidopsis*'te dokunma ile gen ifadesinin değişmesi.** Soldaki kısa bitkiye günde iki kez üstten hafifçe dokunulmuştur. Dokunulmamış bitki (sağda) çok daha uzun boyludur.

Mekanik Uyarılar

Rüzgarlı bir dağ sırtında büyüyen bir ağaç, aynı türden, korunaklı bir bölgede büyüyen bir ağaca göre, genellikle daha kısa ve tıknaz gövdelidir. bu bodurlaşmış morfolojinin avantajı, bitkinin, kuvvetli rüzgar fırtınalarına karşı, bulunduğu yeri korumasanı sağlamasıdır. **Tigmomorfogenez** terimi (Yunanca tigma dokunma), bitkilerin yapılarında mekanik bozulmalar sonucunda oluşan değişiklikleri ifade eder. Bitkiler mekanik streslere çok duyarlıdırlar: Bir cetvelle bir yaprağın uzunluğunu ölçme eylemi bile o yaprağın büyümesini daha sonra değiştirir. Hergün birkaç kez genç bir bitkinin gövdesinin ovuşturulması, o bitkinin boyunun, kontrollere göre kısalmasına neden olur (**Şekil 39.25**).

Bazı bitki türleri evrimsel süreçte, "dokunma spesiyalistleri" olmuşlardır. Mekanik uyarıya akut bir yanıt verilmesi, bu bitkilerin "yaşam stratejilerinin " tamamlayıcı bir kısmıdır. Asmaların çoğu ve diğer sarılıcı bitkiler, tendrillere sahiptirler. Tendriller, bitkilerin çevrelerindeki desteklere sarılmalarını sağlar (bakınız Şekil 35.7). Nesneleri kavramaya yarıyan organ, birşeylere dokunmadan önce dik büyür; bir şeyle temas edince sarılma yanıtı verilir. Sarılmaya, tendrilin karşılıklı taraflarındaki hücrelerin farklı büyümesi neden olur. Dokunmaya karşı verilen bu yönlenmiş büyüme, **tigmotropizma** olarak isimlendirilir. Tigmotropizma, bir asmaya, bir ormanın tepesine doğru tırmanırken karşılaştığı mekanik desteklerden yararlanma avantajı sağlar.

Mekanik uyarıya karşı yapraklarını hızla hareket ettiren bitkiler, dokunma spesiyalistlerinin diğer bir örneğini oluştururlar. Örneğin, duyarlı bir bitki olan *Mimosa pudica*'nın bileşik yapraklarına dokunulduğunda, bitki çöker ve yaprakçıklar birlikte katlanırlar (**Şekil 39.26**). Yalnızca bir ya da iki saniye de oluşan bu yanıt, pulvinustaki hücrelerde ani turgor kaybı sonucunda oluşur. Pulvinus, yaprağın bağlantı noktalarında yerleşmiş, özelleşmiş motor organlarıdır. Motor hücreleri uyarıdan sonra hızla pörsür. Çünkü bu hücreler potasyum kaybederler. Bu kayıp, suyun ozmozisle hücrelerden çıkmasına **neden** olur. Hücrelerin turgorlarını yeniden kazanmaları ve yaprağın " uyarılmamış" haline geri dönmesi yakiaşık 10 dakika alır. Duyarlı bitkilerin bu davranışı spekülasyon konusu olmuştur. Belki de, bitkiler, kuvvetli rüzgarlar tarafından itildiklerinde, yapraklarını katlayıp yüzey alanlarını küçülterek suyu korumaktadırlar. Ya da yaprakların pörsümesi, gövde üzerindeki dikenlerin ortaya çıkmasını sağladığından, duyarlı bitkinin bu tür ani yanıtları herbivorları caydırmaktadır.

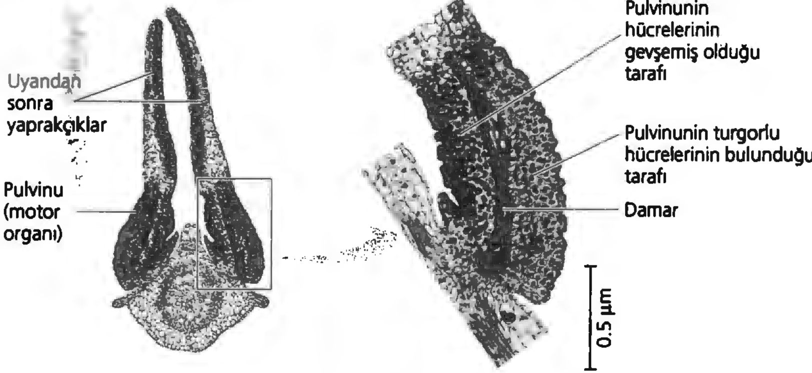
Hızlı yaprak hareketlerinin önemli bir özelliği, uyarının bitkinin her tarafına iletilmesidir. Eğer duyarlı bir bitki üzerindeki bir yaprakçığa dokunulursa, ilk olarak o yaprakçık yanıt verir, daha sonra komşu yaprakçıklar, daha sonra da diğerleri yanıt verirler. Bu eylem, bütün yaprakçık çiftlerinin birlikte yanıt vermesine kadar sürer. Uyarının iletilmesi ile ilgili olarak, bu yanıtın verilmesini sağlayan sinyal 1 cm/san. 'lik bir hızda ilerler. Elektrodlar yaprağa yerleştirildiğinde, aynı hızda giden bir elektriksel impals saptanabilmektedir. Bu impalslar **etki potansiyelleri** olarak isimlendirilirler. Bitkilerin etkin potansiyelleri binlerce kez daha yavaş olsa da, hayvanlardaki sinir impulslarına benzerler. Pek çok alg ve bitki türünde gözlenmiş olan etki potansiyelleri, iç bir iletişim yolu olarak kullanılabilir.Örneğin, Venüs flytrap (*Dionaea muscipula*)'da, etki potansiyelleri, tuzakta bulunan algılayıcı tüylerden tuzağın kapanmasını sağlayan hücrelere iletilir (bakınız Şekil 37.15). *Mimosa pudica'* da ise sıcak bir iğne ile yaprağa dokunmak gibi, daha zorlayıcı bir uyarı, bit-



(a) Uyarılmamış evre (yaprakçıklar birbirinden ayrılmışlardır)



(b) Uyarılmış evre (yaprakçıklar kıvrılmıştır)



(c) Uyarılmış haldeki bir yaprakçık çiftinin enine kesiti (LM). Pulvini (motor organı), pulvinunun bir tarafındaki motor hücreleri su kaybederek gevşeyince, bunların karşı tarafındaki hücreler ise turgorlarını koruyunca kıvrılırlar.

▲ Şekil 39.26 **Küstümotu (*Mimosa pudica*) bitkisinde hızlı turgor hareketleri.**

kinin bütün yaprak ve yaprakçıklarının dökülmesine neden olmaktadır. Fakat bütün bitkinin verdiği bu yanıt, yara bölgesinden sürgünün diğer kısımlarına sinyal moleküllerinin iletilmesini içerir.

Çevresel Stresler

Çevredeki belirli faktörler, bir bitkinin yaşama, büyüme ve üremesi üzerinde potansiyel olarak olumsuz etki yaratacak ölçüde, şiddetli değişiklik gösterebilir. Bitki köklerinin bulunduğu ortamın suyla dolması (su baskınları), kuraklık ya da aşırı sıcaklıklar kültür bitkilerini yok edici etkiler yaratabilir. Doğal ekosistemlerde ise, herhangi bir çevresel strese tolerans gösteremiyen bitkiler ya direnemezler ya da diğer bitkiler tarafından rekabetle elenirler. Sonuçta, yerel olarak, o bölgede yok olurlar. Dolayısıyla, çevresel stresler bitkilerin coğrafik sınırlarının belirlenmesinde önemli birfaktördür. Burada, bitkilerin karşılaştığı daha yaygın olan abiyotik (cansız) faktörlerden bazılarını inceleyeceğiz. Bu bölümün sonunda, bitkilerin, herbivorlar ve patojenler gibi, yaygın biyotik (canlı) streslere karşı kendilerini nasıl savunduklarını ele alacağız.

Kuraklık

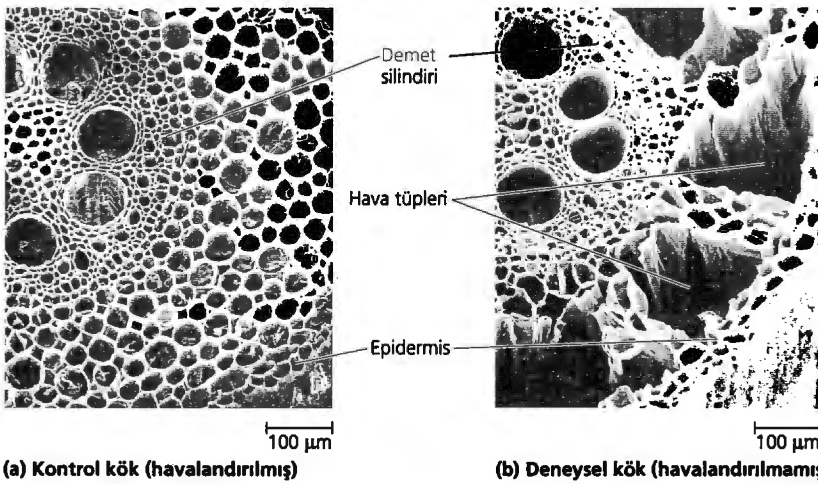
Güneşli ve kurak bir günde, bir bitki solabilir. Bunun nedeni, transpirasyonla su kaybının, kök sisteminin topraktaki suyu absorblama yeteneğini aşmasıdır. Uzun süren kuraklık kültür bitkilerini ve doğal ekosistem bitkilerini haftalarca ya da aylarca strese sokabilir. Kuşkusuz, şiddetli su kıtlığı, evde sulamayı unuttuğumuz bitkilerden edindiğiniz deneyimden de bilebileceğiniz gibi, bir bitkiyi ölümüne yol açar. Bununla birlikte, bitkilerde, orta şiddetteki su kıtlığına karşı başa çıkmalarını sağlayan denetleme sistemleri bulunur.

Bitkinin su kıtlığına karşı verdiği yanıtların çoğu, transpirasyon hızını düşürerek bitkinin suyu korumasına yardım eder. Bir yapraktaki su kıtlığı bekçi hücrelerinin turgorunu yitirmesine neden olur. Turgor kaybı, stomaların kapanarak transpirasyonun yavaşlamasını sağlayan basit bir denetleme mekanizmasıdır (bakınız Şekil 36.15). Ayrıca, su kıtlığı yaprakta absisik asit sentezini ve serbest bırakılmasını arttırır; bekçi hücresi zarlarında etki göreren bu hormon, stomaların kapalı kalmasına yardım eder. Yapraklar su kıtlığına başka yollarla da yanıt verirler. Örneğin, çimenlerin yaprakları solduğunda, kıvrılarak tüpsü bir görünüm alırlar. Bu yanıt, kuru hava ve rüzgara maruz kalan yaprak yüzeyini azaltır. Ocotillo gibi diğer bitkiler (bakınız şekil 36.16), mevsimsel kuraklığa yanıt olarak yapraklarını dökerler. Yaprakların verdiği bu yanıtlar, suyun korunmasını sağlar, fakat aynı zamanda fotosentezi de engeller. Bu çelişki, kuraklığın, kültür bitkilerinin verimliliklerini etkileme nedenlerinden biridir.

Kök büyümesi de su kıtlığına yanıt verir. Kuraklık sırasında, toprak genellikle yüzeyden alta doğru kurur. Hücrelerin uzamak için, gerekli turgoru sürdüremediklerinden, bu durum sığ köklerin büyümesini engeller.Toprak tarafından kuşatılmış ve hala nemli olan, daha derindeki kökler ise büyümeye devam ederler. Dolayısıyla, kök sistemi, topraktaki su ile en üst düzeyde temas sağlayacak şekilde gelişir.

Köklerin suya doyması

Bir bitki için çok fazla su da sorun oluşturur. Aşırı sulanan bir ev bitkisi, toprakta köklerin aerobik solunum yapması için oksijen sağlayan hava boşlukları bulanmadığından, boğulacaktır. Bazı bitkiler yapısal olarak çok nemli habitatlara uyum sağlamışlardır. Örneğin, kıyıdaki bataklıklarda yaşayan mangrovların su içindeki kökleri oksijenle temas eden hava köklerinin devamıdır. (bakınız Şekil 35.4). Fakat daha az özelleşmiş bitkiler içi suyla doymuş topraklarda oksijen kıtlığı ile başa çıkarlar. Oksijen kıtlığı, kök korteksindeki bazı hücrelerin apoptosiz geçirmesine neden olan etilen üretimi-



(a) Kontrol kök (havalandırılmış) **(b) Deneysel kök (havalandırılmamış)**

▲ **Şekil 39.27 Gelişmekte olan mısır köklerinin su baskınına ve oksijen kıtlığına verdikleri yanıt.** **(a)** Havalandırılmış bir hidrofonik ortamda kontrol kökün enine kesiti. **(b)** Havalandırılmamış hidrofonik bir ortamda büyüyen bir kök. Etilenin uyardığı apoptozis (proglanmış hücre ölümü) hava tüplerini oluşturur (SEMs).

ni teşvik eder. Bu hücrelerin parçalanması, suyun içindeki köklere oksijen sağlayan ve "şinorkeller" olarak iş gören hava tüplerini oluşturur **(Şekil 39.27)**.

Tuz Stresi

Toprakta sodyum klorür ve diğer tuzların aşın birikimi, iki nedenden dolayı bitkileri tehdit eder. Birincisi, bu tuzlar toprak çözeltisinin su potansiyelini düşürerek, toprakta bol su bulunsa bile, bitkilerde su kıtlığına neden olabilir. Toprak çözeltisinin su potansiyeli giderek düştükçe, topraktan köklere, su potansiyeli gradiyenti ve bunun sonucunda su alımımı azalır (bakınız Bölüm 36). Tuzlu topraktaki diğer bir sorun, sodyum ve diğer iyonların çok yüksek derişimlerde olduklarında, bitkileri zehirlemeleridir. Bu iyonlar kök hücresi zarlarının seçici geçirgenliklerini bozar. Pekçok bitki, orta şiddetteki bir toprak tuzluluğuna karşı çözünmüş maddeler üreterek yanıt verir. Çözünmüş maddeler yüksek derişimlerde olsalar bile, bitkiler bunlara tolerans gösterebilir. Çoğu organik olan bu bileşikler, hücrelerin su potansiyellerini, toprak çözeltisinin su potansiyeline göre, düşürürler. Böylelikle, tuzların zehirli derişimlerde birikimleri önlenir. Bununla birlikte, halofitler dışında, çoğu bitki uzun süren tuz stresine dayanamaz. Halofitler, yaprak epidermisinden tuzları dışa pompalayan, tuz bezlerininin bulunması gibi adaptasyonlar geliştirmişlerdir.

Isı Stresi

Diğer organizmalar için geçerli olduğu gibi, aşırı ısı, enzimlerin yapılarını ve bitkinin metabolizmasını bozarak bitkiye zarar verir, hatta onu öldürür. Transpirasyonun sonuçlarından biri, evaporasyon ile bitkinin serinlemesini sağlamasıdır. Örneğin, sıcak bir günde, bir yaprağın sıcaklığı ortamın hava sıcaklığından 3-10 C° daha düşük olabilir. Ayrıca, sıcak ve kuru hava pekçok bitkide su kaybına neden olur; bu strese karşı stomaların kapanması suyu korur, fakat bu sırada evaporasyona bağlı serinleme mümkün olmaz. Bu çelişki, çok sıcak ve kurak günlerde pek çok bitkinin zarar görmesinin bir nedenidir.

Bitkilerin çoğu, bu bitkilerin ısı stresi altında yaşamlarını sürdürmelerini sağlayan başka bir yanıt verirler. Belirli bir sıcaklığın üzerinde- ılıman kuşakta pekçok bitki için yaklaşık 40 C°-bitkiler ısı şoku proteinleri sentezlemeye başlarlar. **Isı şoku proteinleri** diğer proteinleri ısı stresine karşı korur. Isı stresi uygulanmış hayvanlar ve mikroorganizmalar da benzer bir yanıt verirler. Isı şoku proteinlerinden bazıları şaperon proteinlerdir (şaperoninler). Bu şaperonlar, stres altında olmayan bitkilerde geçici kılıflar olarak iş görürler. Böylelikle, diğer proteinlerin işlev görecek şekilde katlanmalarını sağlarlar (bakınız Bölüm 5). Bu moleküller ısı şoku proteinleri olarak ise, olasılıkla diğer proteinlere bağlanarak, onların yapılarını korurlar.

Soğuk Stresi

Ortam sıcaklığı düşünce, bitkiler, hücre zarlarının akışkanlıklarının değişmesi gibi bir sorunla karşılaşırlar. 7. Bölümden hatırlayacağınız gibi, biyolojik bir zar, sıvı bir mozayik şeklindedir. Yani, proteinler ve lipitler zar düzleminde yanal olarak hareket ederler. Herhangi bir zarın sıcaklığı kritik noktanın altına düştüğünda, lipitler kristalleştiği için akışkanlıklarını kaybederler. Bu, zardan çözünmüş madde taşınımını değiştirmesinin yanında, zar proteinlerinin işlevini de olumsuz etkiler. Bitkiler, düşük sıcaklık stresine karşı zarlarındaki lipitlerin bileşimini değiştirerek yanıt verirler. Örneğin, düşük sıcaklık altında, zar lipitlerinde doymamış yağ asitlerinin oranı artar. Doymamış yağ asitlerinin şekilleri, zarlarda kristal oluşumunu engelleyerek, zarın düşük sıcaklıklarda sıvı kalmalarına yardım eder. Zardaki bu tür değişiklikler, birkaç saat ila birkaç gün içerisinde oluşabilir. Bu durum, mevsimsel olmayan düşük sıcaklıkların, hava sıcaklığındaki daha göreli oluşan mevsimsel düşüşlere göre, bitkilere daha fazla zarar vermesinin nedenlerinden bridir.

Soğuk stresinin diğer bir tipi donmadır: Donma noktasının altındaki sıcaklıklarda, pekçok bitkinin hücre çeperlerinde ve hücreler arası alanlarında buz oluşur. Genel olarak, sitozol doğada karşılaşılan soğuma aralıklarında donmaz. Çünkü sitozol, hücre çeperinde bulunan çok sulu çözeltiye göre, daha fazla çözünmüş madde içerir. Bu çözünmüş maddeler bir çözeltinin donma noktasını düşürürler. Buzlanma sonucu hücre çeperindeki sıvı suyun azalması, hücre dışı alanlarda su potansiyelini düşürür. Bu da, suyun sitoplazmadan çıkmasına neden olur. Bunun sonucunda, sitoplazmada iyonların derişimleri artar. İyon artışı zarar verir ve sonunda hücreyi ölüme götürür. Hücrenin yaşamını sürdürüp sürdüremiyeceği, büyük ölçüde, su kaybına karşı gösterebileceği direncin ölçüsüne bağlıdır. Soğuk iklimli bölgelerde yetişen doğal bitkiler, donma stresine karşı koyacak uyumlar geliştirmişlerdir. Örneğin, donmaya dirençli pekçok türün hücreleri, kış gelmeden önce,

sitoplazmada şekerler gibi, özel çözünmüş maddelerin düzeylerini arttırırlar. Şeker derişiminin artışı, yüksek derişimlerde tolere edilebilir ve hücre dışı donma sırasında, hücreden su kaybını azaltır. Ayrıca, zardaki doymamış lipidlerin oranı da artar. Böylece, zarın akışkanlığı korunur.

Belirli omurgalılar dahil, funguslar, bakteriler ve pekçok bitki türü, buz kristallerinin büyümesini önleyen özel proteinlere sahiptir. Bu proteinler organizmaların donma zararını savuşturmalarına yardım eder. İlk kez 1950'lerde, Arktik balıklarda tanımlanan bu antifriz proteinler, 0 C^{0}'nin altındaki sıcaklıklarda bitkilerin yaşamlarını sürdürmesine yardım ederler. Antifiriz proteinler küçük buz kristallerine bağlanarak onların büyümesini engeller veya bitkilerde buz kristalleşmesini önlerler. Başlıca beş adet antifriz proteini sınıfı bulunur. Bunların amino asit dizileri belirgin farklılık gösterir ancak, üç boyutlu yapıları benzerdir. Bu, konvergent bir evrimi göstermektedir. Şaşırtıcı bir şekilde, kışlık çavdarın antifiriz proteinleri PR proteinleri olarak isimlendirilen, antifungal proteinlere benzer. Antifriz proteinlerini bu bölümde daha sonra inceleyeceğiz. Fakat, PR proteinleri, hastalık yapıcı funguslara karşı değil, düşük sıcaklığa ve kısa günlere yanıt olarak üretilir. Kültür bitkilerinin genomlarına, kalıtsal olarak antifriz protein genleri aktarılarak, bu bitkilerin donmaya karşı toleransları arttırılmaya çalışılmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 39.4

1. Termal görüntüler, bir nesne tarafından yayılan ısının fotoğraflarıdır. Araştırıcılar bitkilerin termal görüntülerini aşırı absisik asit üreten mutantları izole etmede kullanmışlardır. Bu mutantların, mormalde stresli olmayan koşullarda yetişen yabani tip bitkilere göre, neden daha sıcak olduklarını açıklayınız.
2. Bir sera çalışanı, koridorun en yakınında, saksıda yetiştirilen krizantemumların, genel olarak sıranın ortasındakilerden daha kısa olduklarını bulmuştur. Bahçe kültüründe yaygın bir sorun olan, bu "kenar " etkisini" açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir kökün kök şapkasını uzaklaştırdığınızı düşünün, kök yerçekime karşı nasıl bir yanıt verirdi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **39.5**

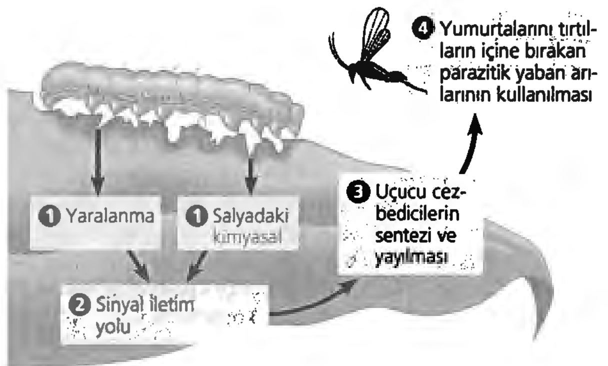
Bitkiler herbivorlar ve patojen saldırılarına yanıt verirler

EVRİM Bitkiler doğal seçilim yoluyla, içinde bulundukları komünütelerde diğer türler ile pek çok ilişki geliştirmiştir. Tür içi bazı ilişkiler, mikoriza oluşturan funguslar ile bitkilerin oluşturduğu gibi, karşılıklı yarar sağlar (bakınız Şekil 38.4). Bununla birlikte, bir bitkinin diğer organizmalarla olan ilişkilerinin çoğu bitkiye yarar sağlamaz. Primer üreticiler olarak, bitkiler, pekçok besin zincirinin tabanında yer alırlar ve bu nedenle, bitki yiyen pekçok hayvanın (herbivorlar) saldırısına maruz kalırlar. Ayrıca, bir bitki, dokulara zarar veren ve hatta bitkiyi öldüren, çeşitli virüsler, bakteriler ve fungusların enfeksiyonlarına açıktır. Bitkiler bu tehlikelere savunma sistemleri ile karşılık verirler. Bitkilerin savunma sistemleri herbivorları savuşturur ve bitkiye bulaşan enfeksiyonları önler, patojenlerle savaşır.

Herbivorlara Karşı Savunma

Herbivorlar- bitki yiyen hayvanlar- bitkilerin pekçok ekosistemde karşılaştıkları bir strestir. Bitkiler, dikenler ve tüyler gibi, hem fiziksel savuşturucular ve hem de tatsız veya zehirli bileşikler gibi, kimyasal savuşturucular sentezleyerek aşırı herbivorluğu önlerler. Örneğin, bazı bitkiler *kanavanin* olarak isimlendirilen olağandışı bir amino asit üretirler. Kanavanin, ismini, bu amino asitin elde edildiği bitkilerden biri olan jackbean (*Canavalia ensiformis*)'den alır. Kanavanin, organizmaların kendi proteinlerine kattıkları 20 aminoasitten biridir. Eğer bir böcek kanavanin içeren bir bitkiyi tüketirse, bu molekül böceğin proteininde yer alan arjininin yerini alır. Kanavanin, proteinin şeklini etkileyecek kadar arjininden farklıdır. Bunun sonucunda proteinin şekli bozulur ve böcekler ölür.

Hatta bazı bitkiler, özel herbivorlara karşı savunmalarına yardım eden avcı hayvanları kullanırlar. Yumurtalarını, bitkilerin üzerinde beslenen tırtıllara geçiren parazitik yaban arılarını düşünün. Yumurtalar tırtılların içinde çatlar ve çıkan larvalar dışardan içeriye doğru, organik maddeleri tüketirler. Herbivorlar tırtılların yok olmasından yarar sağlayan bitki, bu oyunda aktif bir rol oynar. Tırtıllar tarafından zarar gören bir yaprak, parazitik yaban arılarını cezbeden uçucu bileşikler yayarlar. Tırtılın yaprağı çiğnemesi ve salyasındaki özel bir bileşiğin yaprakta neden olduğu zarar, bu yanıtın verilmesini sağlayan uyarıdır (**Şekil 39.28**).



▲ **Şekil 39.28 Herbivoru olan, bir tırtıla karşı savunma yapmak için parazitik bir yaban arısını "kullanan" bir mısır yaprağı.**

Bir bitkinin herbivor zararına karşı yaydığı uçucu moleküller, aynı türün yakınındaki bitkiler için bir erken uyarı sistemi olarak ta iş görür. Örneğin, bir örümceğin enfekte ettiği lima fasülyesi bitkileri, metiljasmonik asit dahil, uçucu kimyasalların bir karışımını yayar. Metiljasmonik asit, bu "haberleri" çevredeki enfekte olmamış lima fasülyesi bitkilerine iletir. Bu uçucu bileşikleri algılayan komşu bitkiler, herbivorlara karşı duyarlılıklarını azaltan biyokimyasal değişiklikler geçirirler. Bu değişiklikler sonucu, komşu bitkiler uçucu kimyasallar yayarlar. Bu kimyasallar, örümcekler üzerinde beslenen avcı akar türlerinin ilgisini çeker. Hatta araştırıcılar *Arabidopsis* bitkilerine, normalde bu bitkinin üretmediği uçucu iki bileşiği üretmek üzere gen aktarmışlardır. Bu iki kimyasalın diğer bitkilerde karnivor avcı akarları cezbettikleri bulunmuştur. Genetiği değiştirilmiş *Arabidopsis*'in avcı akarları cezbettikleri bulunmuştur. Bu bulgu, kültür bitkilerinde böceklere direncin gen mühendisliği yoluyla aktarılabileceğini göstermektedir.

Patojenlere Karşı Savunma

Enfeksiyona karşı bir bitkinin geliştirdiği ilk savunma hattı fiziksel engeldir. Bu fiziksel engeli bitkinin yapısındaki epidermis ve periderm oluşturur (bakınız Şekil 35.19). Bununla birlikte, bu ilk savunma sistemi geçirimsiz değildir. Örneğin, herbivorlar tarafından yaprakların mekanik olarak yaralanması, patojenlerin girişine bir kapı açar. Hatta bitki dokularının bütünlükleri bozulmamış olsa bile, virüsler, bakteriler, fungus sporları ve hifleri, stoma gibi, epidermisteki doğal açıklıklardan bitkiye girebilir.

Bir patojen bir bitkiyi ele geçirdiğinde, bitki ikinci bir savunma hattı oluşturur. Bu ikinci savunma hattı, patojeni yok eden ve patojenin enfeksiyon bölgesinden diğer bölgelere yayılmasını önleyen kimyasal bir saldırıdır. Bitkinin belirli patojenleri tanıma yeteneği, ikinci savunma hattını oluşturur. Başarılı patojenler hastalığa neden olurlar. Çünkü bu tür patojenler, konukçulun savunma mekanizmasının onları tanımasını önler veya baskı altına alırlar.

Konukçu-patojenlerin Birlikte Evrimleşmesi

Bir bitkinin savunmasının yetersiz kaldığı patojenler **virülent** patojenlerdir. Orta şiddette zarar veren, fakat konukçul bitkiyi öldürmeyen patojen ırkları **avirülent** patojenler olarak isimlendirilirler. Virülent patojenler bunların dışındadır. Eğer konukçul ve patojenler birlikte olmasalardı, kısa bir süre sonra her ikisi de ölürdü. Bununla birlikte, bir patojene tam bir direnç gösterilmesinin bir bitki için çoğunlukla enerji maliyeti vardır. Patojen yokluğunda, dirençli bitkiler daha az dirençli türler tarafından rekabet ile elenirler. Kuşkusuz, dirençsiz bitkiler bir patojen patlamasına karşı yenik düşeceklerdir. Dolayısıyla, bitkiler ve pekçok patojen arasında bir uzlaşma oluşmuştur. Bir patojen konukçula için yeterli bir giriş elde eder. Bu giriş sayesinde bitkiye ciddi zarar vermeden veya öldürmeden varlığını sürdürür.

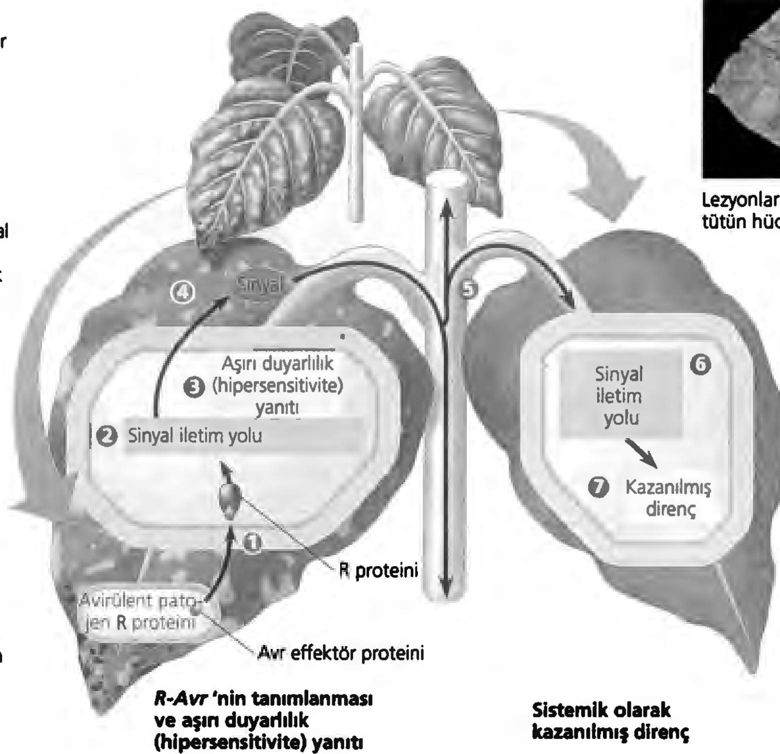
Genlerin karşılıklı olarak birbirini tanımaları, bitkide hastalığa karşı bir direnç oluşturur. Bu hastalık direncinde, *effektörler* olarak isimlendirilen ve patojenden kökenlenmiş olan moleküller, bir bitki genomundaki yüzlerce direnç (*R*) genlerinden biri tarafından tanımlanır. Patojenin avirülen (*Avr*) genleri tarafından kodlanan, proteinik effektörler, uygun R proteini bulunmayan bitkilerde enfeksiyonu kolaylaştırır. Protein effektörler bunu, konukçulun metabolizmasını patojenin avantajına dönüştürerek yaparlar. Bununla birlikte, R proteini bulunmayan bitkilerde, bu tür etkili proteinler doğrudan bir dizi savunma yanıtını tetikler-ler. R proteinleri tarafından effektörün tanımlanması, sinyal yollarını başlatır. Bunun sonucunda, çeşitli silahların kullanıldığı savunma yanıtları verilmeye başlanır. Bu yanıtlar, aşırı duyarlılık (hipersensitive) yanıtı olarak isimlendirilen yerel bir savunma ile, sistemik olarak kazanılmış direnç olarak isimlendirilen genel bir savunmayı kapsar. Patojenlere karşı gösterilen yerel ve sistemik yanıtlar kapsamlı genetik programlama ve hücresel kaynakların kullanımını gerektirir. Bu nedenle, bir bitkide bu yanıtlar, sadece o bitki, kendisine yerleşen bir patojeni saptadıktan sonra aktifleşir.

Aşırı Duyarlılık (Hipersensitivite) Yanıtı

Aşırı duyarlılık (hipersensitivite) yanıtı, enfeksiyon bölgesi yakınındaki hücre ve dokuların ölmesine neden olan bir savunma yanıtıdır. Bu şekilde, patojenin yayılması önlenir. Enfeksiyon bölgesindeki hücreler bir kimyasal savunma başlatır ve enfeksiyon bölgesini örterler. **Şekil 39.29**'da gösterildiği gibi, aşırı duyarlılık yanıtı, patojene ait effektörler R proteinlerine bağlanıp, fitoaleksinlerin üretimini uyarınca başlar. Fitoaleksinler fungusit ve bakteriyel özelliklere sahip bileşiklerdir. Ayrıca, aşırı duyarlılık yanıtı, *PR proteinlerinin* (patojen ile ilişkili) üretimini uyarır. PR proteinlerinin çoğu, patojenlerin hücre çeperlerindeki bileşikleri hidrolize eden enzimlerdir. Ayrıca enfeksiyon, bitki hücresinin çeperinde lignin ve moleküllerin karşılıklı bağlarının oluşumunu da uyarır. Bu yanıtlar, patojenin bitkinin diğer kısımlarına yayılmasını engeller. Bir aşırı duyarlılık yanıtının sonuçları, şekilin sağ üstünde gösterildiği gibi, bir yaprağın üzerinde görülebilir. Şekilde görüldüğü gibi, yaprak "hasta" gözükürken, varlığını sürdürür ve verdiği savunma yanıtı ile yaprağın diğer kısımlarını korumasını sağlar.

Sistemik Olarak kazanılmış Direnç

Aşırı duyarlılık yanıtı yerel ve özeldir. Bununla birlikte, daha önce belirtildiği gibi, patojen saldırılarına karşı sinyal molekülleri de üretilir. Bu sinyal molekülleri enfeksiyonu bütün bitkiye, "bir alarm vererek duyurur". **Sistemik olarak kazanılmış bu direnç,** bitkideki bütün savunma genlerinin ifade olmasının bir sonucudur. Özel olmayan bu direnç, günler içinde son bulur ve çeşitli patojenlere karşı koruma sağlar. Enfeksiyon bölgesinden taşınan ve sistemik olarak kazanılmış bir direncin oluşmasını sağlayan sinyal molekülünün kimliğine yönelik araştırmalar, bu molekülün olasılıkla, *metilsalisilik* asit olduğunu göstermiştir. Metilsalisilik asit, enfeksiyon bölgesinin çevresinde üretilir ve floem ile bitkinin her yanına taşınır. Enfeksiyon bölgesinden uzakta, taşındığı yerlerde **salisilik asite** dönüştürülür. Salisilik asit bir sinyal iletim yolunu aktifleştirir. Aktifleşen bu yol PR





▲ **Şekil 39.29 Hasatlık yapıcı bir patojene karşı savunma yanıtları.** Bitkiler sıklıkla bir aşırı duyarlılık yanıtı ile enfeksiyonun sistemik yayılımını önler. Bu yanıt, patojenin izole edilmesine yardım eder. Bu izolasyon, enfeksiyon bölgesinin çevresinde "ölü halkalar" oluşturan lezyonların üretilmesiyle gerçekleştirilir.

proteinlerinin üretilmesini ve patojene karşı direnci uyarır (bakınız Şekil 39.29).

1840'larda, İrlanda'da, kıtlığına neden olan patates yanığı (bakınız ss. 588-589) gibi bir bitki hastalığı salgını, insanlarda öngörülemeyen yoksulluklara neden olabilir. Kestane yanığı (bakınız s. 650) ve ani meşe ölümü (bakınız s. 1214) gibi diğer hastalıklar toplumların yapısını çarpıcı bir biçimde değiştirebilir. Bitkilerdeki salgınların nedeni, çoğunlukla, hastalık bulaşmış bitki ve kerestelerin dünya genelinde özen gösterilmeden taşınmasıdır. Küresel ticaret arttıkça, bu tür salgınlar giderek yaygınlaşacaktır. Bitki biyologları bu tür salgınlara hazırlık olarak, özel depolama tesislerinde kültür bitkilerinin yabani akrabalarının tohumlarını saklamaktadır. Bilim insanları, evcilleştirilmemiş akrabaların bir sonraki bitki salgınını frenleyecebilecek genler taşıdığı kanısındadırlar. Bu araştırmacılar, diğer binlerce bitki biyoloğu ile birlikte, insan türünü ve biyosferi besleyen yeşil organizmalar hakkında merak uyandıran çok eski bir geleneği yaygınlaştırmaktadırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 39.5

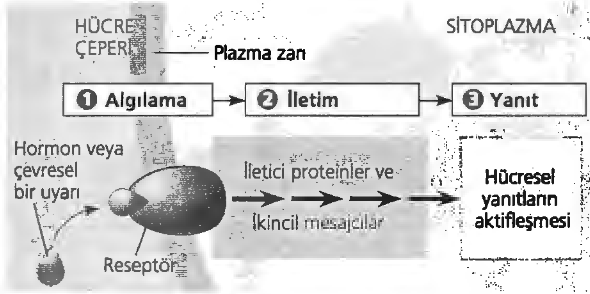
1. Genel amaçlı insektisit püskürtmenin bazı sakıncaları nelerdir?
2. Çiğneyen böcekler mekanik olarak bitkiye zarar verir ve fotosentez yapılan yaprak yüzey alanını azaltırlar. Ayrıca, bu böcekler patojen saldırılarına karşı bitkinin duyarlılığını arttırırlar. Bunun nedenini açıklayınız.
3. Hastalık yapıcı pekçok fungus, bitki hücrelerinin geçirgenliklerini bozarak besin elde eder. Besin maddeleri geçirgenliğin bozulması sonucu, hücreler arası alanlara çıkar. Fungusun, bütün besin maddelerinin dışarı akmasına neden olacak şekilde, bitkiyi öldürmesi yararına mıdır?
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir bilim insanının, rüzgarlı bir yerde büyüyen bir bitki populasyonunun, kapalı bir yerde yaşayan aynı türün bir poulasyonuna göre, böceklere bağlı herbivorluktan daha fazla etkilenmiş olduğunu, bulduğunu varsayın. Bu gözlemi açıklayacak bir hipotez geliştirin.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 39.1

Sinyal iletim yolları, algılanan sinyali bir yanıt ile bütünleştirir (ss. 821-824)



? *Özel enzimlerin aktivitesini arttıran sinyal iletim yollarının yaygın iki şekli hangisidir?*

KAVRAM 39.2

Bitki hormonları, bitkilerin büyüme, gelişme ve uyarılara verdikleri yanıtları koordine eder (ss. 824-835)

- Hormonlar, hücre bölünmesi, uzaması ve farklılaşmasını etkileyerek bitki büyüme ve gelişmesini kontrol ederler. Ayrıca, bazı hormonlar bitkilerin çevresel uyarılara verdikleri yanıtlara aracılık ederler.

Bitki hormonları	Verilen başlıca yanıtlar
Oksin	Oksin hücre uzamasını uyarır; dallanma ve organ kıvrılmasını düzenlerler.
Sitokininler	Bitki hücresinin bölünmesini uyarır; daha sonra tomurcuk büyümesini arttırır; organ ölümünü yavaşlatırlar.
Giberellinler	Gövde uzamasını arttırır; tohumun domransiyi kırmasına ve depo kaynakları kullanmasına yardım ederler.
Brasinosteroidler	Kimyasal olarak hayvanlardaki eşey hormonları ile benzerlik gösterir; hücre uzaması ve bölünmesini uyarırlar.
Absisik asit	Kuraklığa karşı yanıt olarak stomaların kapanmasını ve tohumlarda dormansiyi arttırır.
Strigalaktonlar	Apikal dominansiyi, tohum çimlenmesini ve mikoriza ilişkilerini düzenlerler.
Etilen	Tohum olgunlaşmasına aracılık eder.

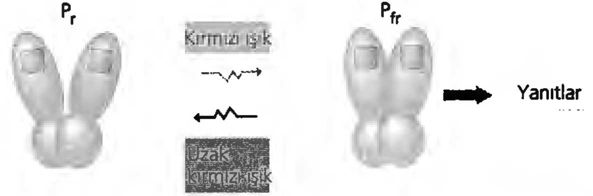
? *"Kötü bir elma bütün kasayı çürütür" isimli eski bir deyim doğrumudur? Açıklayınız.*

KAVRAM 39.3

Işığa Verilen Yanıtlar Bir Bitkinin Başarısı İçin Çok Önemlidir (ss. 835-841)

- **Mavi ışık fotoreseptörleri** hipokotil uzaması, stoma açılması ve fototropizmayı kontrol eder.
- **Fitokromlar** moleküler "açma-kapama" anahtarları gibi iş görürler. Kırmızı ışık fitokromu "açar", uzak kırmızı ise "kapatır". Fitokrom gölgenin savuşturulmasını ve pekçok tohumun çimlenmesini düzenler.

Fitokromun ışıkta biribirine dönüşebilmesi



- Fitokromun dönüşümü aynı zamanda gün ve gece uzunluğunun nispi uzunluğu (fotoperyot) ve buna bağlı olarak, mevsime ilişkin bilgi sağlar. Fotoperyodizm pekçok türde çiçeklenmenin süresini düzenler. Kısa gün bitkileri çiçeklenmek için kritik uzunluktan daha uzun bir geceye gereksinim duyarlar. Uzun gün bitkileri çiçeklenmek için kritik bir süreden daha kısa bir geceye gereksinim duyarlar.
- Bitki davranışında günlük pekçok ritim, içsel bir saat tarafından kontrol edilir. Serbest-koşan sirkadiyan döngüler, yaklaşık 24 saat sürmekle birlikte, güneşin batışı ve doğuşunun fitokromun formu üzerindeki etkileriyle tam olarak 24 saate ayarlanır.

? *Bitki fizyologları çiçeklenmeyi tetikleyen taşınabilir bir molekülün (florigen) bulunduğunu öne sürmüşlerdir?*

KAVRAM 39.4

Bitkiler ışık dışında çok çeşitli uyarılara yanıt verirler (ss. 841-845)

- **Gravitropizma** bir organın yerçekimine yanıt vererek kıvrılmasıdır. Kökler pozitif, gövdeler ise negatif gravitropizma gösterirler. İçi nişasta ile dolu plastidler, yani **statolitler**, bitki kökerinin yerçekimini algılamasını sağlarlar.
- Bitkiler dokunmaya oldukça duyarlıdır. **Tigmotropizma** dokunmaya karşı verilen bir büyüme yanıtıdır. Hızlı yaprak hareketleri, etki potansiyelleri olarak isimlendirilen, elektriksel uyarıların iletilmesini kapsar.
- Bitkiler kuraklık, su baskınları, yüksek tuzluluk ve aşırı sıcaklıklar dahil, çevresel streslere duyarlıdırlar.

Çevresel Stres	Başlıca yanıt
Kuraklık	ABA üretimi, stomaları kapatılmasıyla su kaybının azaltılması
Su baskınları	Oksijen kıtlığı altında köklerin yaşamasına yardım eden hava tüplerinin oluşması
Tuz	Yüksek derişimlerde direnç gösterilebilen çözünmüş madde üretilerek ozmotik olarak su kaybının önlenmesi
Isı	Yüksek sıcaklıklarda proteinlerin çökelmesini azaltan, ısı şoku proteinlerinin sentezi
Soğuk	Zarın akışkanlığının düzenlenmesi; ozmotik su kaybının azaltılması; antifriz proteinlerinin üretilmesi

? *Kuraklık stresine alıştırılmış bitkiler, genellikle donma stresine de direnç gösterirler. Bunun nedenini açıklayınız.*

Bitkiler herbivorlar ve patojen saldırılarına yanıt verirler (ss. 845-847)

- Bitkiler, dikenler ve tüylerin yanısıra, herbivorları yok eden hayvanları cezbeden, tatsız ve zehirli kimyasallar da üretirler.
- **Aşırı duyarlılık yanıtı (hipersensitivite)** bir enfeksiyonu örter ve o bölgedeki hem patojeni hem de konuk hücreleri öldürür. **Sistemik olarak kazanılmış direnç**, enfeksiyon bölgesinin uzağında yer alan organlarda gelişen, genel bir savunma yanıtıdır.

? *Bitkiyi çiğneyen böcekler bitkilerin patojenlere karşı duyarlılığını nasıl arttırırlar?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Bitkinin kuraklığa yanıt vermesine yardım eden hormon
   a. oksin
   b. giberellin
   c. sitokinin
   d. etilen
   e. absisik asittir.

2. Aşağıdakilerden hangisi oksinin hücre uzamasını arttırıcı etkisinde yer almaz?
   a. Çözünmüş madde alınımını arttırması
   b. Genlerin etkinleştirilmesi
   c. Hücre çeperi proteinlerinin asitleşmeye bağlı denatürasyonu
   d. Plazma zarındaki proton pompalarının aktivitesindeki artış
   e. Hücre çeperi gevşemesi

3. Charles Darwin,
   a. Oksinin fototropistik yanıttan sorumlu olduğunu
   b. Oksinin agara geçebildiğini
   c. Işığın oksini parçaladığını
   d. Işığın koleoptil uçları tarafından algılandığını
   e. Kırmızı ışığın, sürgünün fototropizamsında en etkili olduğunu bulmuştur.

4. Bir bitki şiddetli ısı stresine nasıl yanıt verir?
   a. evaporasyon ile soğuma sağlamak için yapraklarının yönelimini değiştirerek
   b. havalandırma için hava tüpleri oluşturarak
   c. sistemik olarak kazanılmış bir direnç oluşturarak
   d. hücre zarlarının akışkanlığını azaltacak şekilde, doymamış yağ asitlerinin oranını arttırarak
   e. bitkideki prtoeinlerin denatüre olmasını engelleyen ısı şoku proteinlerini üreterek

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Aşağıdaki ışıklandırmalardan hangisine maruz bırakılan bir uzun gün bitkisinde çiçeklenme ile ilgili sinyal molekülü zamanından önce serbest bırakılabilir?
   a. geceleri uzak-kırmızı ışık
   b. geceleri kırmızı ışık
   c. geceleri uzak kırmızı ışıktan sonra kırmızı ışık
   d. gündüzleri uzak- kırmızı ışık
   e. gündüzleri kırmızı ışık

6. Eğer bir uzun gün bitkisinin kritik gece uzunluğu 9 saat ise, aşağıdaki 24 saatlik döngülerden hangisi çiçeklenmeyi önler?
   a. 16 saat aydınlık/8 saat karanlık
   b. 14 saat aydınlık/ 10 saat karanlık
   c. 15.5 saat aydınlık/8.5 saat karanlık
   d. 4 saat aydınlık/ 8 saat karanlık/ 4 saat aydınlık/ 8 saat karanlık
   e. 8 saat aydınlık/8 saat karanlık/ışık flaşı/8 saat karanlık

7. Yerçekimine normal yanıt veren, fakat plastidlerinde nişasta depolamayan bir bezelye mutantı, gravitropizmada, aşağıdakilerden hangisinin rolünün yeniden değerlendirilmesini gerektirir?
   a. Oksin
   b. Kalsiyum
   c. Statolit
   d. Işık
   e. Farklı büyüme

8. Aşağıdaki mutant tiplerinden hangisinin daha çalımsı bir fenotip oluşturması beklenir?
   a. Aşırı oksin üreten
   b. Aşırı strigalakton üreten
   c. Aşırı sitokinin üreten
   d. Aşırı giberellin üreten
   e. Yetersiz strigalakton üreten

9. **ÇİZİNİZ** Dik büyüyen veya üçlü yanıt veren bir fide çizerek, her bir duruma verilen yanıtı gösteriniz.

	Kontrol	Etilen ilave edilmiş	Etilen biyosentezi engelleyicisi
Yabani tip			
Etilene duyarsız (*ein*)			
Aşırı etilen üreten (*eto*)			
Yapısal üçlü yanıt veren (*ctr*)			

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Genel bir kural olarak, büyük tohumlu bitkilerle karşılaştırıldığında, küçük tohumlu bitkilerde ışığa duyarlı çimlenme daha yaygındır.

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Bir bitki biyoloğu, tropik bir çalı, tırtılların saldırısına uğradıktan sonra, tuhaf bir şey gözlemiştir. Bir tırtıl yaprağı yedikten sonra, bitişikteki yapraklara geçecek ve belli bir uzaklıktaki yaprağa saldıracaktır. Bir yaprağın basit bir biçimde uzaklaştırılması, tırtılların yakındaki yaprakları yemelerini önleyememiştir. Biyologlar, böceğin zarar verdiği bir yaprağın yakındaki yapraklara bir sinyal gönderdiklerinden kuşkulanmıştır. Araştırıcılar bu hipotezi en iyi şekilde nasıl araştırabilirler?

12. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Bitkilerin kontrol sistemleri hakkındaki bilgilerimizin tarıma veya bahçe bitkileri yetiştiriciliğinde nasıl uygulandığını açıklayınız.

13. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Çevresel İlişkiler Kısa bir makale(100-150 kelimelik) yazarak, ışığın daha fazla tutulması için, sürgün büyümesinin değişime uğratılmasında fitokromun rolünü özetleyiniz.

İlgili yanıtlar için, bakınız Ek A.

ÜNİTE

Hayvan Yapı ve İşlevi

Baldomero M. Olivera

Ile bir söyleşi

Filipinlerde büyüyen Baldomero (Toto) Olivera, bir hobi olarak zehirli koni salyangozlarının kabuklarını topluyordu. Bugün kendisi, memeli sinir sisteminin etkinliğini araştırmak ve değiştirmek için koni salyangozu toksinlerinin kullanılması konusunda ileri gelen uzmanlardan biridir. Filipinler Üniversitesi'ni seçkin öğrenci unvanıyla bitirdikten sonra, Kaliforniya Teknoloji Enstitüsü'nde (Cal-tech) Kimya dalında doktora yaptı. Dr. Olivera, 1970 yılında halen Seçkin Biyoloji Profesörü olarak görev yaptığı Utah Üniversitesi'ne girdi. 2009 yılında, A.B.D Ulusal Bilimler Akademisi'nin ilk Filipinli üyesi oldu.



Bilime ilginiz ne zaman başladı?

Orta okuldayken biyoloji ve kimya derslerini veren müthiş bir hocam vardı. Üniversiteyi bitirdikten sonra, lisansüstü çalışmam için beni cesaretlendirdi. Önüme Caltech ile ilgili bir makale koydu ve oraya başvurmamı söyledi. Şanslıydım ki, beni kabul ettiler.

Caltech'e gittiğimde, lisans düzeyinde almış olduğum beş dersin üzerine daha da fazla ders alacağımı tahmin ediyordum. Nitekim ilk yarıyılda yedi ders almaktaydım. Bunlardan biri Caltech'deki tek İstatistiksel Mekanik dersiydi ve sadece benim gibi kimyagerler değil, fizikçiler de alıyorlardı. İlk gün, Profesör Norman Davidson, klasik mekaniği tümüyle özetledi ki ben o dersi almamıştım. İkinci gün ise, kuantum mekaniğini özetledi. Dördüncü dersten sonra yanına gittim ve dedim ki: "Biliyor musunuz Profesör, söylediklerinizin bir kelimesini bile anlamadım." O da dedi ki, "Sorun etme, derse devam et yeter." Ben de ettim ve kendimi laboratuvarında DNA üzerine doktora yaparken buldum.

Daha sonra Stanford'a gittim ve doktora sonrasında da DNA çalışmayı sürdürdüm. Bir süre Filipinlerde fakültede çalıştım ama en az bir yıl malzeme eksikliğinden laboratuvar çalışması yapamayacağımdan, hemen çalışmaya başlayabileceğim bir proje aramaya koyuldum. Bir zamanlar hobi olarak, koni salyangozu olarak adlandırılan ve insan öldürebilecek düzeyde zehirli deniz kabuklularıyla ilgilenmiş olduğumdan, bu zehri saflaştırma çalışmalarına başladık.

Koni salyangozları neden zehir üretiyor?

Yale'de bir doktora öğrencisi, Alan Kohn, bu konuyla 1956 da ilgilenmeye başlayıncaya değin, bu konu hakkında fazla bir şey bilinmiyordu. Alan Kohn, akvaryumundaki koni salyangozunun balık avladığını keşfetti. (Kohn daha sonra, koni salyangozlarının ekolojisi ve taksonomisi üzerinde ileri gelen uzmanlardan biri oldu.) Şimdi biliyoruz ki, 500-700 tür koni salyangozunun 100 kadar türü balık avlamaktadır. Buna yakın bir miktar da diğer yumuşakçaları, diğerleri de deniz solucanlarını avlamaktadır.

Bir koni salyangozu avlanırken, önce koku ve tat almaya özelleşmiş kimyasal algılayıcılarıyla balığın kokusunu alır. Deniz ortamında koni salyangozunun kimyasal algılayıcıları hayret uyandırıcıdır. Örneğin, büyük akvaryumlardaki balık avlayan koni salyangozları, içeri bir balık atıldığı anda tepki verirler. Sifonlarını ileri geri oynatarak, balığın yerini saptarlar. Sifon balığa deydiği anda, ağız kısmından zıpkın benzeri bir diş dışarı fırlatılarak, balığa saplanır. Zehir, zıpkının içinden balığa akıtılır. Üzeri tırtıklı yapıdaki zıpkın, aynı zamanda bir şırıngadır. Zehir, balığı kısa sürede hareketsiz bırakır ve salyangoz avını yer.

Koni salyangozunu avlayan başka hayvanlar da vardır ki bu da koni şeklinde olmalarını açıklar. Avcıların başında yengeçler gelir. Bir yengeç olsanız, salyangozun kabuğunu sıkıştırarak kırmak istersiniz. Ama eğer salyangoz koni şeklindeyse, kıskaçlar kayarak kırmayı zorlaştırır. Yani, koni şekli koruyucu bir adaptasyondur. Ancak, koninin incelen ucu, avı içeri almak için çok dar olduğundan, balık avlayanlar daha çok silindiriktir.

Koni salyangozunun zehrini araştırarak ne öğrenmeyi amaçladınız ?

Biz zehirlerin yararlı olabileceğini biliyorduk, örneğin, balon balığı, -Japoncada *fugu*- ve kobra benzeri bir yılanın (krait) zehirleri, sinir sistemindeki iyon kanallarını çalışmada kullanılmışlardır. İyon kanalları, nöronların üzerinde bulunur ve hücreye iyonların giriş çıkışını sağlarlar. Bu iyon hareketi, bir nörondan diğerine elektrik uyarılarını başlatır ve kontrol eder. bu iyon hareketini engelleyen zehirler, avın sinirsel iletimini tamamen durdurur – bu yüzden de ölümcüldürler.

Zehirdeki toksinler çok özgüldürler. Balon balığının toksini, sodyum iyonu kanalını hedefler. krait yılanının toksini de, nikotinik algılayıcı denilen başka bir tip sodyum kanalını etkiler. Bu toksinleri laboratuvarda, belirli tipteki iyon kanallarının işlevini durdurmak için kullanarak, sinir siteminin normalde nasıl çalıştığını önemli ölçüde anlayabiliriz.

Koni salyangozunun toksinlerini nasıl çalıştınız ?

Filipinlerde insanlar, deniz salyangozlarını yerler ve kabuklar da artık maddedir. Ben kabuk topladığımdan, onları satan insanları tanıyordum ve onlardan canlı salyangozlar istiyordum.

Koni salyangozlarıyla çalıştığınızda, doğal olarak sokulmak istemezsiniz. Salyangozları hareketsizleştirmek için buzun üzerine koyuyorduk. Daha sonra zehir kanalını keserek ortaya çıkarıyor ve basınçla zehri sağıyorduk. İkinci aşama, zehrin etkinliğini ölçmekti. Tıp literatürüne göre, sokulan insanlar, diyaframları felç olduğundan ölmekteydiler. Biz de felci test ettik. Farelere, *Conus geographus* türünün toksinini farklı oranlarda enjekte ettik ve hızla tel kafes üzerine ters olarak yerleştirdik. Normalde fareler bu şekilde asılı olarak uzun süre kalabilirler ama felç oluşunca aşağı düşerler. Bizim yaptığımız, düşünceye kadar geçen zamanı ölçmekti. Toksin miktarı değiştikçe, düşme zamanı da değişiyordu.

Bu düşme zamanını kullanarak, *Conus geographus* zehrinin iki ayrı bileşenini kullanarak, etkin bir peptid saflaştırdık. Bu peptidlerden biri sadece 13 amino asit, diğeri ise 22 amino asit içeriyordu. 13 amino asitli peptidin, yaklaşık 80 amino asit içeren krait toksininin bağlandığı iyon kanalına aynen bağlanabildiğini gözledik. Aynı etkinliğe sahip ama çok daha küçük bir toksinin salyangozlarda evrimleşmiş olması hayret vericiydi.

Koni salyangozu çalışmalarınızdaki büyük buluş nasıl oldu ?
Burada Utah'da, tam zamanlı fakülte elemanı olarak çalışmaya başladığımda desteklerimiz sadece DNA çalışmaları içindi. Beraber çalıştığımız mezun öğrenciler hep DNA ile çalışıyorlardı. Biz de koni salyangozu projesinde çalışacak öğrenciler bulduk, bu da çok şanslı bu atılımımıza neden oldu. Öğrencilerden Craig Clark, " Siz farenin vücut boşluklarına enjeksiyon yapıyorsunuz. Bence doğrudan merkezi sinir sitemine yapmalıyız. " dedi. Bu tümüyle kendi fikriydi. Ben bunun fareyi öldüreceğini düşünmüştüm.

O dönemde, zehri her biri farklı peptid içeren bileşenlerine ayırmak için yeni teknikler kullanıyorduk. Düşme zamanı testimize göre, çoğu bileşen etkisizdi. Ama, Craig merkezi sinir sistemine bileşenleri enjekte etmeye başlayınca, sonuçlar hayret uyandırıcıydı. Hemen hemen her bileşen, farelerin davranışlarını bir şekilde değiştiriyordu ve çoğunun etkisi hakikaten garipti. Bazı bileşenler, farelerin kendileri etrafında daireler çizmelerine, bazıları kaşınmalarına, diğerleri de arka ayakları üzerine kalkıp, ön ayakları ile boks yapma hareketleri göstermelerine neden oluyordu. Hele bir bileşen, yetişkin olmayan küçük farelerin uyku konumuna geçmelerini sağlıyordu. Craig, bu etkiyi gösteren peptidi saflaştırdı ve ona "uykucu peptid" adını verdi. Üniversite araştırmalarının çok yaratıcı olmasının, öğrencilerin profesörlerinin değil, kendi istediklerini yapmasından kaynaklandığını düşünüyorum.

Bundan böyle, öğrencileri hangi etkin bileşenle çalışmak istiyorlarsa onunla çalışmak için özgür bıraktık. Görevleri, bizim daha sonra sentezleyip, daha ileri çalışmalarda kullanacağımız peptidleri saflaştırmaktı.

Koni salyangozlarında bu denli çeşitli toksin neden ve nasıl evrimleşti ?
Benim tahminim, eğer canlı kalabilmeniz diğer hayvanın davranışlarını etkilemeye bağlıysa ve bunu sadece kimyasal yolla yapabiliyorsanız, bunun evrimsel açıdan çok karmaşık olması gerekir. Koni salyangozlarda evrimleşen adaptasyonlar özünde, şu anda modern tıpta keşfettiklerimizle uyumludur. Kanseri ya da AIDS hastalığını etkin bir şekilde tedavi edebilmek için tek bir ilaç kullanamazsınız; birleşik ilaç tedavisi uygulamanız gereklidir. Koni salyangozlarının zehirlerindeki evrimin aynı ilke ile hareket ettiğini düşünüyorum.

Koni salyangozu toksinleri için üstün genli bazı familyalar var ve bunlar çok hızlı evrime uğramaktalar. Omurgalılardaki adaptif bağışıklık sitemiyle paralellik gösteren, korumalı ve çok değişken genlere sahipler. Korunan bölgelerin çoğu kesilip atılmış. Yani, bir koni salyangoz peptidi, bir antikoru çok özgül kılan çok değişken bölümle eşdeğerdir diyebilirsiniz.

"Koni salyangozlarda evrimleşen adaptasyonlar özünde, şu anda modern tıpta keşfettiklerimizle uyumludur".

Salyangozlarla olan çalışmalarınız tıbbi açıdan önemli bir buluşa nasıl yol açtı ?
Craig, toksinlerin etkilerini farelerin merkezi sinir sistemine enjekte ederek çalışabileceğimizi bulduktan sonra, bir lise öğrencisi olan Michael McIntosh'u laboratuvara aldı. Mike, *Conus magus* ile, yani sihirbazın konisi anlamına gelen başka bir salyangozla çalışmak istedi. En çarpıcı buluşlarından biri, farelerde titreme oluşturan bir peptitti.

Mike, "titretici peptidi" saflaştırdığında, belirli bir kalsiyum kanalını tıkadığını öğrendik. Balıklarda bu kalsiyum kanalları, sinirden kasa uyartıları taşıyan nörotransmiterlerin salgılanmasını kontrol eder. Titretici peptid bu kanalları tıkayınca, nörotransmiter salgılanamamakta ve balık felç olmaktadır. Memelilerde bu tip kalsiyum kanalları sadece acı döngüsünde yer almaktadır. Çok yüksek acı çektiğinizde, bu uyartılar omuriliğinizdeki bir sinir hücresine ulaşır ve o da bunu beyninize ulaştırır. Memelilerdeki acı uyartıları, balıklarda hareketi sağlayanlarla aynı tip kalsiyum kanallarını kullanırlar. Bu algılayıcı yeri ve işlevindeki farklılık, titretici peptidin balıkta felce neden olurken, memelilerde bu etkiyi yapmamasını açıklar.

Titretici peptid şimdi artık onaylanmış bir ilaçtır. Hastanın çok fazla ağrısı olduğunda, sinir bağlantı bölgesine bu peptid enjekte edildiğinde acı duyma engellenmektedir çünkü, kimyasal uyarı sinire ulaşamamaktadır. Doktorlar bu yolla ağrı gidermeyi özellikle morfin kullanımının alışkanlık yapabilmesi nedeniyle tercih etmektedirler. Cerrahi yöntemle yerleştirilmiş bir pompa, peptidi omuriliğin ilgili bölgesine pompalamaktadır.

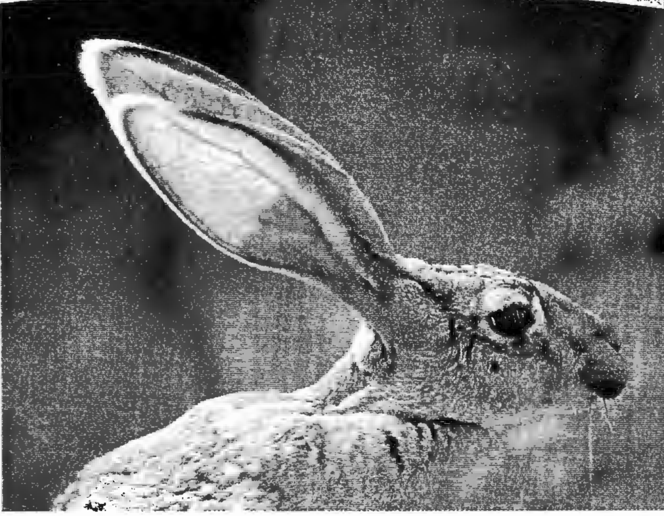
Koni salyangozu çalışmalarınızın başka hangi buluşlara yol açacağını ümit etmektesiniz?
Koni salyangozlarının 500-700 kadar türü var. Fakat, zehirli yumuşakçalar herhalde 12,000 türe sahipler. En büyük grup turridler. Sığ sularda bulunmayan turridler, koni salyangozlarının olmadığı 400 metre derinlikte yüzlerce türüyle yaşar. Birçoğu, birkaç milimetre boyundadır ve kimse biyolojileri hakkında bir bilgiye sahip değildir. Neyse ki, hobi olarak kabuklarını biriktirenler nedeniyle, Filipinlerde balıkçılar bunları toplarlar. Parçalanmış ince gözenekli eski ağlarını toplayıp bağlarlar ve denize 3-6 ay süreyle batırırlar. Bu ağ yumaklarını topladıklarında, içlerinde çoğu canlı birkaç bin deniz hayvanı bulunur. Sadece gastropodlardan, 40 ı zehirli olmak üzere 250 farklı tür ağda yer alabilir. Her zehrin 200 alt bileşeni vardır. Yani, bu çok geniş bir yeni dünyadır.

Biyoloji ya da tıpla ilgilenen öğrencilere tavsiyeleriniz nedir?
Bir kere olabildiğince güçlü bir temel bilimler bilgisi edinmeliler. Ben temel kimya ve biyoloji ile başladım ve doğal olarak araştırmalarımla birlikte bilgilerim de genişledi. Güçlü bir temel bilim eğitimiyle, en başta sorunu anlamasanız bile (kuantum mekaniği gibi) bilginin verdiği kendinize duyacağınız güvenle onun üstesinden gelebilirsiniz. İkinci nokta da, bilimin size çekici gelen yönünün ne olduğunu bilmelisiniz. Üçüncü olarak, bir şeyler öğrenmenin çok keyifli olduğunu aklınızda tutunuz.


Baldomero Olivera (ortada), Jane Reece ve Steve Wasserman (sağda) ile birlikte

40

Hayvan Yapı ve İşlevinin Temel İlkeleri



▲ **Şekil 40.1 Bu kır tavşanı aşırı ısınmadan kendisini nasıl koruyor?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

40.1 Organizasyonun her kademesinde hayvan yapı ve işlevi birbiriyle ilişkilidir
40.2 Birçok hayvanda geri bildirim, iç ortamın sürekliliğini kontrol eder
40.3 Sıcaklığın düzenlenmesi için homeostatik süreçler, yapı, işlev ve davranışı kapsar
40.4 Enerji gereksinimleri hayvanın boyutu, faaliyeti ve çevresiyle ilişkilidir

GENEL BAKIŞ

Farklı Yapılar, Ortak Sorunlar

Şekil 40.1'deki kır tavşanının (*Lepus alleni*) kulakları ince ve oldukça büyüktür. Bu, hayvana avcılarına karşı önemli bir korunma olan keskin bir işitme duyusu kazandırır. Kulaklar, tavşana aynı zamanda fazla sıcaklığı uzaklaştırmada da yardımcı olur. Kulaklardaki damar ağında akan kan, sıcaklığı havaya aktarır. Ancak, dışarıdaki hava tavşandan daha sıcaksa, kulaklardan geçen kan, sıcaklığı soğurarak vücudun aşırı ısınmasına yol açabilir. O zaman kır tavşanı, öğlen zamanı çöl sıcağında nasıl sağ kalabilmektedir? Buna yanıt verebilmek için hayvanın biyolojik yapısına, yani **anatomisine** daha yakından bakmamız gerekir.

Bir kır tavşanı yaşamı boyunca, ister hidra, ister şahin ya da insan olsun, diğer hayvanlar gibi aynı temel tehlikelerle yüz yüze gelir. Tüm hayvanlar oksijen ve besin almalı, enfeksiyonla savaşmalı ve yavru oluşturmalıdır. Bunları ve diğer temel gereksinimleri paylaştıklarına göre, türler neden yapı, karmaşıklık, organizasyon ve görünüş bakımından bu denli farklıdırlar? Yanıt adaptasyondur: Doğal seçilim, bir populasyondaki görece uyumluluğu sağlayan değişiklikleri destekler (bakınız Bölüm 23). Hayatta kalma becerileri, çevreye ve türe göre değişir; ancak sıklıkla yapı ve işlevde paralellik gösterir.

Yapı ve işlev bağlantılı olduğundan, anatomiyi incelemek, **fizyoloji** -biyolojik işlev- hakkında ipuçları verir. Kır tavşanı vakasında, araştırıcılar, hava sıcaklığının tavşanın vücut sıcaklığı olan 40°C'yi (104°F) aştığı zaman, hayvanın normalde iri ve pembe renkli olan kulaklarının solgunlaştığını kaydettiler. Bu renk değişimi, sıcak çevreye tepki olarak kulaklardaki kan damarlarının geçici olarak daralmasını yansıtmaktadır. Kulaklara sağlanan kanın azaltılmasıyla, kulaklar, vücudun geri kalan kısmını aşırı ısıtmaksızın ısıyı absorblayabilir. Hava soğuduğu zaman, kan akışı artmakta ve iri kulaklar yeniden aşırı ısıyı salmaya yardım etmektedir.

Bu bölüme, hayvan yapı ve işlevini, hayvan vücudundaki belirli kısımların işlevlerini koordine eden sistemleri ve hayvan vücudundaki organizasyon düzeylerini inceleyerek başlayacağız. Son olarak da, anatomi ve fizyolojinin, hayvanın çevresiyle olan ilişkileriyle ve enerji kullanımıyla nasıl bağlantılı olduğunu inceleyeceğiz.

KAVRAM **40.1**

Organizasyonun her kademesinde hayvan yapı ve işlevi birbiriyle ilişkilidir

Bir hayvanın büyüklüğü ve şekli, çevresiyle ilişkilerini etkileyen yapısının en önemli unsurlarıdır. Büyüklük ve şekil, "vücut planı" ya da "tasarısı" olarak ifade edilebilir; ancak bu, bilinçli bir süreci işaret etmez. Bir hayvanın vücut planı, milyonlarca yıllık bir evrimin ürünü olan genom tarafından programlanmış bir gelişim tarzının sonucudur.

EVRİM Evrim süreci boyunca birçok vücut planı ortaya çıkmış, ancak bu farklılıklar belli sınırlar içinde kalmıştır. Fizik kurallarının yönettiği dayanıklılık, difüzyon, hareket ve ısı alışverişi, hayvan formlarının değişim aralığını sınırlar.

Fizik yasalarının evrimi nasıl kısıtladığına bir örnek olarak, hızlı yüzebilen hayvanların olası şekillerinin suyun bazı özelliklerince nasıl sınırlandırıldığını inceleyelim. Su, havadan yaklaşık bin kez daha yoğun ve çok daha az akışkandır. Bu nedenle, hayvanın vücut yüzeyindeki en küçük bir çıkıntı bile suyun akışını, bir koşucu ya da uçucuya oranla çok daha fazla engelleyecektir. Ton balığı ve diğer hızlı yüzen balıklar, 80 km/saat (50 mil/saat) hıza erişebilmektedir. Köpekbalıkları, penguenler, yunuslar ve foklar da hızlı yüzücülerdendir. **Şekil 40.2**'deki örneklerde de görüldüğü gibi, bu hayvanlar akıcı (aerodinamik) vücut çizgilerine sahiptirler: yani, iki ucu daralan mekik şeklindedirler. Bu şeklin benzeri, hızlı omurgalılardaki konvergent evrime örnek oluşturur (bakınız Bölüm 22). Doğal seçme, sıklıkla, farklı organizmalar yüzmeye karşı direnci azaltmak gibi aynı çevresel sorunlarla karşılaştığında, benzer adaptasyonlarla sonuçlanır.

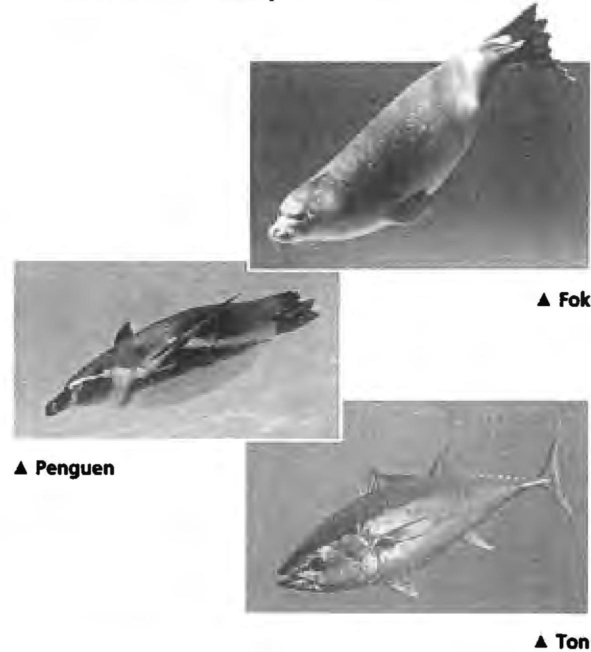
Fizik yasaları, maksimum vücut büyüklüğü ile ilgili olarak hayvanların vücut planlarını etkiler. Vücut boyutları arttıkça, yeterli desteği sağlamak için daha kalın iskelete gereksinim duyulmaktadır. Bu sınırlamalar, omurgalılardaki gibi iç iskeleti, böcekler ve diğer eklembacaklılardaki gibi dış iskeleti etkilemektedir. Buna ek olarak, vücut büyüklüğü arttıkça, hareket için gereken kasların, toplam vücut kütlesindeki oranının da artması gerekmektedir. Bir noktada, hareket sınırlanacaktır. Araştırıcılar, bacak kaslarının vücut kütlesine oranına bakarak, çok farklı vücut formlarının hangi hızla koşabileceklerini tahmin edebilmektedirler. Bu tarz hesaplamalar, 6 m den daha uzun boya sahip olan dinozor *Tyrannosaurus rex*'in 30 km/saat (19 mil/saat) hızla koşabileceğini ortaya koymaktadır; bu hız, insanların koşabileceği yaklaşık en yüksek hızdır.

Çevreyle Alışveriş

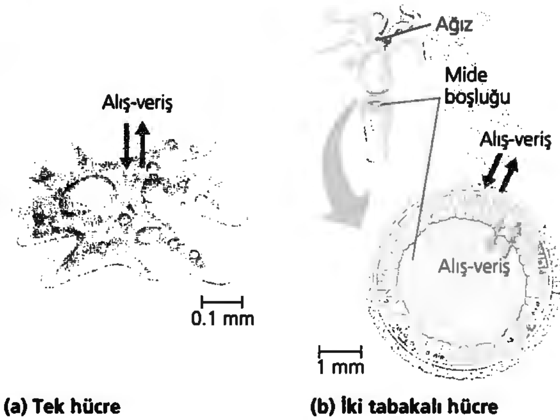
Hayvanlar, çevreleriyle madde alışverişinde bulunmak zorundadırlar ve bu gereksinim, vücut planlarında sınırlamalara yol açar (tüm çok hücreli canlılarda olduğu gibi). Alışveriş, sıvıda çözünmüş maddelerin her hücrenin plazma zarından geçişi ile gerçekleşir. Besleyicilerin, artık maddelerin ve gazların geçiş oranları zar yüzey alanıyla orantılı olup, yaşamı desteklemek için alıp verilecek maddelerin oranı ise hücre hacmiyle orantılıdır.

Alışveriş fırsatı, bir organizmanın vücudundaki hücre sayısına bağlıdır. **Şekil 40.3a**'daki tek hücreli amibin, çevresiyle gereken alışverişi yapabilmesine olanak sağlayacak ölçüde yüzey alanı vardır. Bunun aksine, bir hayvanda her biri kendi plazma zarı aracılığıyla madde alışverişi yapmak zorunda olan birçok hücre bulunmaktadır. Bu nedenle, çok hücreli bir organizasyonun ister hayvanın içinde ister dışında olsun, çalışabilmesi için her hücrenin sıvı ortamla temas halinde olması gerekmektedir.

Basit iç organizasyona sahip hayvanların vücut planları, hemen her hücrenin dış ortamla temas halinde olmasını sağlar. Örneğin, bir su birikintisindeki hidranın torba benzeri vücudu sadece iki hücre kalınlığında bir vücut duvarıyla çevrilidir (**Şekil 40.3b**). Gastrovasküler boşluğunun dışarıya açılması nedeniyle, hem içteki hem de dıştaki hücre tabakaları suyla sürekli karşı karşıyadır. Dış ortamla teması artıran



▲ **Şekil 40.2 Hızlı yüzücülerde konvergent evrim.**



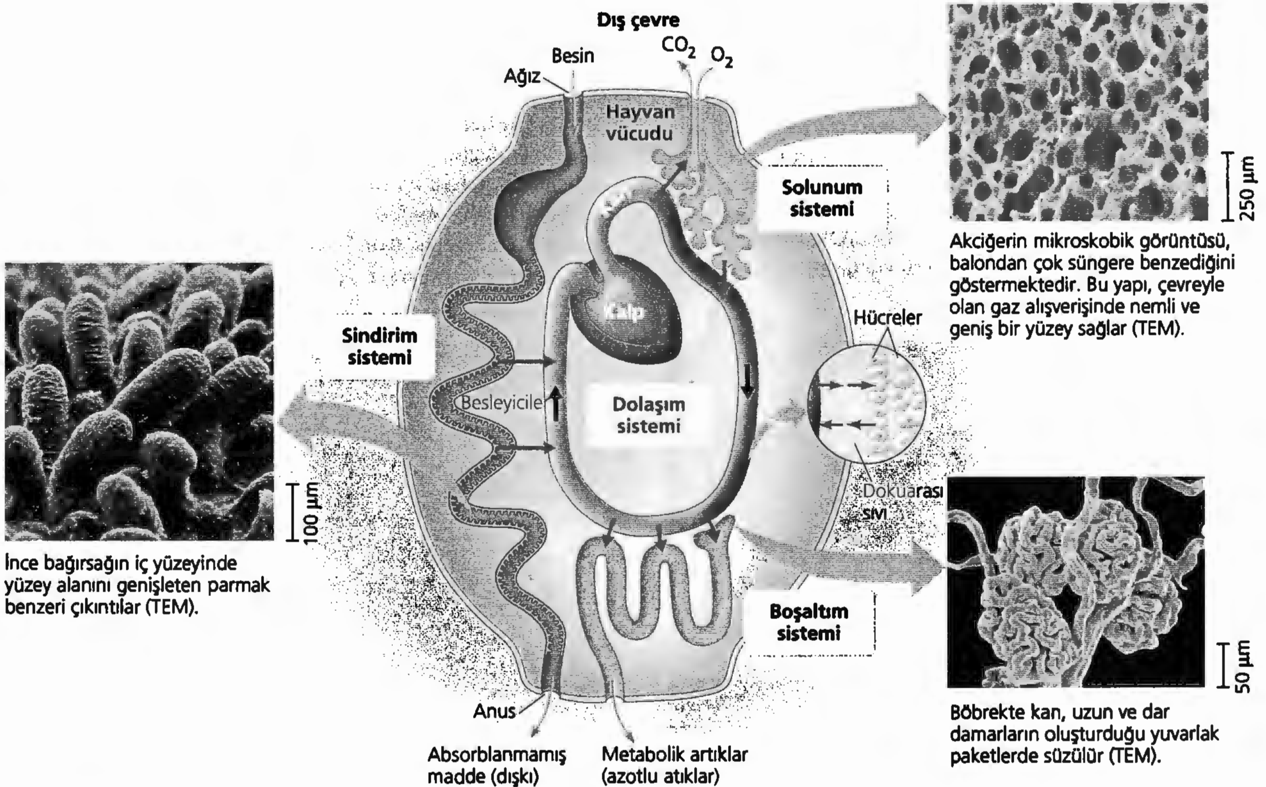
▲ **Şekil 40.3 Çevre ile temas. (a)** Amip gibi tek hücreli bir organizmada, tüm yüzey alanı dış ortamla temastadır. **(b)** Tüm hayvanların çok hücreli olmalarına karşın, bazılarının tüm ya da tüme yakın hücreleri dış ortamla temas edebilen basit yapıları vardır. Örneğin, bir hidrada vücut, iki hücre tabakasından oluşmuştur. Sıvı, hidranın ağzında içeri ve dışarı hareket ettikçe her hücre dış ortamla doğrudan madde alışverişinde bulunabilir.

diğer bir vücut şekli de yassı olandır. Örneğin, boyu birkaç metreye ulaşabilen şerit parazit solucanı ele alacak olursak (bakınız Şekil 33.12), bu şekil, hücrelerin çoğunun onun özel ortamı olan, omurgalı konakçısının besince zengin bağırsak sıvıları ile doğrudan temasta olmasını sağlar.

Çoğu hayvan vücudu, bir hidra ya da şerit solucanınkinden çok daha karmaşık iç organizasyonlu, sıkı paketlenmiş hücre kümelerinden oluşmuştur. Böyle bir vücut yapısında hücre sayısını artırmak, dış yüzey alanının toplam vücut hacmine oranını artıracaktır. Daha uç bir örnek de, bir balinanın dış yüzeyinin toplam hacmine oranının, bir supiresininkine (*Daphnia*) göre yüz binlerce kez daha az olmasıdır. Bununla birlikte, balinanın her bir hücresinin, oksijen, besin maddeleri ve diğer kaynaklarla temas halinde olması gereklidir. Bu nasıl başarılabilmektedir?

Balinalarda ve diğer çoğu hayvanda, dış çevreyle teması yeterli kılan evrimsel adaptasyonlar, aşırı kıvrılmış ya da dallanmış özel yüzeylerdir (**Şekil 40.4**). Hemen her durumda bu alışveriş yüzeyleri, onların hassas dokularını aşınmadan ve su kaybından korumak amacıyla ve vücut akışkanlığını bozmamak için vücudun iç kısmında yer almıştır. İnsanda, sindirim, solunum ve dolaşım sistemlerinin her birinin yüzey alanı, derininkinden 25 kat daha fazladır.

Vücut içi sıvılar, alışveriş yüzeyleri ile vücut hücrelerinin bağlantısını sağlar. Çoğu hayvanda hücrelerin arasını dolduran sıvıya **interstitial sıvı** (hücrelerarası sıvı) (Latincede "arasında yer alan" demek) denir. Karmaşık vücut planları, aynı zamanda kan gibi dolaşım sıvılarını da içerir. Hücrelerarası sıvıyla dolaşım sıvısı arasındaki alışveriş, tüm vücut hücrelerinin besin maddelerinden yararlanmasını ve atık maddelerin uzaklaştırmasını sağlar (bakınız Şekil 40.4).



▲ **Şekil 40.4 Karmaşık yapılı hayvanların iç değişim yüzeyleri.** Bu çizim, bir hayvanın vücuduyla çevresi arasındaki kimyasal alışverişi özetlemektedir. Çoğu hayvanın çevresiyle kimyasal madde değişimi için özelleşmiş yüzeyleri vardır. Bu yüzeyler, genellikle iç tarafta bulunur; ancak, vücut yüzeyindeki bazı açıklıklar (örneğin, ağız) aracılığıyla dış ortama bağlantılıdır. Değişim yüzeyleri ince dallanmalar ya da katlanmalar göstererek, yüzey alanını çok genişletirler. Sindirim, solunum ve boşaltım sistemlerinin bu tip yüzeyleri vardır. Dolaşım sistemi, tüm vücutta bu yüzeylerden geçen kimyasalları taşır.

? *Sindirim sistemindeki gibi, hem içeride hem de dışarıda alışveriş yüzeyleri içermenin amacı nedir?*

Çevreyle madde alışverişinin zorluklarına karşın, karmaşık vücut yapılarının basit olanlara göre belirgin avantajları da vardır. Örneğin, dış iskelet predatörlere karşı koruma sağlar ve duyu organları hayvanın dış ortamı hakkında ayrıntılı bilgi elde eder. İç sindirim organları, depo enerjinin kontrollü salınışını sağlayacak şekilde besini aşamalar halinde parçalar. Buna ek olarak, özelleşmiş süzme sistemleri, hücrelerle temasta bulunan iç sıvıların bileşimini düzenler. Bu yolla, değişken bir çevrede yaşayan hayvan, değişmeyen bir iç ortama sahip olur. Karmaşık bir vücut planı, çok değişken olabilen bir dış ortamın olduğu karasal ortamda yaşayan hayvanlar için özellikle avantajdır.

Vücut Yapı Palanlarının Hiyerarşik Organizasyonu

Hücreler, beliren özellikleri sayesinde işlevsel hayvan vücudunu oluşturur. Bölüm 1'den hatırlanacağı gibi, yapısal ve işlevsel organizasyonun birbirini izleyen düzeyleri vasıtasıyla yeni özellikler ortaya çıkar. Aynı görünüşe ve işleve sahip hücre grupları, **dokular** şeklinde organize olur. Farklı tipteki dokular, **organ** adı verilen işlevsel birimler halinde daha da organize olurlar. (Süngerler gibi en basit hayvanlar, organlardan hatta gerçek dokulardan yoksundur). Birlikte çalışan organ grupları, daha da ileri bir organizasyon ve işbirliği basamağı olan, **organ sistemini** (**Tablo 40.1**) oluşturur. Böylece örneğin deri, vücut örtüsü sisteminin bir organı olarak enfeksiyonlara karşı koruma ve vücut sıcaklığını düzenleme görevi yapar.

Çoğu organ, farklı fizyolojik rolleri olan dokular içerir. Bazı durumlarda roller o denli farklıdır ki, biz o organın birden fazla organ sistemine ait olduğunu düşünürüz. Örneğin pankreas, sindirim sistemi için önemli olan enzimleri üretirken, aynı zamanda endokrin sistemin önemli bir parçası olarak kan şeker düzeyini ayarlar.

Vücudun organizasyonunun "alttan yukarıya doğru" (hücrelerden organ sistemlerine) incelenmesi yeni özelliklerin belirdiğini ortaya koyarken, hiyerarşinin "tepeden aşağıya doğru" incelenmesi çok tabakalı özelleşmenin olduğunu ortaya çıkarmaktadır. İnsan sindirim sistemini göz önüne alacak olursak: ağız, farinks, yemek borusu, mide, ince ve kalın bağırsaklar, yardımcı organlar ve anüs. Her organın sindirimde özel bir rolü vardır. Örneğin midenin bir işlevi, proteinlerin parçalanmasını başlatmaktır. Bu işlem, mide kaslarının sayesinde karıştırıcı hareketlerin yapılmasını, aynı zamanda da sindirim sıvılarının salgılanması gerektirir. Ancak, sindirin sıvılarının salgılanması çok özelleşmiş hücrelerle gerçekleşebilir: Biri protein parçalayan enzim salgılar, ikincisi konsantre hidroklorik asit üretir ve üçüncüsü de mide duvarını koruyan mukusu salgılar.

Hayvanların özelleşmiş ve karmaşık organ sistemleri sınırlı tipte hücre ve dokulardan oluşur. Örneğin, akciğerlerin ve kan damarlarının farklı işlevleri vardır; ancak aynı temel yapıya ve özelliğe sahip dokularla kaplıdırlar.

Dört tip temel hayvan dokusu bulunur: epitel, bağ, kas ve sinir. Sonraki üç sayfada, **Şekil 40.5**'de her tipin yapı ve işlevi incelenmiştir. Daha ilerideki bölümlerde, burada tanımlanan dokuların her organ sistemine nasıl katkıda bulunduğu tartışılacaktır.

Tablo 40.1 Memelilerde Organ Sistemleri

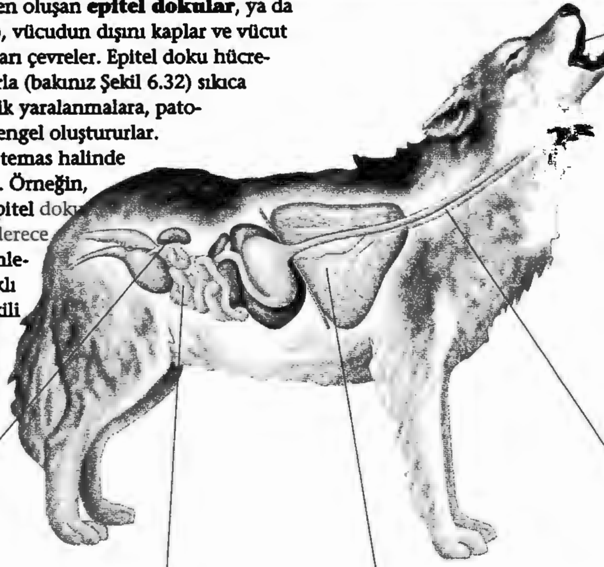
Organ Sistemi	Ana Elemanlar	Temel İşlevler
Sindirim	Ağız, farinks, özofagus, mide, bağırsaklar, karaciğer, pankreas, anüs	Besini işleme (yeme, sindirim, emilim, atıkları dışarıya atma)
Dolaşım	Kalp, kan damarları, kan	Maddelerin vücut içerisinde dağıtılması
Solunum	Akciğerler, nefes borusu, diğer solunum borucukları	Gaz alışverişi (oksijen alınımı; karbon dioksitin uzaklaştırılması)
Bağışıklık ve lenf	Kemik iliği, lenf düğümleri, timüs, dalak, lenf damarları, akyuvarlar	Vücut savunması (enfeksiyonla ya da kanserle savaş)
Boşaltım	Böbrekler, üreterler, idrar kesesi, üretra	Metabolik atıkların atılması; kanın ozmotik dengesini ayarlanması
Endokrin	Hipofiz, tiroit, pankreas, böbrek üstü bezi ve diğer hormon salgılayan bezler	Vücut aktivitelerinin koordinasyonu (sindirim ve metabolizma)
Üreme	Yumurtalıklar ya da testisler ve ilgili organlar	Üreme
Sinir	Beyin, omurilik, sinirler, duyu organları	Vücut etkinliklerinin koordinasyonu; uyarıları algılama ve onlara tepki verme
Vücut örtüsü	Deri ve deriden türeyen yapılar (saç, pençeler, deri bezleri gibi)	Mekanik yaralanmaya karşı koruma, enfeksiyon, dehidrasyon, termoregülasyon
İskelet	İskelet (kemikler, tendonlar, ligament, kıkırdak)	Vücut desteği, iç organların korunması, hareket
Kas	İskelet kasları	Yer değiştirme ve diğer hareketler

▼ Şekil 40.5

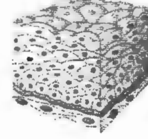
İnceleme Hayvan Dokularında Yapı ve İşlev

Epitel Doku

Tabakalar halinde hücrelerden oluşan **epitel dokular**, ya da **epithelia** (tekili, *epithelium*), vücudun dışını kaplar ve vücut içindeki boşlukları ve organları çevreler. Epitel doku hücreleri genellikle sıkı bağlantılarla (bakınız Şekil 6.32) sıkıca paketlendiklerinden, mekanik yaralanmalara, patojenlere ve sıvı kaybına karşı engel oluştururlar. Epitel doku, ayrıca, çevreyle temas halinde olan aktif yüzeyler oluşturur. Örneğin, burun boşluğunu döşeyen epitel doku koku alma duyusu için son derece önemlidir. Farklı hücre biçimlerinin ve düzenlenişlerin, farklı işlevlerle nasıl yakından ilişkili olduğuna dikkat ediniz.



Çok katlı yassı epitel



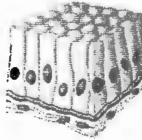
Çok katlı olup, kendini hızla yenileyebilir. Bazal lamina yakınında yeni hücreler bölünerek çoğalırlar (alttaki mikroskop görüntüsüne bakınız), yukarı çıkarak, yıpranmış hücrelerin yerini alırlar. Bu epitel en çok, sürtünmeyle aşınmaya açık olan dış deri, ağız, anus ve vajinada bulunur.

Kübik epitel



Salgı yapmak üzere özelleşmiş tavla zarı şeklindeki bu hücreler, böbrek tübüllerinin ve aralarında tiroit, tükürük bezleri de yer aldığı birçok bezin epitelini oluştururlar.

Basit silindirik epitel



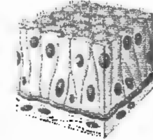
Basit silindirik epitelin tuğla şeklindeki iri hücreleri, çoğunlukla salgının ya da absorbsiyonun önemli olduğu yerlerde görülür. Örneğin, sindirim sıvıları salgılayan ve besinleri absorblayan bağırsak iç yüzeyi gibi.

Basit yassı epitel

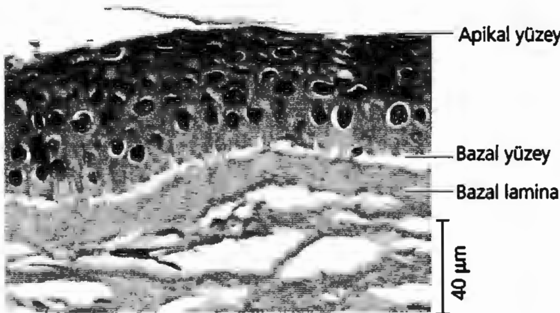


Yassı, tabak benzeri hücrelerin oluşturduğu bu epitel, difüzyon yoluyla madde alışverişi yapılan yerlerde bulunur. İnce ve sızdırma özelliği olan bu epitel, besinlerin ve gazların difüzyonunun gerçekleştiği kan damarlarını ve akciğer hava keselerini döşer.

Yalancı çok katlı silindirik epitel



Boyları farklılık gösteren tek sıralı hücrelerden oluşan bu epitel, çoğu omurgalıda solunum yollarının bazı bölgelerini döşeyen silli ve müköz zarları oluşturur. Hareketli siller, mukus tabakasını yüzey boyunca süpürür.



Epitelin polaritesi

Bütün epiteller kutuplaşmış olup, hepsinin iki farklı tarafı olduğu anlamındadır. *Apikal* yüzey, organın lümenine (boşluğa) ya da dışarıya bakar, bu nedenle sıvılara ya da havaya açıktır. Bu yüzeyi genelde özelleşmiş çıkıntılar kaplar. Örneğin, ince bağırsağı döşeyen epitelin apikal yüzünde besin absorbsiyonu için yüzey alanını genişletmekle görevli mikrovillus denilen çıkıntılar bulunur. Her epitelin zıt yüzeyi, *bazal* yüzeydir. Bazal yüzey, *bazal laminaya* bağlı olup, bu, epiteli alttaki dokudan ayıran yoğun bir hücre dışı matrikstir.

(Şekildeki tüm fotoğraflar IM'dur)

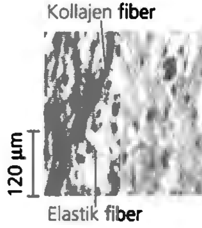
Bağ dokusu, hücre dışı matrikste seyrek hücre topluluklarından oluşmakta ve birçok doku ve organı bir arada tutmaktadır. Matriks genelde, sıvı, jelatinimsi ya da katı yapıda bir temele gömülmüş lif ağından oluşmuştur. Matriks içinde, lif proteinlerini salgılayan ve **fibroblast** adı verilen çok sayıda hücre bulunur. Ayrıca, fagositoz yoluyla yabancı parçacıkları ve hücre kalıntılarını yok eden **makrofajlar** da bulunur (bakınız Bölüm 6).

Bağ doku lifleri üç çeşittir: *Kollajen lifler*, kuvvet ve elastikiyet kazandırır, *ağsı* (*retiküler*) *lifler*, bağ dokusunu komşu dokulara bağlar, ve *elastik lifler*, dokuları elastik kılar. Elinizin üstündeki deriyi çimdikleyip kaldırırsanız, kollajen ve ağsı lifler derinin kemikten fazla uzaklaşmasına engel olurlarken, elastik lifler, bırakıldığında derinin eski haline gelmesini sağlarlar. Liflerin karışımı, aşağıda gösterilen temel bağ dokusu tiplerini oluşturur.



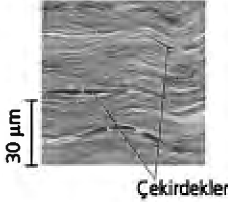
Gevşek bağ dokusu

Omurgalı vücudunda en yaygın olarak bulunan bağ dokusu olan *gevşek bağ dokusu*, epiteli altındaki dokulara bağlar ve organları yerlerinde tutar. Gevşek bağ dokusu adını her üç tipi de içeren liflerin gevşek örgüsünden alır. Deride ve tüm vücutta bulunur.



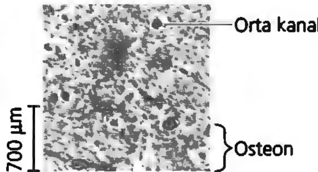
Fibröz bağ dokusu

Fibröz bağ dokusu, kollajen lifler bakımından zengindir. Kasları kemiklere bağlayan **tendonlarda** ve eklemlerde kemikleri birbirine bağlayan **ligamentlerde** bulunur.



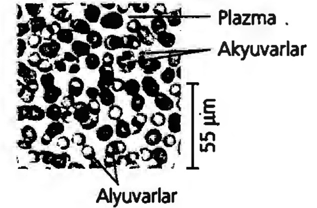
Kemik

Çoğu omurgalının iskeleti, mineralleşmiş bağ dokusu olan **kemikten** oluşur. *Osteoblast* olarak adlandırılan kemik yapan hücreler, kollajen matriks biriktirirler. Bu matriks içerisinde, kalsiyum, magnezyum ve fosfat iyonları da sert bir mineral halinde birleşirler. Memelilerdeki sert kemiğin mikroskobik yapısı, *osteon* denen tekrarlanan birimlerden oluşur. Her osteonun mineralize olmuş matriksi, kan damarları ve sinirleri içeren merkezi bir kanal etrafında iç içe geçmiş tabakalar şeklinde depolanmıştır.



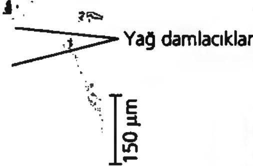
Kan

Kan, su, tuzlar ve çözünmüş proteinler içeren ve plazma adı verilen sıvı bir hücre dışı matrikse sahiptir. Plazmada asılı durumda, eritrositler (alyuvarlar), lökositler (akyuvarlar) ve platelet adı verilen hücre parçacıkları bulunur. Alyuvarlar oksijen taşırken, akyuvarlar savunmada, kan pulcukları ise kanın pıhtılaşmasında işlev görürler.



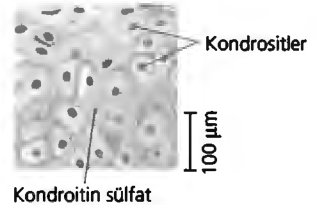
Yağ doku

Yağ doku, kendi matriksi içine yayılmış olarak bulunan yağ hücrelerinde yağ depolayan, özelleşmiş bir gevşek bağ dokusudur. Yağ doku, vücuda yastık görevi görerek ve yakıt olarak yağ molekülleri depolayarak aynı zamanda yalıtım da sağlar (bakınız Şekil 4.6). Her yağ hücresi, yağ depolandığında şişen, vücut yağı yakıt olarak kullandığında da küçülen büyük bir yağ damlası içerir.



Kıkırdak

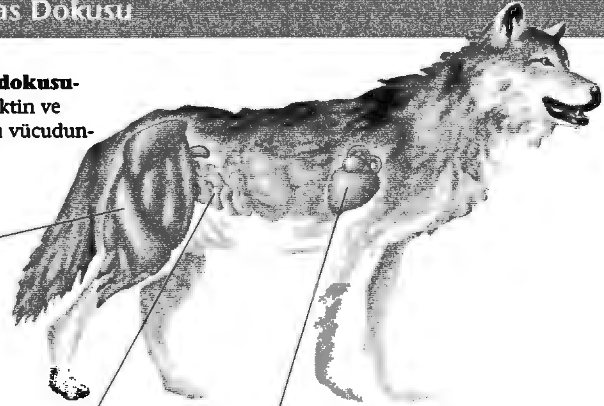
Kıkırdak, kondroitin sülfat adı verilen elastiki yapıda, protein-karbonhidrat karışımı bir yapı içine gömülü kollajen fiberler içerir. *Kondrosit* adı verilen hücreler, birlikte güçlü ve elastiki bir destek maddesi olan kıkırdağı yapan, kollajen ve kondroitin sülfat salgılarlar. Çoğu omurgalı embriyosunun iskeleti, olgunlaştıkça yerini kemiğe bırakan kıkırdak içerir. Kıkırdak, omurlar arasında yastık görevi yapan diskler gibi bazı bölgelerde varlığını sürdürür.



İnceleme Hayvan Dokularında Yapı ve İşlev

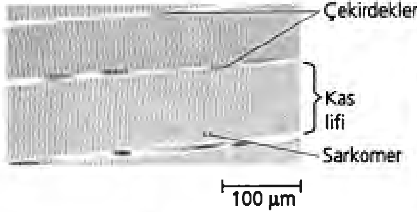
Kas Dokusu

Hemen her türlü vücut hareketinden sorumlu olan doku, **kas dokusudur**. Tüm kas hücreleri, beraberce kasın kasılmasını sağlayan aktin ve miyozin adlı proteinlere sahip filamentlerden oluşur. Omurgalı vücudunda üç tip kas dokusu bulunur: iskelet, düz ve kalp.



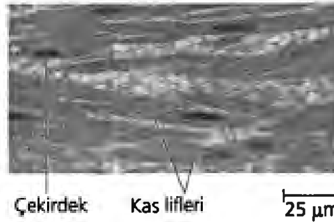
İskelet kası

Tendonlar aracılığıyla kemiklere bağlanan **iskelet kası**, ya da *çizgili kas*, istemli hareketlerden sorumludur. İskelet kası, kas lifleri denilen uzun hücre demetlerinden oluşur. İskelet kası lifleri gelişimleri sırasında, çok sayıda hücrenin kaynaşması sonucu, her hücrede ya da lifte çok sayıda çekirdeğin bulunduğu bir yapı kazanırlar. Lifler boyunca yerleşmiş, sarkomer adı verilen kasılma birimleri, hücrelere çizgili bir görünüm verir. Ergin memelilerde kas yapılması, kas liflerinin sayısında değil, büyüklüğünde artışın olmasıyla gerçekleşmektedir.



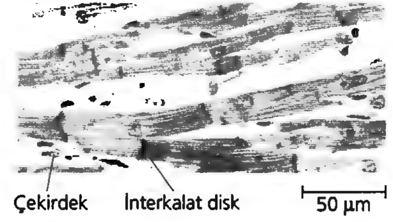
Düz kas

Çizgilenme göstermeyen düz kas, sindirim kanalı, idrar kesesi, arterlerin duvarında ve diğer iç organlarda yer alır. Hücreleri mekik şeklindedir. Düz kaslar, mide kasılmaları ve arterlerin daraltılması gibi istemsiz vücut hareketlerinden sorumludurlar.



Kalp kası

Kalp kası, kalbin kasılgan duvarını meydana getirir. İskelet kası gibi çizgili olup, aynı kasılma özelliklerine sahiptir. Ancak iskelet kasının aksine, kalp kası lifleri, kalbin eş zamanlı kasılması için sinyallerin hücreden hücreye geçişine yardımcı olan, interkalar diskler yoluyla birbirleriyle bağlantı kurmuşlardır.

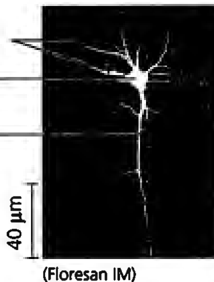


Sinir Dokusu

Sinir dokusu, bilginin alınması, işlenmesi ve iletilmesi işlevini yapar. Sinir dokusu, sinir impulslarını ileten **nöronları**, ya da sinir hücrelerini, destek görevi yapan **glia hücrelerini**, ya da basitçe **glia**ları içerir. Birçok hayvanda sinir hücrelerinin bir araya toplanması, bilgi işlenmesi işlevini gören beyni oluşturur.

Nöronlar

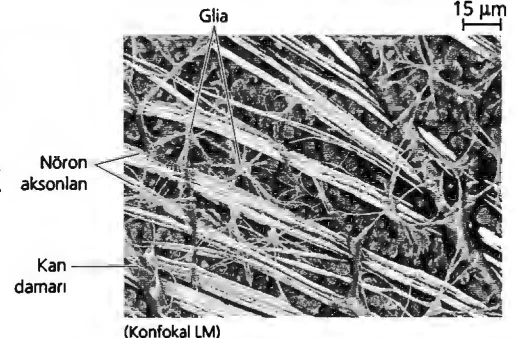
Nöronlar, sinir sisteminin temel birimleridir. Bir nöron, hücre gövdesiyle ve dendrit adı verilen çok sayıdaki uzantıları aracılığıyla diğer nöronlardan sinir impulslarını alır. Nöronlar impulsları, nöronlara, kaslara ya da diğer hücrelere akson adı verilen uzantılarıyla iletir; aksonlar çoğunlukla demetler şeklinde bir araya toplanarak sinirleri oluşturur.



(Floresan IM)

Glia

Değişik tiplerdeki glia hücreleri, nöronları beslemek, yalıtmak, yenilemek ve bazı durumlarda da nöronun işlevini ayarlamak gibi görevler üstlenirler.

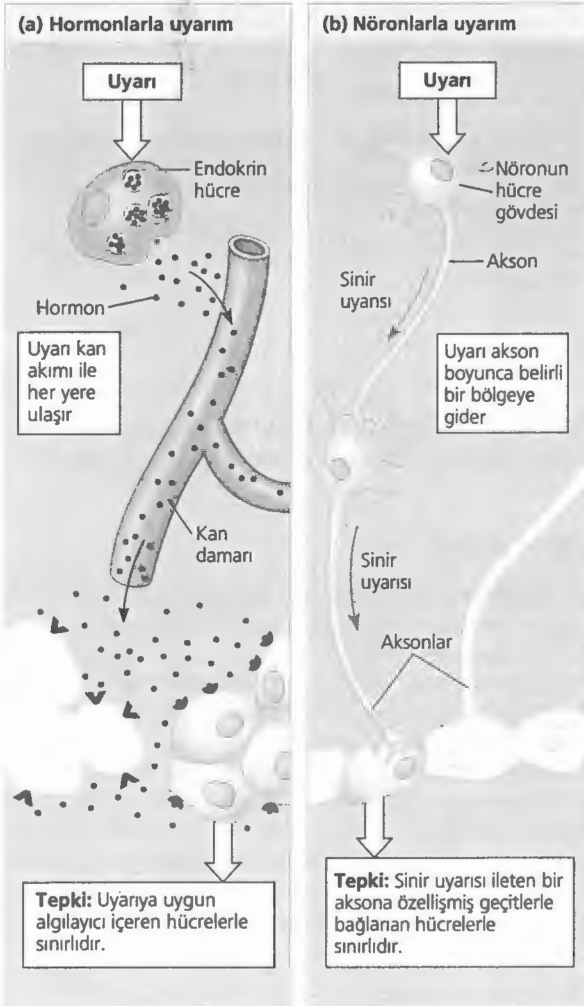


(Konfokal LM)

Koordinasyon ve Kontrol

Bir hayvanın dokuları, organları ve organ sistemlerinin birbiriyle uyum içinde çalışması gereklidir. Örneğin, Şekil 40.2'deki fok, derin dalışlarda kalp atım hızını yavaşlatır, akciğerlerini söndürür ve arka yüzgeçleriyle kendini ileri iterken vücut sıcaklığını düşürür. Bir hayvanın vücudu boyunca hareketlerini bu şekilde koordine etmesi, değişik vücut bölümlerinin arasında bir iletişimi gerektirir. Bunun için hangi sinyaller kullanılmaktadır? Bu sinyaller vücutta nasıl hareket etmektedir? Bu sorulara, uyarılara karşı verilen tepkileri koordine ve kontrol etmeden sorumlu iki ana sistemi vurgulamak suretiyle iki şekilde yanıt verilebilir (**Şekil 40.6**).

▼ Şekil 40.6 Endokrin ve sinir sistemlerinde uyarılma.



Endokrin sistemde, endokrin hücrelerince kana salgılanan sinyal molekülleri vücudun her noktasına ulaşır. Sinir sisteminde nöronlar, vücutta belli noktalar arasında sinir impulsları adı verilen sinyalleri taşırlar. Her iki sistemde de kullanılan yol, isterse sadece birkaç hücre uzaklığa olsun isterse tüm vücut boyunca olsun, aynıdır.

Endokrin sistem tarafından tüm vücuda yayılan sinyal moleküllerine **hormon** denir. Farklı hormonlar belirgin etkiler oluştururlar ve sadece belirli bir hormon için uygun algılayıcıları olan hücreler tepki verirler (**Şekil 40.6a**). O hormon için hangi hücrelerin reseptör taşıdığına göre, ya tek bir noktada, ya da tüm vücuda yayılmış bölgelerde etki gözlenir. Örneğin, tiroit uyarıcı hormon (TSH) için sadece tiroit bezi hücreleri reseptör taşır. Tiroit hücrelerine TSH bağlandığında bu hücreler, tiroit hormonunu salgılar; tiroit hormonu, hemen hemen her dokudaki hücreleri doğrudan etkileyerek oksijen tüketimini ve ısı üretimini artırır.

Hormonlar görece yavaş etkiye sahiptirler. TSH ve diğer hormonların kana salgılanmaları ve vücutta taşınmaları için çok saniyeler gerekir. Hormonların etkileri çoğunlukla uzun sürelidir; çünkü, kanda saniyeler, dakikalar hatta saatlerce kalırlar.

Sinir sisteminde, sinyaller tüm vücuda yayılmaz. Onun yerine, her sinir impulsu temel olarak akson adı verilen belirli iletişim yollarından geçerek, hedef hücrelere ulaşırlar (**Şekil 40.6b**). Sinir impulslarını dört tip hücre alabilir: diğer nöronlar, kas hücreleri, endokrin hücreler ve ekzokrin hücreler. Endokrin sistemin aksine, sinir sistemi bilgiyi belli bir *yoldan* iletir. Örneğin, bir insan farklı müzik notalarını her notanın frekansı kulakla beyin arasındaki farklı bir nöronu uyardığı için birbirinden ayırt edebilmektedir.

Sinir sisteminde iletişim, genelde birden fazla tipte sinyalin olmasını gerektirir. Sinir impulsları, aksonlar boyunca voltajdaki değişimler gibi bazen uzak mesafelere giderler. Ancak çoğunlukla, bir nörondan diğerine bilgi aktarımı çok kısa mesafeli kimyasal sinyallerdir. Genelde, iletim son derece hızlıdır; sinir impulslarının hedefe ulaşması saliseler içerisinde olur ve yine saliseler içerisinde sonlanır.

Vücudun iki ana iletişim sistemi, sinyal tipi, iletim, hız ve süre bakımından farklılık gösterdiğinden, farklı işlevlere uyum sağlamışlardır. Endokrin sistem, büyüme ve gelişme, üreme, metabolik süreçler ve sindirim gibi yavaş değişimleri koordine etmeye iyi uyum sağlamıştır. Sinir sistemi ise, özellikle hızlı hareket ve davranış gibi çevreye verilecek ani ve hızlı tepkileri yönetmeye uygundur.

Endokrin ve sinir sistemlerinin işlevleri birbirinden ayrı olmasına karşın, bu iki sistem sıklıkla yakın işbirliği içinde çalışır. Her ikisi de bir sonraki konumuz olan iç ortamı dengede tutmaya katkıda bulunur.

KAVRAM KONTROLÜ 40.1

1. Tüm epitel tipleri tarafından paylaşılan özellikler nelerdir?
2. Soğuk havalarda kır tavşanları bazen kulaklarını vücutlarına yapıştırırlar. Yaşamı sürdürmek açısından bu duruşun avantaj ve dezavantajları nelerdir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir uçurumun kenarında dururken ayağınızın kaydığını ve düşmemek için dengenizi zor koruduğunuzu varsayınız. Genişleyen damarlarınız aracılığıyla kaslarınıza kan akışının artması sonucu kalbiniz hızlanırken, kanınızdaki glukoz düzeyinin fırlaması sonucu da bir enerji patlaması hissedersiniz. Bu "kaç ya da dövüş" tepkisine endokrin ve sinir sistemleri nasıl katkıda bulunmaktadırlar?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM **40.2**

Birçok hayvanda geri bildirim, iç ortamın sürekliliğini kontrol eder

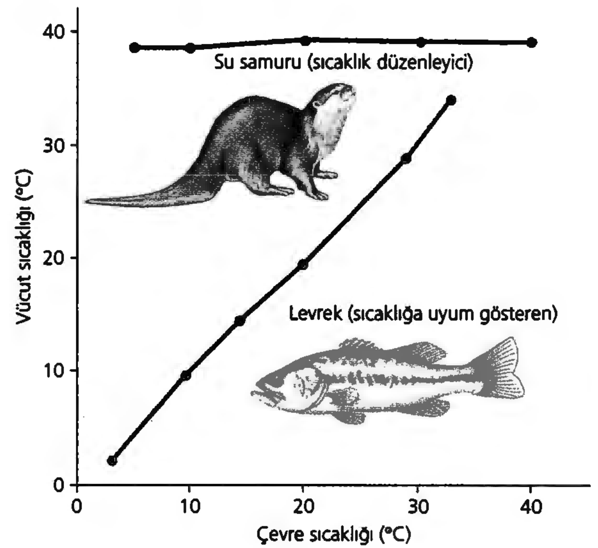
Vücut sıcaklığınızın aldığınız her sıcak duşta ya da içtiğiniz sıcak kahvede hızla yükseldiğini hayal edin. İç ortamı dengede tutmak bir hayvan vücudu için önemli bir mücadeledir. Hayvanlar, çevredeki değişimlere uyum göstererek ya da onları düzenleyerek iç ortamlarını dengede tutarlar.

Düzenleme ve Uyum

Eğer bir hayvan belirli bir çevresel değişken açısından dış ortamında dalgalanmalarla karşılaştığında iç ortamını kontrol için bazı iç mekanizmalarını kullanıyorsa, ona **düzenleyici (regülatör)** denir. **Şekil 40.7**'deki su samuru, sıcaklık için düzenleyici olup, vücut sıcaklığını içinde yüzdüğü suyunkinden büyük ölçüde bağımsız tutabilmektedir.

Eğer bir hayvan belirli bir çevresel değişken bakımından iç ortamını dış çevredeki değişimlere uyduruyorsa, ona **uyumlu (konformer)** denir. Şekil 40.7'deki levrek, içinde bulunduğu gölün sıcaklığına uyum gösterir. Suyun sıcaklığı artıp azaldıkça, levreğin vücut sıcaklığı da artıp azalır. Bazı hayvanlar daha sabit ortamlara uyum gösterirler. Örneğin, *Libinia* cinsinden örümcek yengeçleri gibi birçok deniz omurgasızı, iç ortamlarını içinde bulundukları okyanusun tuzluluğuna uyumlu hale getirirler.

Düzenleme ve uyum gösterme sürekli olarak uç noktalarda sergilenebilir. Bir hayvan, bazı içsel özelliklerini düzenlerken, diğerlerini ortama uymaya bırakabilir. Örneğin, levrek dış ortam sıcaklığına uyum gösterirken, kanındaki ve hücrelerarası sıvıdaki tuzluluk oranını suyunkinden farklı tutabilir. Bu farklılığın oluşma nedeni, balığın anatomi ve fizyolojisinin içerideki tuzluluğu düzenleyebilmesidir. (Bu mekanizmaların ayrıntısını Bölüm 44'de göreceksiniz.)



▲ **Şekil 40.7 Suda yaşayan ve vücut sıcaklığını düzenleyebilen bir hayvan ile su da yaşayıp vücut sıcaklığı çevredeki değişikliğe uyum gösteren bir hayvanın vücut sıcaklıkları ile çevre sıcaklığı arasındaki ilişki.** Su samuru, vücut sıcaklığını düzenleyerek, dış ortam sıcaklığındaki değişimlerde sabit kalmasını sağlar. Diğer yandan levrek, iç ortamının dışarıdaki su sıcaklığına uyum göstermesine izin verir.

Homeostasis

Su samurunun sabit vücut sıcaklığı ve tatlı su levreğinin vücut içi çözünen konsantrasyonunun sabit tutulması, iç ortamın "değişmez tutulması" anlamına gelen **homeostasis** terimiyle açıklanır. Hayvanlar homeostasisi sağlamak için, dış ortam önemli ölçüde değişse bile iç ortamlarını olabildiğince sabit tutmaya çalışırlar.

Birçok hayvan gibi insanlar da, fiziksel ve kimyasal açıdan homeostasisi uygularlar. Örneğin, insan vücudunun sıcaklığı yaklaşık 37°C (98.6°F) da, kan ve dokular arası sıvı pH'ları da 0.1 birim değişmeyle 7.4 de sabit tutulur. Vücut ayrıca, kandaki glukoz düzeyini de kanın her 100 ml için 70-110 mg sınırları arasında olacak şekilde düzenler.

Homeostasisin Mekanizmaları

Hayvanlardaki homeostasisi incelemeden önce, cansızlardaki bir örneği görelim: oda sıcaklığının düzenlenmesi (**Şekil**



▲ **Şekil 40.8 Sıcaklık düzenlenmesine cansız bir örnek: oda sıcaklığının kontrolü.** Oda sıcaklığının düzenlenmesi, sıcaklıktaki değişimi algılayan bir kontrol merkezi (termostat) ve bu değişimi tersine çeviren mekanizmanın etkinleştirilmesiyle olur.

EĞER ÖYLE İSE? *Sisteme bir klima eklemek homeostasise ne kazandırır?*

40.8). Bir odanın sıcaklığını, normal sayılacak 20°C da (68° F) tuttuğumuzu varsayalım. Bir kontrol düğmesini -termostatı- 20° C a ayarlar ve sıcaklığın kontrol edilmesini beklersiniz. Eğer odanın sıcaklığı 20°C'ın altına düşecek olursa, termostat bir radyatörü, kazanı ya da diğer bir ısıtıcıyı devreye sokar. Oda sıcaklığı 20°C a ulaşınca, termostat devreyi keser. Sıcaklık düştükçe, bu işlem tekrarlanır.

Bir evin ısıtma sistemi gibi, bir hayvanın da homeostasisi sağlaması için, vücut sıcaklığı, çözünen yoğunluğu gibi değişkenleri belli bir noktada, yani **ayar noktasında,** tutması gerekir. Bu noktanın altındaki ve üstündeki dalgalanmalar, belli bir reseptörü ya da **sensörü** uyaran **uyarıcı** olarak görev yapar. Bir sensörden sinyal geldiğinde *kontrol merkezi,* değişkeni yeniden ayar noktasına getirmek için fizyolojik bir aktivite olan **tepkiyi** tetiklemek üzere çıktı üretir. Evin ısıtılması örneğinde, sıcaklıklığın ayar noktasının altına düşmesi uyarıcı olarak yapmasıyla, termostat algılayıcı ve kontrol merkezi olarak, ısıtıcı da tepki olarak düşünülebilir.

Homeostasiste Geri Bildirim Kontrolü

Şekil 40.8 deki düzenleyici devre gibi, hayvanlardaki homeostasis çoğunlukla uyarıyı azaltan, ya da "çürüten" bir kontrol mekanizması olan **negatif geri bildirime** dayanır. Örneğin, kuvvetli bir egzersiz yaptığınızda ısı üretirsiniz, o da vücut sıcaklığınızı artırır. Sinir sisteminiz bu artışı algılayarak terlemeyi tetikler. Terlediğinizde, nemin derinizden buharlaşmasıyla vücut sıcaklığınız düşer ve ayar noktasına geri döner.

Homeostasis dinamik bir denge olup, iç ortamı değiştirmeye çalışan dış etkenlerle, bu değişimlere karşı koyan iç kontrol mekanizmaları arasındaki karşılaşmadır. Bir ısıtıcının düğmesinin çevrilmesiyle nasıl oda aniden ısınmıyorsa, uyarıcılara karşı fizyolojik tepkilerin de ani olmadığı göz önüne alınmalıdır. Sonuçta, homeostasis iç ortamdaki değişimleri ortadan kaldırmamakta, onları sadece yumuşatmaktadır. Eğer bir değişkenin tek bir ayar noktası yerine alt ve üst değerler olmak üzere *normal bir sınırı* varsa, fazladan dalgalanmalar görülebilir. Bu, oda sıcaklığı 19°C'ye (66° F) düşünce ısıtmaya başlayan, 21°C'ye (70° F) ulaşınca da ısıtmayı kesen bir sisteme benzetilebilir. Belirli bir ayar noktası ya da normal bir değişim aralığının olup olmamasına bakılmaksızın, homeostasis, dalgalanmaları indirgeyen adaptasyonlarla geliştirilir; örneğin sıcaklık durumunda yalıtım, pH örneğinde ise fizyolojik tamponların kullanılması gibi.

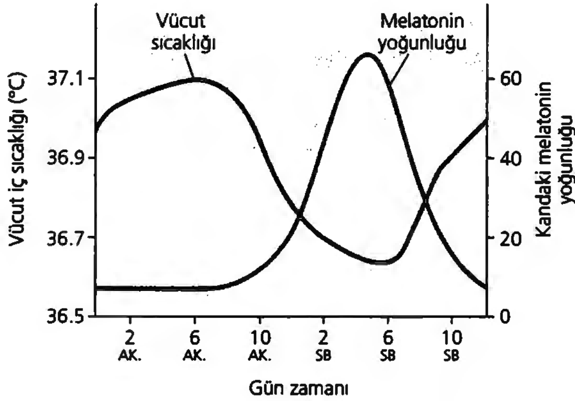
Negatif geri bildirimin tersine, **pozitif geri bildirim,** uyarıyı azaltmaktan çok, artıran bir kontrol mekanizmasıdır (bakınız Şekil 1.13). Hayvanlardaki pozitif geri bildirim döngüleri, homeostasiste büyük bir rol oynamaz; bunun yerine, süreçlerin tamamlanmasına yardımcı olur. Örneğin, doğumda annenin rahim çıkışındaki reseptörler, bebeğin başının oluşturduğu basınçla karşılaştığında rahmin kasılmasını uyarırlar. Bu kasılmalar, rahim çıkışında daha fazla basınç oluşmasına neden olarak, bebek doğuncaya değin kasılmaların daha da artmasını sağlar.

Homeostasisteki Değişimler

Homeostasisteki ayar noktaları ve normal sınırlar, farklı koşullarda değişebilir. Aslında, iç ortamdaki *düzenlenir değişiklikler* normal vücut işlevleri için gereklidir. Düzenlenir bazı değişiklikler, ergenliğe geçişte gözlenen hormon dengelerindeki köklü değişiklikler gibi yaşamın belli bir dönemiyle ilintilidir. Diğer düzenli değişimler, kadınların adet görmesinden sorumlu hormon düzeylerindeki değişiklikler gibi, döngüseldir (bakınız Şekil 46.14).

Tüm hayvanlarda (bitkilerde de) metabolizmadaki döngüsel değişimler, **sirkadiyen ritim** olarak tanımlanan ve kabaca 24 saatte bir yinelenen fizyolojik değişikliklerdir. Örneğin, vücut sıcaklığınız 24 saatlik aralıklarla döngüsel ola-

rak 0.6 °C'lik (1 °F) düşüş ve çıkışlar yapar. Biyolojik bir saatin, insan etkinliğinde, ışık düzeyinde ve oda sıcaklığındaki değişiklikler çok azalmış olmasına karşın bu ritmi sürdürmesi hayret vericidir **(Şekil 40.9a)**. Biyolojik saat çevredeki aydınlık ve karanlık döngüsüyle koordine edilmesine karşın, sirkadiyen ritim vücut için içseldir **(Şekil 40.9b)**. Örneğin, melatonin hormonu gece salgılanır ve uzun kış gecelerinde bu salgı artar. Dış uyarılar biyolojik saati etkiler; ancak etki ani değildir. Bu nedenle, birkaç saat dilimini aşacak uzun uçak yolculuklarında, sirkadiyen ritimle bölgesel koşullar birbiriyle uyumlu hale gelinceye değin, rahatsızlık yaşanır.



(a) Vücut içi sıcaklığındaki varyasyon ve kandaki melatonin konsantrasyonu. Araştırıcılar bu iki değişkeni, ışığı az ve sıcaklığı sabit olan bir izolasyon odasında, uyanık fakat istirahat halindeki gönüllülerle ölçtüler. (Melatonin, uyku/uyanıklık döngüleriyle ilişkilendirilen bir hormondur; bakınız Bölüm 45.)



(b) İnsan sirkadiyen saati. Metabolik faaliyetler, sirkadiyen saate tepki olarak günlük döngüler halindedir. Erken kalkan, öğle civarı yemek yiyen ve gece uyuyan tipik bir bireyin tanımlandığı çizimde, metabolizmadaki bu değişim, hem gündüz hem de gece belirgindir.

▲ **Şekil 40.9 İnsan sirkadiyen ritmi.**

Homeostasisin normal sınırlarının değişmesinin bir yolu da, hayvanın dış çevre koşullarına giderek alışması anlamındaki **aklimatizasyon**dur. Örneğin, bir geyik ya da başka bir memeli hayvan deniz seviyesinden dağlara gittiğinde, günler boyu süregelen fizyolojik değişimler yükseklerdeki aktiviteyi kolaylaştırır. Havadaki düşük oksijen konsantrasyonu, hayvanın daha derin ve sık solumasına yol açar. Bu nedenle de soluk vermeyle daha çok CO_2 kaybettiğinden, kan pH'sı ayar noktasının üzerine çıkar. Hayvan ortamda yaşamaya alıştıkça, böbrek fonksiyonundaki değişimler daha alkali idrar çıkarılmasına yol açarak kan pH'sını normal düzeyine döndürür. Yükseklerde yaşamaya alışma sürecindeki bir diğer değişiklik, oksijen taşıyan alyuvarların üretiminde artışın olmasıdır. Aklimatizasyonun bir hayvanın yaşamındaki geçici bir değişiklik olduğuna, ve bunun bir populasyonda birçok nesil boyunca doğal seçilim sonucu ortaya çıkmış olan adaptasyonla karıştırılmaması gerektiğine dikkat ediniz.

KAVRAM KONTROLÜ 40.2

1. **BAĞLANTI KUR** Şekil 8.21 (s. 160) de bir enzimce katalizlenen biyosentetik bir sürecin geri bildirimle engellenmesi gösterilmektedir. Bu tip bir negatif geri bildirimin sıcaklık düzenlemesinden farkı nedir?
2. Eğer bir evde termostatın nereye takılacağına karar verecekseniz, bunda hangi etkenleri dikkate almanız gerekir? Bu etkenlerin, insandaki homeostatik kontrol algılayıcılarının çoğunun beyinde yerleşmiş olmasıyla nasıl bir bağlantısı olabilir?
3. **BAĞLANTI KUR** Hayvanlar gibi, siyanobakterlerin de sirkadiyen ritimleri vardır. Biyolojik saatleri çalıştıran genleri inceleyen bilim insanları, insanların ve siyanobakterlerin 24 saatlik ritimlerinin konvergent evrimi yansıttığı sonucuna vardılar (bakınız Kavram 26.2, s. 540-541). Bu sonucu hangi kanıtlar desteklemektedir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 40.3

Sıcaklığın düzenlenmesi için homeostatik süreçler, yapı, işlev ve davranışı kapsar

Bu bölümde, bir hayvanın iç ortamını düzenlemek için biçim ve işlevin beraber nasıl çalıştıklarını, vücut sıcaklığının ayarlanmasına bir örnek olarak inceleyeceğiz. Bu ünitenin daha ilerideki bölümlerinde, homeostasisi sağlamak için görev yapan diğer fizyolojik sistemleri tartışacağız.

Sıcaklığın düzenlenmesi (termoregülasyon), hayvanların iç ortam sıcaklığını hoş görülebilir sınırlar içinde tutma sürecidir. Bu ayar işlemi, canlılığın sürdürülebilmesi için çok önemlidir; çünkü çoğu biyokimyasal ve fizyolojik süreç, vücut sıcaklığındaki değişimlere son derece duyarlıdır. Sıcaklıktaki her 10°C'lik (18° F) bir düşüş, enzimlerce gerçekleştirilen tepkimelerde 2 ile 3 kat azalmaya yol açmaktadır. Sıcaklıktaki artmalar tepkimeleri hızlandırmakta fakat bazı proteinlerin daha az etkin olmalarına neden olmaktadır. Örneğin, oksijen taşıyıcı molekül hemoglobin, sıcaklık arttıkça daha az oksijen bağlamaktadır. Zarların da sıcaklık arttıkça yumuşaması, azaldıkça sertleşmesi söz konusudur.

Her hayvan türünün ideal bir sıcaklık sınırı vardır. Sıcaklık düzenlemesi, vücudun ideal sınırlar içinde kalmasını, hücrelerin dış ortam sıcaklığı dalgalansa bile etkin bir şekilde çalışmalarını sağlamaktadır.

Endotermi ve Ektotermi

İç metabolizma ve dış ortam, sıcaklığın ayarlanması için ısı kaynaklarıdır. Kuşlar ve memeliler **endotermik**tirler, yani vücutları büyük ölçüde metabolizmalarının ürettiği ısı ile ısınmaktadır. Kuşların dışında kalan birkaç sürüngen, bazı balıklar ve birçok böcek türü de genelde endotermiktir. Bunun aksine amfibiler, kertenkeleler, yılanlar, kaplumbağalar, birçok balık ve çoğu omurgasız **ektotermik**tir, yani ısılarının çoğunu dış kaynaklardan sağlarlar.

Genelde endotermik hayvanlar endotermler; ektotermik olanlar da ektotermler olarak tanımlanırlar. Ancak, endotermi ve ektoterminin sıcaklık ayarlamasının kesin yolları olamadığı da göz önünde tutulmalıdır. Örneğin, bir kuş genelde endotermiktir; fakat soğuk bir sabahta, ektotermik bir kertenkele gibi kendisini güneşte ısıtabilir.

Endotermler, dış ortam sıcaklığında büyük dalgalanmalar olsa bile vücut sıcaklıklarını sabit tutabilirler. Örneğin, dünyanın çoğu yerinde kış aylarında hüküm süren sıfırın altındaki sıcaklıklarda sadece az sayıda ektoterm aktif olabilirken, birçok endoterm, bu koşullarda gayet güzel etkinliğini sürdürmektedir (**Şekil 40.10a**). Soğuk ortamlarda bir endoterm, vücut sıcaklığını çevresininkinden çok daha yüksek tutabilir. Sıcak ortamda yaşayan endotermik omurgalılar, vücutlarında, çoğu ektotermik hayvanın hoş göremeyeceği sıcaklık yüküne dayanabilme yeteneği veren soğutucu mekanizmalara sahiptirler.

Isı kaynakları büyük ölçüde çevresel olduğundan ektotermler, aynı boyutlardaki endotermlere oranla çok daha az besine gereksinim duyarlar; bu, besin kaynaklarının sınırlı olduğu koşullarda bir avantajdır. Ektotermler ayrıca, iç ortamlarındaki geniş sıcaklık dalgalanmalarına karşı genelde daha hoşgörülüdürler. Ektotermler sıcaklık düzenlemesi için ısı üretmemekle birlikte çoğu, ayarlama işini güneşlenerek ya da gölge arayarak düzenler (**Şekil 40.10b**). Özetle ektotermi, ektotermik hayvanların çeşitliliğinin ve bolluğunun da gösterdiği gibi, çoğu ortam için etkili ve başarılı bir stratejidir.



(a) Ayıbalığı, bir endoterm



(b) Kertenkele, bir ektoterm

▲ Şekil 40.10 **Endotermi ve ektotermi.**

Vücut Sıcaklığındaki Varyasyonlar

Hayvanların vücut sıcaklığı ya değişken ya da sabittir. Vücut sıcaklığı çevresine göre değişen hayvanlara *poikiloterm* (Yunanca *poikilos*, değişmek demek) denir. Bunun aksi, bir *homeoterm,* oldukça sabit bir vücut sıcaklığına sahiptir. Örneğin, levrek bir poikiloterm, su samuru ise homeotermdir (bakınız Şekil 40.7).

Ektoterm ve endotermlerin tanımlarından, bütün ektotermlerin poikilotermik, bütün endotermlerin de homeotermik oldukları zannedilebilir. Aslında, ısı kaynağı ile vücut sıcaklığının sabit oluşu arasında belli bir ilinti yoktur. Örneğin, birçok ektotermik deniz balığı ve omurgasızı, sıcaklığı öylesine kararlı ortamlarda yaşarlar ki, bunların vücut sıcaklıkları insanlar ve diğer memeliler gibi endotermlerinkinden daha az değişir. Tersi olarak da, bazı endotermlerin vücut sıcaklıkları önemli ölçüde değişikliğe uğrar. Örneğin, yarasalar ve sinekkuşları, vücut sıcaklıklarının düştüğü periyodik olarak inaktif oldukları dönemler geçirebilirler.

Genelde sık yapılan bir yanlış, ektotermlerin "soğuk-kanlı", endotermlerin ise "sıcak-kanlı" olduğunun düşünülmesidir. Ektotermlerin düşük vücut sıcaklığına sahip olması şart değildir. Aslında, güneşlenirken, birçok ektotermik kertenkelenin vücut sıcaklığı memelilerinkinden yüksektir. Yani, *soğuk-kanlı* ve *sıcak-kanlı* terimleri yanıltıcı olup, bilimsel ortamda kullanılmamalıdır.

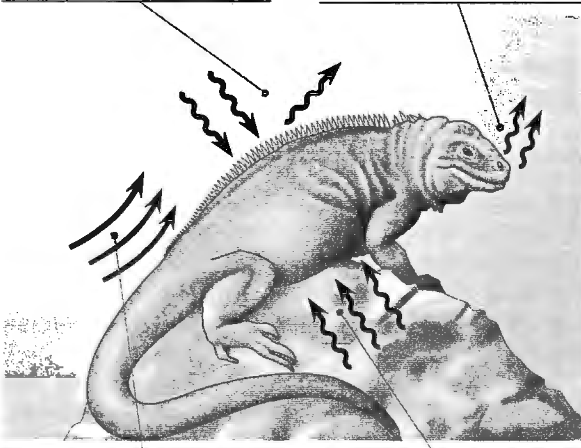
Isı Kaybını ve Kazancını Dengeleme

Sıcaklığın dengelenmesi, bir hayvanın çevresiyle olan ısı alışverişindeki yeteneğine bağlıdır. Herhangi bir nesne gibi, bir organizma da ısı alışverişini dört fiziksel süreçle yapar: radyasyon, buharlaşma, konveksiyon (ısı yayma)ve kondüksiyon (ısıyı iletme). **Şekil 40.11**, bu süreçleri, hem organizmanın içinde hem de organizmayla çevresi arasında gerçekleşmesi yönlerinden açıklamaktadır. Dikkat edileceği gibi ısı, daima yüksek sıcaklıklı bir nesneden düşük sıcaklığa sahip olana doğru hareket etmektedir.

Sıcaklık dengelenmesinin özünde, kaybedilen ısı ile kazanılanın eşit olması yatmaktadır. Hayvanlar bunu, ya ısı geçirgenliğini tümüyle azaltarak ya da ısı değişimini belirli bir yönde hareket ettirecek mekanizmalarla yapmaktadırlar.

Radyasyon, mutlak sıfırdan daha sıcak olan tüm cisimlerin yaydığı elektromanyetik dalgalardır. Burada, bir kertenkele uzaktaki güneşten yayılan sıcaklığı absorbe etmekte ve çevresindeki havaya çok az bir enerji yaymaktadır.

Buharlaşma, bazı moleküllerini gaz şeklinde yitirmekte olan bir sıvının yüzeyinden ısının uzaklaşmasıdır. Kertenkelenin dış ortama açık olan nemli yüzeylerinden suyun buharlaşması, güçlü bir soğuma yaratır.



Konveksiyon, havanın ya da bir sıvının bir yüzeyi yalayıp geçerken, ısının transfer edilmesidir. Kertenkelenin kuru derisi üzerinden geçen esinti, kanın iç kısımlardan üyelere (ekstremitelere) getirdiği ısının uzaklaşmasına yardımcı olur.

Kondüksiyon, birbiriyle temas halinde olan cisimlerin molekülleri arasındaki doğrudan ısı transferidir. Örneğin sıcak bir kayanın üzerindeki kertenkelede olduğu gibi.

▲ **Şekil 40.11 Bir organizma ve çevresi arasındaki ısı alışverişi**

Memelilerde, bu mekanizmalardan bazıları **vücut örtü sistemi**, yani vücudu örten deri, kıl ve tırnaklar (bazı türlerde pençeler ya da toynaklar) aracılığıyla yapılmaktadır.

Yalıtım

Memeliler ve kuşlarda sıcaklık dengelenmesi için önemli bir adaptasyon, hayvanla çevresi arsındaki ısı akışını azaltan yalıtımdır. Yalıtım, kıllar, tüyler ve yağ doku tarafından oluşturulan yağ katmanlarınca gerçekleştirilir.

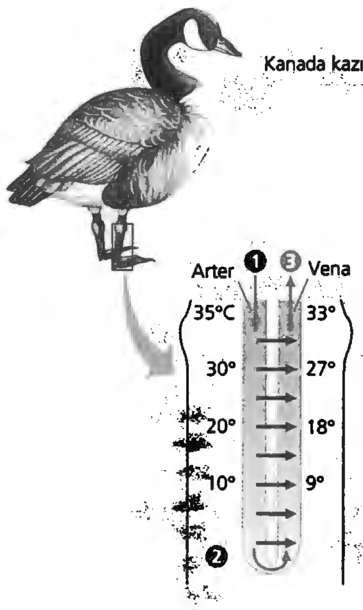
Yalıtım yoluyla ısı değişimini azaltmayı amaçlayan hayvanlar, aynı zamanda sıcaklık düzenlemesini de bu yolla gerçekleştirirler. Örneğin, çoğu kara memelisi ve kuşlar, kürklerini ya da tüylerini kabartmak suretiyle soğuğa karşı koyarlar. Bu eylem, kürk ya da tüylerin arasında daha kalın bir hava tabakası hapsederek yalıtımı artırır. Kürk ya da tüylerin yalıtım özelliğini azaltacak olan suyun uzaklaştırılması işlemi için bazı hayvanlar, kuşların tüy bakımı sırasında yaptıkları gibi, yağlı maddeler salgılayarak tüylerine sürerler. Kürk ya da tüyleri olmayan insanların yalıtım için güvendikleri şey, öncelikle yağdır. "Tüylerin diken diken olması", tüylü atalarımızdan bize miras kalan tüyleri dikleştirme işleminin bir kalıntısıdır.

Yalıtım, özellikle balinalar ve denizayıları (mors) gibi deniz memelileri için önemlidir. Bu hayvanlar, vücut içi sıcaklıklarından daha soğuk olan sularda yüzerler; ve birçok tür, yılın en azından belli bir kısmını buzlu kutup sularında geçirir. Sıcaklık ayarlamasının daha da zor kısmı, ısının vücuttan suya geçişinin, havaya geçişine oranla 50-100 kat daha hızlı olmasıdır. Deniz memelilerinin derilerinin hemen altında yalıtımı sağlayan çok kalın bir yağ tabakası (balina yağı) vardır. Bu yağın sağladığı yalıtım o denli etkilidir ki, 36-38° C (97-100° F) olan vücut sıcaklıklarını korumak için tüketecekleri besin miktarı, aynı boyutlardaki kara memelilerin gereksiniminden daha azdır.

Dolaşım Adaptasyonları

Dolaşım sistemleri, vücudun içi ile dışı arasındaki ısı akışı için ana yolları oluşturur. Kan akımının vücudun yüzeyine yakın ya da vücudun iç kısımlarında tutulmasını kontrol etmeye yönelik adaptasyonlar, sıcaklık ayarlanmasında çok önemli rol oynar.

Birçok hayvan, çevrelerindeki sıcaklık değişimlerine tepki olarak, vücutlarının merkezi ile derileri arasındaki kan akışını (dolayısıyla ısıyı) değiştirirler. Kan damarlarının çeperlerindeki kasların sinir uyarıları ile gevşetilmesi, *vazodilatasyona,* yani yüzeysel damarların genişlemesine yol açar. Damar çapının genişlemesinin bir sonucu olarak, derideki kan akımı artar. Endotermlerde, vazodilatasyon genellikle derinin ısınmasına yol açarak, radyasyon, kondüksiyon ve konveksiyonla vücut ısısının çevreye aktarılmasını sağlar (bakınız Şekil 40.11). Tersi olan *vazokonstriksiyon,* (damarların daralması) yüzeysel damarların daralarak yüzeye kan



❶ Hayvanın üyelerine sıcak kan taşıyan arterler, vücutta onlara zıt yönde soğuk kanı taşıyan venlerle yakın temas halinde yer alırlar. Bu yapı, kan damarları boyunca, arterlerden venlere ısı transferini kolaylaştırır.

❷ Hayvanın iç sıcaklığının çok altına değin soğumuş olan arter kanı, bacakların ya da yüzgeçlerin sonunda bile hala bitişik damardaki çok daha soğuk olan kana ısı aktarımı yapabilir. Venlerdeki kan ilerledikçe, giderek ısınan arter kanından ısı transferi yapmayı sürdürür.

❸ Venlerdeki kan vücudun merkezine yaklaştıkça, soğuk suda kalmanın oluşturduğu ısı kaybını en aza indirmiş olarak, hemen hemen iç sıcaklığa ulaşmış olur.



Bir yunusun yüzgeçlerinde, her arter ters yönlü akışı sağlayacak şekilde düzenlenmiş venalarla sarılmış olup, arter ve vena kanları arasında etkili bir ısı değişimine yol açar.

Anahtar

Sıcak kan — Kan akımı
Soğuk kan — Isı aktarımı

▲ **Şekil 40.12 Ters akım sistemiyle ısı alışverişi.** Ters akımla alışveriş sistemi, ısıyı vücudun iç kısımlarında hapsederek, üyelerden, özellikle soğuk suya battıklarında ya da buz ya da karla temas ettiklerinde sıcaklık yitirilmesini azaltır. Özünde, vücudun iç kısımlarından gelen arter kanındaki ısı, doğrudan vena kanına aktarılarak çevreye yayılmak yerine vücuda geri dönmektedir.

akışını ve ısı uzaklaştırılmasını azaltır. Şekil 40.1'de gösterilen kır tavşanının çöl sıcaklarında aşırı ısınmasını önleyen, kulaklardaki kan damarlarının vazokonstriksiyonudur.

Endotermler gibi bazı ektodermler de, ısı alışverişini kan akışını ayarlayarak düzenlerler. Örneğin, Galápagos Adaları'ndaki deniz iguanası, soğuk okyanusta yüzerken, yüzeysel kan damarları daralır. Bu süreç, hayvanın iç kısımlarına daha fazla kan gitmesini ve vücut sıcaklığının korunmasını sağlar.

Birçok kuş ve memelilerde, vücuttan ısı kaybının azaltılması, birbirine ters yönde akan sıvıların arasındaki ısı alışverişini sağlayan **ters yönlü akışla alışveriş** sistemidir. Ters akım alışverişinde, arterler ve venler, birbirine çok yakın yerleşmişlerdir (**Şekil 40.12**). Vücudun iç kısımlarından arterlerle gelen sıcak kan, ısısını, venlerle vücut üyelerinden gelen daha soğuk kana aktarır. Kan, arterler ve venlerde birbirine zıt yönlerde aktığından, sistem boyunca bu ısı aktarımı yapılarak vücut sıcaklığı önemli ölçüde korunur.

Bazı köpekbalıkları, balıklar ve böcekler de ters akımla ısı alışveriş sistemini kullanırlar. Köpekbalıkları ve balıkların çoğu sıcaklığa uyum gösterenler (konformer) olmalarına karşın, büyük beyaz köpekbalıkları, mavi yüzgeçli ton ve kılıçbalığı gibi büyük ve güçlü yüzücülerde ters akımla ısı alışveriş sistemi bulunmaktadır. Bu adaptasyon, ana yüzme kaslarını yüzeye yakın dokulara oranla birkaç derece daha sıcak tutmakta ve böylece bu hayvanlara hızlı ve uzun süreli yüzebilme yeteneği vermektedir. Buna benzer olarak, birçok endotermik böcek (bombus arıları, bal arıları ve bazı güveler), uçuş kaslarının yer aldığı göğüs bölümündeki yüksek sıcaklığı korumaya yardım eden, ters akımla alışveriş sistemine sahiptir.

Bazı türler, ısı kazanımı ve kaybını ters akım sistemine giren kan akımını denetleyerek ayarlarlar. Kanı ters akım sistemine sokarak ya da başka damarlara yönlendirerek, bu hayvanlar dış çevrelerindeki ya da fizyolojik koşullarındaki değişimlere göre ısı kayıplarını düzenlerler. Örneğin, sıcak havada uçan böcekler, çalışmakta olan uçuş kasları tarafından üretilen büyük miktardaki ısıdan dolayı aşırı ısınma riskiyle karşılaşırlar. Bazı türlerde ters akım sistemi "kapatılarak", kaslar tarafından üretilen ısının thorakstan abdomene ve oradan da çevreye geçirilmek suretiyle ısının kaybedilmesine izin verilir.

Buharlaşma Yoluyla Isı Kaybı

Çoğu memeli ve kuş, ısınma kadar soğumanın da düzenlenmesi gereken ortamlarda yaşarlar. Eğer çevrenin sıcaklığı vücutlarınınkinden fazlaysa, hayvanlar metabolizmalarının ürettiğinin yanı sıra, çevreden de ısı alırlar. Bu durumda, vücut sıcaklığının artmasını önlemenin tek yolu buharlaşmadır. Karasal hayvanlar derilerinden ve solunum yapılan yüzeylerden buharlaşma yoluyla su kaybederler. Su buharlaştığında önemli ölçüde ısı absorblar (bakınız Bölüm 3); bu ısı, vücut yüzeyinden buharlaşma ile uzaklaştırılır.

Bazı hayvanların, buharlaşmanın soğutucu etkisini artıran adaptasyonları vardır. Hızlı soluma, kuşlarda ve birçok

memelide önemlidir. Bazı kuşların ağız tabanlarında kan damarlarınca zengin bir kese vardır. Bu keseyi titreştirmek buharlaşmayı artırır. Örneğin, güvercinler eğer yeterince suları varsa, bu adaptasyonu, hava sıcaklığı 60°C (140°F) olsa bile vücut sıcaklıklarını 40°C'ye (104°F) yakın tutabilmek için kullanmaktadır. Terleme ya da yıkanma, deriyi ıslatarak buharlaşma yoluyla soğumayı artırır. Birçok karasal memeli, sinir sistemi tarafından kontrol edilen ter bezlerine sahiptir.

Davranışsal Tepkiler

Endoterm ve ektotermler, vücut sıcaklıklarını çevredeki değişimlere verdikleri davranışsal tepkilerle kontrol ederler. Çoğu ektoterm, hemen hemen sabit olan vücut sıcaklığını oldukça basit davranışlarla sağlar. Bazı hayvanlardaki daha ekstrem olan davranışsal adaptasyonlar, kış uykusuna yatma ya da daha ılıman iklimli bölgelere göçtür.

Tüm amfibiler ve kuşlar dışındaki bazı sürüngenler ektotermiktir. Yani, vücut sıcaklıklarını temelde davranışsal olarak kontrol ederler. Soğuk olduğunda, sıcak yerler ararlar, kendilerini ısı kaynağına yönlendirirler ve ısı kaynağına maruz kalan vücut yüzeylerini genişletirler (bakınız Şekil 40.10b). Sıcak olduğunda ise, soğuk bölgeleri ararlar ya da başka bir yöne dönerler.

Birçok karasal omurgasız, omurgalı ektotermlerce de kullanılan davranışsal mekanizmalarla iç sıcaklıklarını ayarlarlar. Örneğin, çöl çekirgesinin (*Schistocerca gregaria*), aktif olabilmesi için belli bir sıcaklığa ulaşması gereklidir; ve soğuk günlerde, güneş ışığından en yüksek düzeyde absorpsiyon yapabileceği yönde uçar. Diğer karasal omurgasızların güneşten en az ya da en çok ısı absorblayacakları belirli duruşları vardır (**Şekil 40.13**).

Bal arıları, sosyal davranışa bağlı olan termoregülasyon mekanizmasını kullanır. Onlar, soğuk havalarda ısı üretimini artırır ve bir araya toplanırlar; böylece ısıyı korurlar. Bireyler, kümenin daha serin dış kenarları ile daha sıcak merkezi kısmı arasında gidip gelerek sıcaklığın yayılmasını sağlarlar. Bal arıları bir araya toplandıklarında bile, soğuk kış ayları boyunca ısınabilmek için önemli ölçüde enerji harcamak zorundadırlar. (Kovanda yakıt maddesi olarak çok miktarda bal depolanmasının temel nedeni budur.) Bal arıları, sıcak havada, kovana su taşıyarak ve kanatlarını çırparak, buharlaşmayı ve konveksiyonu sağlarlar. Böylece bir bal arısı kolonisi, termoregülasyon için, bireysel organizmalarda gözlenen mekanizmaların birçoğunu kullanır.



► **Şekil 40.13 Bir yusufçuktaki termoregülasyon davranışı.** Bu yusufçuğun "dikilitaş" duruşu, vücudun güneşe bakan yüzeyini en aza indirgeyen bir adaptasyondur. Bu duruşla, radyasyon yoluyla ısı kazanımı azaltılır.

Metabolik Isı Üretiminin Ayarlanması

Endotermler genelde dış çevreye oranla daha yüksek vücut sıcaklığına sahip olduklarından, ısı kaybıyla sürekli mücadele etmek zorundadırlar. Endotermler, değişen oranlardaki ısı kaybını karşılayabilmek için ısı üretimini – *termogenez* – değiştirebilir. Termogenez, hareket etme ya da titreme gibi kas hareketleriyle artırılabilir. Örneğin, yeterli yiyecek buldukları sürece, sadece 20 g ağırlıktaki Kuzey Amerika baştankaraları (*Poecile* cinsi), yeterince besin bulabildikleri zaman, dış ortam sıcaklığı -40°C (-40°F) kadar düşük olsa bile aktif kalabilmekte ve vücut sıcaklıklarını 40° C'de (104° F) hemen hemen sabit tutabilmektedir.

Bazı memelilerde, belirli hormonlar, mitokondrilerin metabolik aktivitesinin artmasına ve onların ATP yerine ısı üretmesine yol açabilir. *Titremesiz termogenez* olarak adlandırılan bu işlem, tüm vücutta gerçekleşir. Bazı memeliler, aynı zamanda, boyunlarında ve omuzlarının arasında yer alan *kahverengi yağ* dokuya sahiptir; bu doku, hızlı ısı üretimi için özelleşmiştir. (Çocuklarda bulunan kahverengi yağ, toplam vücut ağırlığının yaklaşık % 5 ini oluşturur. Kahverengi yağ, yetişkin insanlarda ilk kez 2009 yılında bulunmuştur. Dışarıdaki sıcaklıklar düşük olduğu zaman, daha büyük miktarlarda olduğu saptanmıştır.) Memeliler ve kuşlar, soğuk ortamlarda titremeli ve titremesiz termogenez sayesinde metabolik ısı üretimini, sıcak ortamlarda olan düzeyin beş ile on katı kadar artırabilmektedirler.

Bazı büyük sürüngenler belirli koşullarda endotermik olmaktadırlar. Herndon Dowling, 1960'ların başlarında bu olguyu, bir dişi Burma pitonunda (*Python molurus bivittatus*) belgelemiştir. Yılanın halkaları boyunca sıcaklık ölçer aletler yerleştiren Dowling, kuluçkaya yattığı dönemde, vücut sıcaklığının dış ortam sıcaklığından kabaca 6°C (11°F) daha yüksek olduğunu saptamıştır. Sıcaklık nereden gelmiştir? Dowling ve arkadaşlarının sonraki çalışmaları, pitonların memeliler ve kuşlar gibi titreme yoluyla vücut sıcaklıklarını artırabileceklerini ortaya koymuştur (**Şekil 40.14**). Bu ve diğer buluşlar, sürüngenlerdeki sıcaklık düzenlemesiyle ilgili yeni görüşler açığa çıkarmış ve halen tartışmalı olan bazı Mezozoik dinozorların endotermik oldukları görüşüne katkıda bulunmuştur (bakınız Bölüm 34).

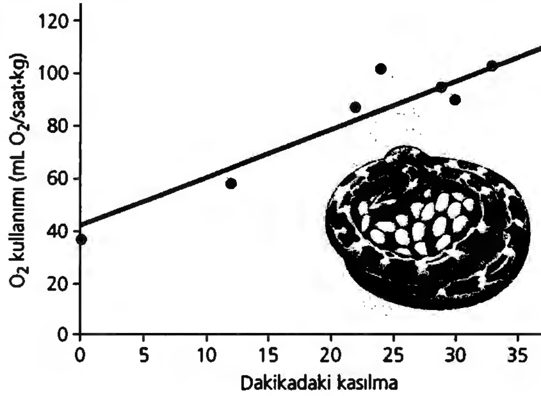
Daha önce söz edildiği gibi, arılar ve güveler gibi uçucu birçok böcek cinsi, endotermik olup en küçük endotermlerdendir. Bu tip endotermik böceklerin vücut sıcaklıklarını yükseltebilmeleri, kasılırken yüksek oranda ısı üretebilen

▼ **Şekil 40.14** SORGULAMA

Kuluçkadaki bir Burma pitonu nasıl ısı üretir?

DENEY Herndon Dowling, lisansüstü öğrencisi Allen Vinegar ve öğrencinin tez hocası Victor Hutchinson, New York'taki Bronx Hayvanat Bahçesi'nde, kuluçkadaki dişi bir Burma pitonunun vücut sıcaklığını yükselttiğini ve kaslarını kastığını gözlemlediler. Vücut sıcaklığındaki artışa bu kasılmaların mı neden olduğunu anlamak için, pitonu ve yumurtalarını bir odaya yerleştirdiler. Odanın sıcaklığını değiştirerek, pitonun kas kasılmalarını ve hücresel solunum hızının bir göstergesi olan oksijen alımını izlediler.

BULGULAR Odanın sıcaklığı azalınca, pitonun oksijen kullanımı arttı. Kas kasılmaları da oksijen kullanımını artırdı.

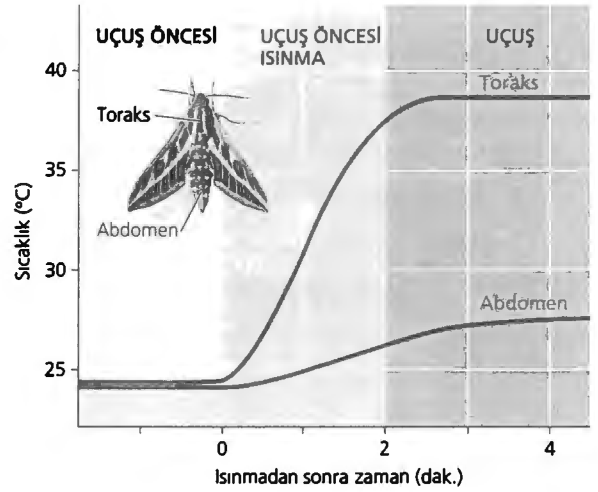


SONUÇ Oksijen kullanımı, hücresel solunum yoluyla ısı oluşturduğundan ve kas kasılmasıyla da oksijen kullanımı arttığından, araştırıcılar, bir tür titreme olan kas kasılmalarının pitonun sıcaklığının artmasına neden olduğuna karar verdiler.

KAYNAK V. H. Hutchinson, H. G. Dowling, and A. Vinegar, Thermoregulation in a brooding female Burmese python, *Python molurus bivittatus*, Science 151: 694-696 (1966).

EĞER ÖYLE İSE? Kuluçkada olmayan dişi bir Burma pitonunun değişen sıcaklıklardaki oksijen kullanımını ölçtüğünüzü varsayın. Titreme davranışı göstermeyeceğine göre, çevre sıcaklığına göre oksijen kullanımının nasıl bir değişiklik göstereceğini beklersiniz?

güçlü uçuş kasları sayesinde olmaktadır. Birçok endotermik böcek, uçuştan önce titreyerek ısınmaktadırlar. Uçuş kaslarını eş zamanlı olarak kastıklarında, kanatlar çok az hareket etmekte ancak önemli ölçüde ısı oluşmaktadır. Isınmış uçuş "motorlarında" kimyasal tepkimeler, dolayısıyla hücresel solunum hızlanmakta ve böceklerin soğuk havada bile uçabilmelerini sağlamaktadır (**Şekil 40.15**).



▲ **Şekil 40.15 Atmaca güvesinde uçuş öncesi ısınma.** Atmaca güvesi (*Manduca sexta*), uçuştan önce gövdesindeki uçuş kaslarını titreme benzeri hareketlerle ısıtma mekanizmasını kullanan birçok böcek türünden birisidir. Isınma, hayvanın havalanması için kaslara gerekli gücü sağlamaktadır. Bir kez havalanınca, uçma kaslarının aktivitesi yüksek toraks sıcaklığını devam ettirmektedir.

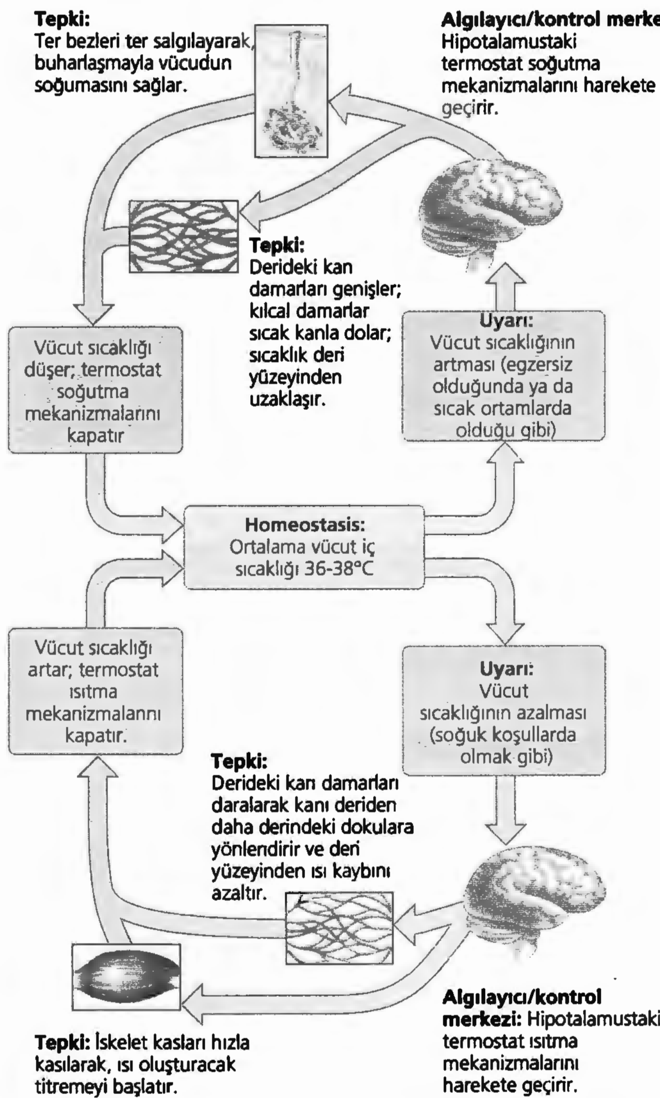
Termoregülasyonda Aklimatizasyon

Aklimatizasyonun birçok hayvan türünde sıcaklık düzenlemesine katkısı bulunmaktadır. Memeli ve kuşlarda, mevsimsel sıcaklık değişimlerine aklimatizasyon, çoğunlukla yalıtımın ayarlanmasıyla olur – örneğin, kışın kürkün kalınlaşması, yazın dökülmesi gibi. Bu değişiklikler, endotermlerin tüm yıl boyunca vücut sıcaklıklarını sabit tutmalarına yardımcı olur.

Ektotermlerde aklimatizasyon, çoğunlukla hücre düzeyindeki ayarlamalarla olur. Hücreler, aynı işleve sahip ama farklı ideal sıcaklık değerleri olan enzimler üretirler. Ayrıca, zarlardaki doymuş ve doymamış yağların da oranları değişebilir; doymamış yağlar, düşük sıcaklıklarda sıvı kıvamlarını korurlar (bakınız Şekil 7.5). Sıfırın altındaki vücut sıcaklıklarını gören bazı ektotermler, vücut hücrelerinde buz oluşumunu "antifriz" özellikli bileşikler üreterek önlerler. Arktik ve Antarktik (Güney) Okyanuslarında, bu bileşikler bazı balıkların -2°C'deki (28°F) sularda, korunmasız vücut sıvılarının (-1°C, ya da 30°F) bile donmasını engellerler.

Fizyolojik Termostatlar ve Ateş

İnsanlarda ve diğer memelilerde vücut sıcaklığının ayarlanması, geri bildirim mekanizmalarına bağlı karmaşık bir sistemce düzenlenir. Sıcaklık ayarlanmasının algılayıcıları, beynin **hipotalamus** adı verilen bölgesinde yoğunlaşmıştır. Hipotalamustaki bir grup sinir hücresi, bir termostat gibi davranarak, normal sınırların dışındaki bir sıcaklığa ısı kaybettiren ya da kazandıran mekanizmaları harekete geçirerek



▲ **Şekil 40.16 İnsanda termoregülasyon olayında hipotalamusun termostatik işlevi.**

tepki verir (**Şekil 40.16**). Sıcaklık yükselince ya da düşünce, özel reseptörler sinyal göndererek hipotalamustaki termostatı uyarır. (Hipotalamusu ve kulakları aynı kan damarları beslediğinden, kulaktan ölçülen ateş, hipotalamustaki termostatın ölçtüğüyle aynıdır.) Normal sınırın altındaki vücut sıcaklıklarında, termostat ısı kaybını sağlayan mekanizmaları engelleyerek, vazokonstriksiyon ve tüylerin dikleşmesi gibi ısı koruyucu mekanizmaları etkinleştirerek bir yandan da ısı oluşturan mekanizmaları (titremeli ve titremesiz sıcaklık oluşturan) uyarır. Yükselen vücut sıcaklıklarına tepki olarak da termostat, ısı koruyucu mekanizmaları kapatarak, damarların genişletilmesi, terleme ve hızlı soluma gibi yollarla soğumayı sağlar.

Bazı bakteriyel ve viral enfeksiyonlarda, memeliler ve kuşlar vücut sıcaklıklarını yükseltirler. Çeşitli deneylerin gösterdiği gibi ateş, biyolojik termostatın ayarında yükselme anlamına gelmektedir. Örneğin, enfekte bir hayvanın hipotalamusunda yapay olarak sıcaklığın yükseltilmesi, vücudun geri kalan kısmında ateşin düşmesine yol açmaktadır!

Sadece endotermlerin ateşlerini yükseltebilmelerine karşın, kertenkeleler benzer bir tepki sergilemektedir. Çöl iguanası (*Dipsosaurus dorsalis*) belli bir bakteriyle enfekte olduğunda, daha sıcak bir ortam aramakta ve vücut sıcaklığını 2-4°C (4-7°F) normalin üzerinde tutmaktadır. Benzer gözlemler, balıklar, amfibiler hatta hamam böcekleri için geçerli olup, çoğu hayvan türünde enfeksiyonlara karşı bu tepkinin verildiğini göstermektedir.

Sıcaklık düzenlemesini derinliğine incelediğimize göre, şimdi bazı enerji koruyucu süreçleri ve hayvanların enerjiyi paylaştırmak, kullanmak ve saklamak için kullandıkları farklı yolları ele alacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 40.3

1. Aynı sıcaklıkta, "rüzgar etkisi" ile hareketli havanın daha soğuk hissedilmesine neden olan hangi ısı alışveriş sitemidir? Açıklayınız.
2. Çiçekler absorbladıkları güneş ışığına göre değişiklik gösterirler. Bu, soğuk bir sabahta nektar aramakta olan bir sinek kuşu için neden önemlidir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Sıcak bir günde uzun bir koşu sonunda, buzdolabında soğuk hiçbir içecek kalmadığını gördünüz. Eğer, çaresizlikten başınızı buzdolabının içine sokarsanız, bunun vücut sıcaklığınızın normale dönme hızına nasıl etkisi olur?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

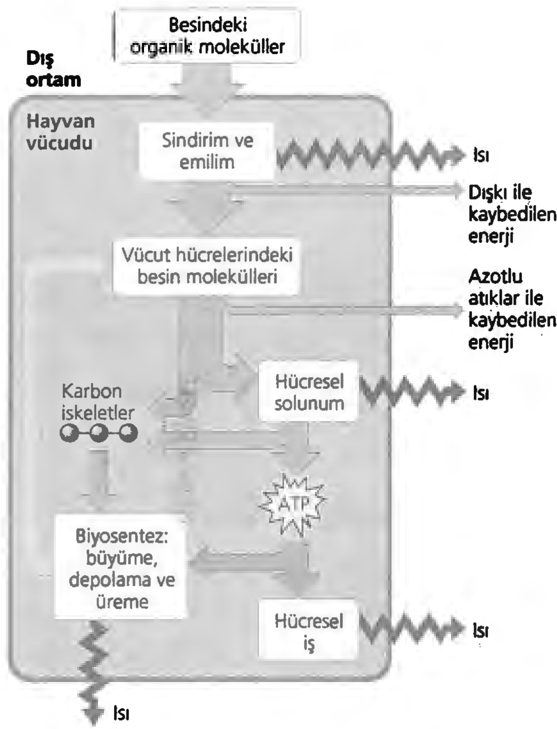
KAVRAM 40.4

Enerji gereksinimleri hayvanın boyutu, faaliyeti ve çevresiyle ilişkilidir

Bölüm 1'de sözü edilen biyolojinin birleştirici temalarından biri de, yaşamın enerji aktarımı ve değişimine gereksinim duyduğudur. Diğer organizmalar gibi hayvanlar da büyüme, tamir, aktivite ve üreme için kimyasal enerji kullanırlar. Bir hayvandaki toplam enerji akışı ve dönüşümü – **biyoenerjetik** – besin gereksinimlerini belirler ve bu, hayvanın boyutuyla, faaliyetiyle ve çevresiyle ilişkilidir.

Enerji Paylaşımı ve Kullanımı

Diğer bölümlerde tartıştığımız gibi, organizmalar kimyasal enerjiyi sağlama şekillerine göre sınıflandırılabilirler. Bitkiler gibi çoğu ototrof, enerjice zengin organik moleküller yapmak için ışık enerjisini kullanır ve daha sonra bunları yakıt



▲ **Şekil 40.17 Bir hayvanın biyoenerjetiği: genel bakış.**

BAĞLANTI KUR *Kavram 8.3'deki (s. 149-151) enerji eşleşmesi fikrini gözden geçiriniz. Sonra, ısının neden besinlerin emiliminde, hücresel solunumda ve biyopolimerlerin sentezinde oluştuğunu bu fikri kullanarak açıklayınız.*

olarak değerlendirirler. Hayvanlar gibi çoğu heterotrof da, kimyasal enerjilerini diğer organizmalar tarafından yapılmış olan organik maddece zengin besinlerden alırlar.

Hayvanlar, besinlerden aldıkları kimyasal enerjiyi metabolizma ve aktivitelerinde kullanırlar (**Şekil 40.17**). Besinler, enzimlerle gerçekleştirilen hidrolizle parçalanır (bakınız Şekil 5.2b) ve besin maddeleri vücut hücrelerince emilir. Çoğu besin maddesi, ATP üretiminde kullanılır. Hücresel solunum ve fermentasyonla üretilen ATP, hücresel işlevlerde, hücrelerin, organların ve organ sistemlerinin hayvanı canlı tutmak amacıyla yürüttüğü işlerde rol oynar. ATP şeklindeki enerji, ayrıca vücudun gelişme ve tamiri için gereken biyosentezde, yağlar gibi depo maddelerinin sentezinde ve gametlerin oluşturulmasında kullanılır. ATP'nin üretilmesi ve kullanımı, ısı üretir ve bu ısı, sonunda hayvanın çevresine verilir.

Enerji Kullanımının Ölçülmesi

Bir hayvanın sadece canlı kalabilmek için besininden aldığı toplam enerjinin ne kadarına gereksinimi vardır? Yürümek, yüzmek ya da bir yerden diğerine uçmak için ne kadar enerji harcanmalıdır? Üreme için hangi miktar enerji alınması gerekir? Fizyologlar bu tip soruları yanıtlamak için bir hayvanın kimyasal enerjiyi hangi hızla kullandığı ve bu miktarın farklı koşullardaki değişimini ölçmektedir.



▲ **Şekil 40.18 Yüzmekte olan bir köpekbalığının oksijen kullanım hızının ölçülmesi.** Bir araştırıcı, çekiç başlı yavru köpekbalığının tankında, geri dönüşümlü sudaki oksijen düzeyindeki düşüşü gözlemliyor.

Bir hayvanın belirli bir zaman biriminde kullandığı enerji miktarına onun **metabolik hızı** denir. Bu, belirli bir zaman aralığında biyokimyasal tepkimeler için harcanan toplam enerjidir. Enerji, jul (J), kalori (cal) ya da kilokalori (kcal) olarak ifade edilir. (Bir kilokalori, 1000 kalori ya da 4,184 jul'dur. Büyük C harfi ile yazılan Kalori, birçok beslenme uzmanlarınca kullanıldığı gibi aslında kilokalori demektir.)

Metabolik hız birkaç yolla hesaplanabilir. Hücresel solunumda kullanılan kimyasal enerjinin hemen hepsi ısı olarak açığa çıktığından, metabolik hız, bir hayvanın ısı kaybı izlenerek ölçülebilir. Bu amaçla araştırıcılar, içinde hayvanın ısı kaybını kaydeden bir cihazın yer aldığı, kapalı ve yalıtılmış bir bölme olan kalorimetre kullanırlar. Metabolik hız, ayrıca, hayvanın hücresel solunumla kullandığı oksijenin ya da ürettiği karbon dioksitin miktarını ölçerek de saptanabilir (**Şekil 40.18**). Araştırıcılar, metabolik hızı daha uzun süreler için hesaplamak istediklerinde besin tüketim hızını, besinin enerji içeriğini (her gram protein ya da karbonhidrat başına 4,5-5 kcal ve her gram yağ için 9 kcal) ve atık maddelerle (dışkı ve azotlu maddeler) kaybedilen kimyasal enerji miktarını kaydetmektedirler.

Minimum Metabolik Hız ve Termoregülasyon

Hayvanlar, hücresel işlevlerin sürekliliği, solunum ve kalp atışı gibi temel işlevler için minimum bir metabolik hızı korumak durumundadırlar. Araştırıcılar, bu hızı endotermler ve ektodermler için farklı yollarla ölçmektedirler. Büyümekte olmayan, dinlenme konumundaki, boş mideli ve stres altında olmayan bir endotermin minimum metabolik hızı, **bazal metabolik hız (BMH)** olarak adlandırılır. BMH, ısı üretilmeyen ya da yayılmayan "rahat" bir sıcaklık aralığında ölçülmelidir. Ektotermlerin minimum metabolik hızı, özgül bir sıcaklıkta ölçülmelidir, çünkü çevresel sıcaklık değişimleri vücut sıcaklığını dolayısıyla metabolik hızı değiştirmektedir. Dinlenme konumunda, belirli bir sıcaklıkta, aç ve stres-

siz bir ektotermin metabolik hızı, **standart metabolik hız (SMH)** olarak adlandırılır.

Minimum metabolik hızların karşılaştırılması, endotermi ve ektoterminin farklı enerji harcamaları olduğunu ortaya koymuştur. İnsanlarda, yetişkin erkekler için ortalama BMH, günde 1600-1800 kcal, yetişkin kadınlar içinse günde 1300-1500 kcal dir. Bu BMH'ler, 75 vatlık bir ampulün harcadığı enerjiye eşdeğerdir. Bunun aksine, bir Amerikan timsahının SMHı, 20° C (68° F) da günde sadece 60 kcal dir. Bu, ortalama aynı yapıda bir yetişkin insanınkinin 1/20'si olduğundan, ektoterminin düşük enerji gereksinimi çok açıktır.

Metabolik Hız Üzerine Olan Etkiler

Metabolik hız, hayvanın ektoterm ya da endoterm olmasının yanı sıra birçok faktör tarafından etkilenir. Bazı önemli olanlar, yaş, cinsiyet, boyut, aktivite, sıcaklık ve beslenmedir. Biz burada boyut ve aktivitenin etkilerini inceleyeceğiz.

Boyut ve Metabolik Hız

Büyük hayvanların vücut kütleleri fazla olduğundan daha çok kimyasal enerjiye gereksinim duyarlar. **Şekil 40.19a**'da da görüldüğü gibi, farklı boyut ve şekildeki çeşitli memelilerin vücut kütleleriyle toplam metabolik hızları arasındaki ilişki, şaşılacak düzeyde sabit değerler göstermektedir. Aslında, bakterilerden mavi balinaya değin çok farklı boyutlardaki organizmalarda bile, metabolik hızın vücut kütlesine oranı kabaca ¾'tür ($m^{3/4}$). Bilim insanları, hem ektotermler hem de endotermler için geçerli olan bu ilişkinin temelini hala araştırmaktadırlar.

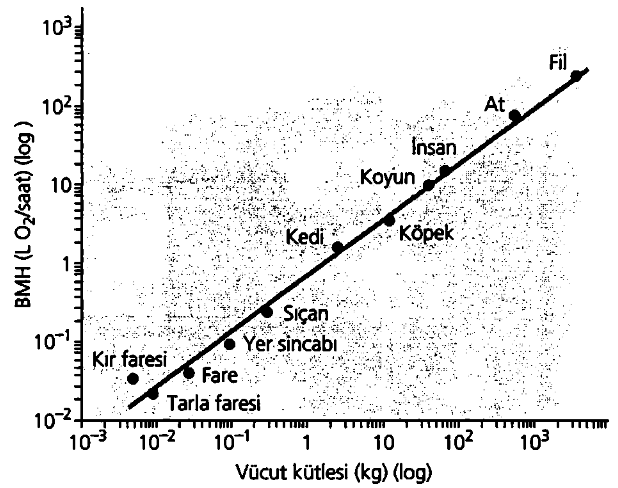
Metabolik hızın boyutla ilişkisi, vücut hücreleri ve dokular tarafından kullanılacak enerjiyi çok etkiler. **Şekil 40.19b**'de gösterildiği gibi, her gram vücut kütlesini korumak için gereken enerji, vücut boyutlarıyla ters ilişkilidir. Örneğin, bir farenin her gramı için gereken kalori miktarı, bir filin her gramı için gereken kalorinin 20 katıdır. Fakat, toplamda fil için gereken kalori miktarı fareninkinin çok üstündedir. Küçük olan hayvanın daha yüksek olan metabolik hızı, gram başına daha fazla oksijen taşınmasını gerektirmektedir. Bu nedenle, küçük hayvanın daha hızlı solunumu, fazla kan hacmi (boyutlarıyla orantılı) ve yüksek kalp atım hızı vardır. Ayrıca, her birim vücut kütlesi başına daha çok besin tüketmelidir.

Vücut boyutlarıyla bağlantılı biyoenerjetik kurallar, bir kazanım için başka bir şeyden ödün vermenin evrimi nasıl şekillendirdiği konusunda açık kanıtlar sunmaktadır. Vücut boyutları küçüldükçe, her gram dokunun enerji harcaması artmaktadır. Vücut büyüdükçe, gram doku başına enerji harcaması azalmakta, ancak alışveriş, destek ve hareket için vücudun daha büyük bir bölümü (fraksiyonu) gerekli olmaktadır.

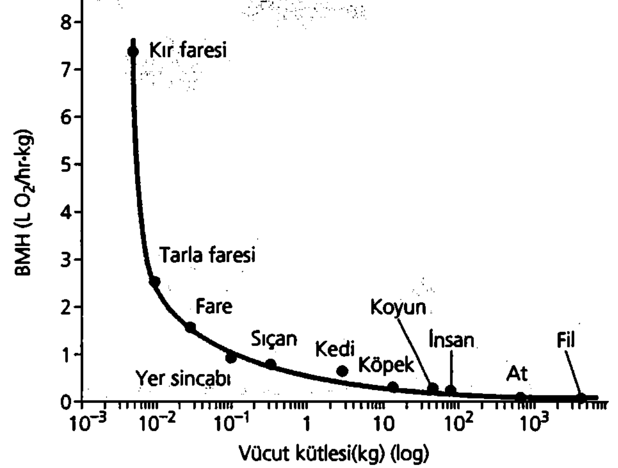
Aktivite ve Metabolik Hız

Hem ektotermler hem de endotermler için aktivite, metabolik hızı önemli ölçüde etkiler. Hareketsizce bir şey okuyan bir insan ya da kanatlarını oynatan bir sinek bile, BMH ya da SMH üzerinde enerji harcamaktadır. En yüksek metabolik hızlar (en fazla ATP kullanımı), ağırlık kaldırma, hızlı koşma ya da hızlı yüzme gibi üst derece faaliyetlerde gözlenir. Genelde, bir hayvanın sürdürebileceği en yüksek metabolik hız, aktivitenin süresiyle ters ilişkilidir.

Çoğu karasal hayvan için ortalama günlük enerji harcaması, BMH (endotermler için) ve SMH (ektotermler için) değerlerinin 2 ile 4 katıdır. Gelişmiş ülkelerdeki çoğu insanın günlük ortalama en düşük metabolik hızı, nispeten hareketsiz yaşam tarzını bir göstergesi olan BMH'ın yaklaşık 1.5 katı kadardır.

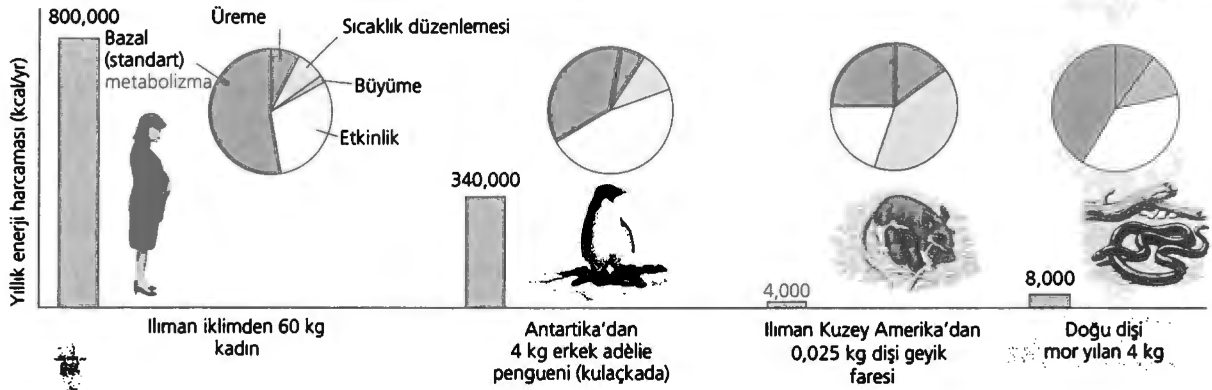


(a) Çeşitli memeliler için, bazal metabolik hızla (BMH) vücut büyüklüğü arasındaki ilişki. Büyüklük, kır faresinden file, 1 milyon kat artmaktadır.



(b) Aynı memeliler için vücut kütlesinin her kilogramı başına, BMH ile vücut büyüklüğünün ilişkisi.

▲ **Şekil 40.19 Metabolik hızla vücut büyüklüğü arasındaki ilişki.**



▲ **Şekil 40.20 Dört hayvan için enerji bütçeleri.** Dilimler, farklı işlevlerin yıllık enerji harcamalarını göstermektedir.

Enerji Bütçeleri

Gördüğümüz gibi, hayvanların besinlerden gelen kimyasal enerjiyi nasıl kullandıkları çevreye, davranışa, boyuta ve termoregülasyona bağlıdır. Bu etkenlerin hayvan vücutlarındaki biyoenerjetiği nasıl etkilediğini anlamak için, farklı boyutları ve sıcaklık düzenleme stratejileri olan dört karasal omurgalının tipik yıllık enerji "bütçelerini" ele alalım. Bunlar, 60 kg lık bir kadın, 4 kg lık erkek Adèlie pengueni, 25 g lık (0.025 kg) 1 dişi geyik faresi ve 4 kg lık dişi doğu mor yılanı olsun (**Şekil 40.20**). Bu enerji bütçelerine üreme dahil edilmiştir; çünkü bu, enerji dağılımını önemli ölçüde etkilemekte ve türün sağ kalabilmesi için elzemdir.

Endotermik bir memeli olan kadın, yıllık enerji bütçesinin en fazla bölümünü BMH, daha az kısmını da aktivite ve sıcaklık düzenlemesi için kullanır. % 1 oranındaki az miktarda büyüme, 1 kg yağ depolamaya ya da diğer dokuların 5-6 kg artışına eşdeğerdir. (Penguen ve farenin bütçelerinde büyüme, bu hayvanlar erişkin olduktan sonra yıldan yıla kilo almadıklarından gösterilmemiştir.) Dokuz aylık gebelik ve birkaç aylık emzirme, annenin yıllık enerji gereksinimin sadece % 5-8'idir.

Erkek penguen, enerjisinin en büyük bölümünü aktivite için harcar; çünkü, besin bulmak için yüzmek zorundadır. Oldukça iri ve iyi yalıtılmış olduğundan, soğuk Antarktika'da yaşamasına karşın görece az oranda sıcaklık düzenlemesi gideri vardır. Üreme ile ilgili yaklaşık % 6'lık yıllık enerji harcamasının çoğu, kuluçkaya yatmaya ve yavrulara yiyecek getirmeye harcanır.

Dişi geyik faresi, ılıman bir iklimde yaşamasına karşın, enerji bütçesinin büyük bir kısmını termoregülasyon için harcar. Küçük boyutlarının getirdiği yüksek yüzey/hacim oranı nedeniyle, vücut ısısını hızla kaybeder ve bu yüzden metabolik olarak sürekli ısı üretmek zorundadır.

Bu endotermik hayvanların aksine, ektotermik yılanın sıcaklık düzenleme gideri yoktur. Çoğu yılan gibi o da tüm yaşamı boyunca büyümeyi sürdürür. Şekil 40.20'deki örnekte olduğu gibi, bir yılda 750 g kadar yeni vücut dokusu oluşturur. Ayrıca, 650 g kadar da yumurta yapar. Yılanın ekonomik ektotermik stratejisi, onun aynı boyutlardaki endotermik penguenin harcadığı enerjinin sadece 1/40'i kadar enerji ile yetinmesini sağlar.

Şekil 40.20'deki tüm hayvanlar için hareket etme ve diğer etkinlikler, enerji bütçelerinin önemli bir kısmını oluşturur. Bazı hayvanlar, ileride göreceğimiz gibi aktivitelerini geçici olarak çok az bir düzeye indirerek enerji harcamalarını azaltırlar.

Torpor ve Enerjinin Korunması

Hayvanlar, homeostasis için sahip oldukları tüm adaptasyonlara karşın, ısılarını ve enerji bütçelerini dengeleme yeteneklerini sınayan zorlu koşullarla karşılaşabilirler. Örneğin, günün ya da yılın belirli zamanlarında çevreleri aşırı soğuk ya da sıcak olabilir, besin kıtlığı görülebilir. **Torpor**, hayvanların böyle zor ve tehlikeli durumlarda enerjilerini koruyabilmek için aktivite ve metabolizmalarını yavaşlattıkları fizyolojik bir adaptasyondur.

Memeli birçok küçük hayvan ve kuş, beslenme düzenlerine uyum sağlamış görünen günlük torpor sergilerler. Örneğin, bazı yarasalar geceleri beslenip gündüz torpora girerler. Kuzey Amerika baştankarası ve sinekkuşu, gün boyu beslenip, soğuk gecelerde torpora girer; baştankaraların vücut sıcaklıkları geceleri 10°C (18°F), sinekkuşlarının ise 25°C (45° F) düzeyine düşebilir. Günlük torpor sergileyen bütün endotermler görece küçüktürler; aktifken, yüksek metabolik hıza sahip olduklarından, çok fazla enerji harcaması yaparlar.

Kış uykusu (hibernasyon), uzun süreli bir torpor olup kış soğuklarına ve besin azlığına karşı bir adaptasyondur. Hibernasyona giren bir memelinin vücut sıcaklığı, termostatı kısıldığı için düşer. Sıcaklıktaki azalma aşırı olabilir: Hibernasyona giren bazı memeliler, vücut sıcaklıklarını 1-2°C'ye (34-36° F) kadar düşürebilirler; ve en azından bunlardan birisi olan Arktik yer sincabı (*Spermophilus paryii*), vücut sıcaklığını 0°C'nin (32°F) altına kadar (donmamış) indirebilmektedir. Zaman zaman, belki iki haftada bir, kış uykusundaki hayvanlar uyanarak, yeniden uyuyuncaya değin vücut sıcaklıklarını kısa süreli artırıp aktif hale gelmektedirler. Yine de hibernasyonla elde edilen enerji kazancı çok büyüktür: Uyku sırasındaki metabolik hızlar, hayvanın 36-38°C (97-100° F) olan normal vücut sıcaklığının korunması durumundakine göre 20 kat daha az olabilmektedir. Sonuç olarak, yer sincabı gibi kış uykusuna yatan hayvanlar kış boyunca, vücut dokularında ya da yuvalarında depoladıkları besinlerle yaşamlarını sürdürebilmektedir. Benzer şekilde, yaz torporu denen *estivasyon* olayındaki yavaş metabolizma ve aktif olmama durumu, hayvanların uzun süre devam eden yüksek sıcaklıklara ve su kıtlığına karşı yaşamlarını sürdürebilmelerini sağlamaktadır.

Hibernasyondaki hayvanların sirkadiyen ritimlerine ne olmaktadır? Geçmişte bazı araştırıcılar, kış uykusundaki hayvanlarda günlük biyolojik ritimler gözlediklerini kaydetmişlerdir. Ancak, bazı durumlarda hayvanlar muhtemelen torporda olup, kolayca aktif hale gelebilmekte, yani, "derin" kış uykusunda bulunmamaktadırlar. Yakın zamanda Fransa'da bir grup araştırıcı, bu soruyu farklı bir şekilde sorarak, biyolojik saatin kontrol ettiği ritmi değil, onun mekanizmasını incelediler (**Şekil 40.21**). Avrupa hamsteri ile çalışan araştırıcılar, saatin moleküler bileşenlerinin hibernasyon sırasında çalışmayı durdurduğunu buldular. Bu bulgular, sirkadiyen saatin en azından bu tür için hibernasyon sırasında durduğu hipotezini desteklemektedir.

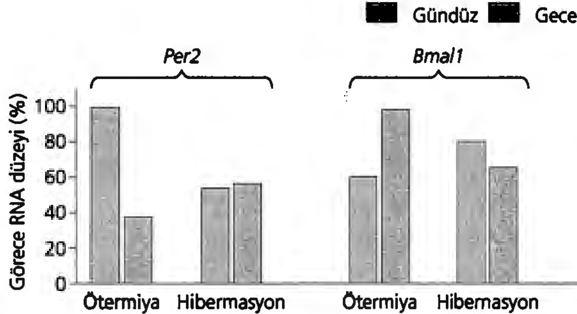
Bu bölüm, tüm bir hayvan üzerine odaklanarak vücut biçiminden enerji korunmasına kadar her şey tartışılmıştır. Organları ve organ sistemlerini oluşturan yaygın doku tiplerini gözden geçirdik. Ayrıca, vücut yapı planlarının çevreyle madde alışverişi sırasında nasıl rol üstlendiğini, bazı hayvanların iç ortamlarını nasıl kararlı tuttuklarını, vücut büyüklüğünün ve aktivitenin metabolik hızı nasıl etkilediğini inceledik. Bu ünitenin geri kalan kısmında, özelleşmiş organların ve organ sistemlerinin, yaşamın temel sorunlarını çözmede hayvanlara nasıl olanak sağladığı konusunu inceleyeceğiz.

▼ **Şekil 40.21** SORGULAMA

Kış uykusu (hibernasyon) sırasında sirkadiyen saate ne olur?

DENEY Kış uykusu sırasında 24 saatlik biyolojik saatin çalışıp çalışmadığını saptamak için Strasburg, Fransa'daki Louis Pasteur Üniversitesinden Paul Pévet ve arkadaşları, Avrupa hamsterindeki (Cricetus cricetus) sirkadiyen saatin moleküler bileşenlerini çalıştılar. Araştırıcılar, iki saat geninin – *Per2* ve *Bmal1* – RNA düzeylerini, normal etkinlikte (euthermia) ve kış uykusu sırasında, sürekli karanlık koşullarda ölçtüler. RNA örnekleri, memeli beyninde sirkadiyen ritimleri kontrol eden bir çift yapı olan suprakiyazmatik çekirdeklerden (SCN) elde edildi.

BULGULAR



SONUÇ Kış uykusu, hamsterin saat geni RNA düzeylerindeki sirkadiyen farklılıklarını bozmuştur. İleri araştırmaların gösterdiğine göre, bu bozulmanın sadece uyku sırasındaki karanlıktan kaynaklanmadığı, çünkü kış uykusuna yatmayan hayvanların karanlık saatlerdeki RNA düzeyleri, aydınlık saatlerdekilerle aynıdır. Araştırıcılar, Avrupa hamsterinin biyolojik saatinin kış uykusu sırasında durduğu ve muhtemelen bunun diğer kış uykusuna yatanlar için de geçerli olduğu sonucuna vardılar.

KAYNAK F. G. Revel et al., The circadian clock stops ticking during deep hibernation in the European hamster, *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 104: 13816-13820 (2007).

EĞER ÖYLE İSE? Yeni bir hamster geni keşfettiğinizi ve bu genin RNA düzeylerinin kış uykusu sırasında sabit olduğunu varsayınız. Ötermi (euthermia) sırasında, bu genin gece ve gündüz RNA düzeyleri hakkında, ne sonuca varırsınız?

KAVRAM KONTROLÜ 40.4

1. Aynı kütleye sahip bir fare ve kertenkele (ikisi de hareketsiz) aynı ortam koşullarına sahip odacıklara konulsa, hangi hayvanın oksijen kullanımı daha fazla olur? Açıklayınız.
2. Hangi hayvan, günlük olarak kendi ağırlığına oranla daha fazla besin tüketmelidir: bir ev kedisi mi ya da hayvanat bahçesindeki bir Afrika aslanı mı? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer Şekil 40.20'deki penguenin enerji dağılımını tüm yıl yerine sadece birkaç ay için gözlemlemişseniz, enerji dilimlerinden "büyümenin" en büyük dilimi aldığını fark etmiş olabilirsiniz. Yetişkin penguenlerin yıldan yıla büyümediklerini göz önüne alırsanız, bu bulguyu nasıl açıklarsınız?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 40.1

Organizasyonun her kademesinde hayvan yapı ve işlevi birbiriyle ilişkilidir (s. 852-860)

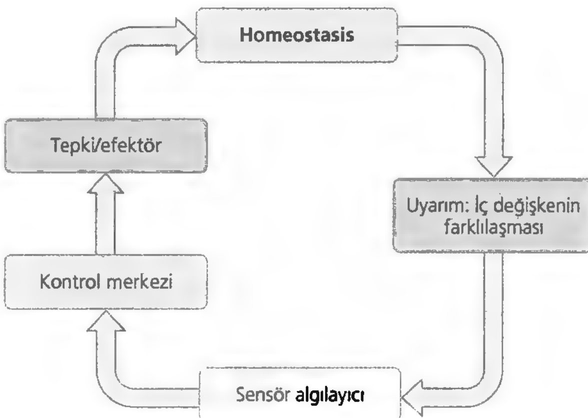
- Fizik yasaları, bir hayvanın boyutunun ve biçiminin evrimini kısıtlar. Bu kısıtlamalar, farklı türlerin benzer fakat bağımsız adaptasyonlarının ortak çevre koşullarına göre olması anlamındaki konvergent evrime katkıda bulunur.
- Her hayvan hücresinin sıvı bir ortamla temasta olması gereklidir. İki tabakalı basit kese şeklindeki ve yassı yapılar, dış ortamla en iyi temas sağlarlar. Daha karmaşık vücut yapılarının madde alışverişi için özelleşmiş çok kıvrımlı iç yapıları vardır.
- Hayvan vücutlarının hiyerarşik organizasyonunda, aynı yapı ve işleve sahip hücreler **dokuları** oluşturur. Farklı dokular **organları**, onların bir araya gelmesi de **organ sistemlerini** yapar. Hayvan dokuları, her biri ayrı işleve sahip dört ana gruba ayrılır. **Epitel doku**, vücudun içinde ve dışında çevreyle etkin temas yüzeyleri oluşturur. **Bağ dokusu**, diğer dokuları birbirine bağlar ve destekler. **Kas dokusu,** kasılarak vücudun hareket etmesini sağlar. **Sinir dokusu**, vücut boyunca sinir impulslarını iletir.
- Endokrin ve sinir sistemleri, vücudun farklı bölgeleri arasındaki iletişimi sağlayan iki sistemdir. Endokrin sistem, **hormon** adı verilen sinyal moleküllerini kan yoluyla yayar; ancak, her bir hormona belirli hücreler tepki verir. Sinir sistemi, elektriksel ve kimyasal sinyalleri kullanarak hücresel devrelerle özel bölgelere bilgi gönderir.

? *Büyük bir hayvan için küresel bir şekil çevreyle alışveriş açısından nasıl sorunlar oluşturur?*

KAVRAM 40.2

Birçok hayvanda geri bildirim, iç ortamın sürekliliğini kontrol eder (s. 860-862)

- Çevresel değişikliklerle karşılaşan hayvanlar, iç ortamlarındaki belirli farklılıkları *düzenlerken* (kontrol), belirli bazı içsel değişkenlerin dış ortamdaki değişikliklere *uyum göstererek* (uyumlu olarak) değişmesine izin verirler. İç ve dış ortamdaki değişimlere bakılmaksızın kararlı kalmak, **homeostasis** olarak adlandırılır.
- Homeostasis mekanizmaları genellikle **tepkinin uyarıyı** azalttığı **negatif geri bildirime** dayanır. Bunun tersine, **pozitif geri bildirimde**, gebelikten doğuma geçişte olduğu gibi, tepki tarafından uyarının şiddetinin artırılması söz konusudur.
- İç çevrenin kontrollü değişimi normal işlev için şarttır. **Sirkadiyen ritimler**, çevredeki aydınlık ve karanlık koşullardaki değişimlere bağlı olarak, metabolizma ve davranışlardaki günlük dalgalanmalardır. Diğer çevresel değişiklikler, değişmezlikteki geçici farklılaşmalar olan **aklimatizasyonu** tetikleyebilir.



? *Homeostasisi sabit iç çevre olarak tanımlamak doğru mudur?Açıklayınız.*

KAVRAM 40.3

Sıcaklığın düzenlenmesi için homeostatik süreçler, yapı, işlev ve davranışı kapsar (s. 862-868)

- Bir hayvan, iç ortam sıcaklığını kabul edilebilir sınırlar arasında **sıcaklık düzenlemesiyle** tutar. **Endotermler**, genelde metabolizmalarınca üretilen sıcaklıkla ısınırlar. **Ektotermler**, ısılarının çoğunu dış kaynaklardan sağlarlar. Endotermi, daha fazla enerji harcanmasını gerektirir. Vücut sıcaklığı, *poikilotermlerdeki* gibi, dış çevrenin sıcaklığına bağlı olarak değişebilir ya da *homeotermlerdeki* gibi görece sabit kalır.
- Sıcaklık düzenlenmesinde, fizyolojik davranışsal ayarlamalar, **radyasyon, buharlaşma, konveksiyon** ve **konduksiyon** yollarıyla oluşan ısı kazanımı ve kaybını dengeler. Yalıtım ve **ters akım alışveriş sistemi**, ısı kaybını azaltırken, hızlı soluma, terleme ve yıkanma buharlaşmayı artırarak vücudu soğutur. Ektotermler ve endotermler, çevreleriyle olan ısı alışverişini damarların genişletilmesi, daraltılması ve davranışsal tepkiler yoluyla ayarlarlar.
- Çoğu memeli ve kuş, vücut yalıtımlarını çevre sıcaklığındaki değişimlere tepki olarak ayarlarlar. Ektotermler, sıcaklıktaki değişimlere uyum için hücresel düzeyde bazı değişiklikler yaparlar.
- Memelilerde vücut sıcaklığının düzenlenmesinde **hipotalamus**, termostat görevi yapar. Bu termostatın ayarının yükseltilmesi (ateş) enfeksiyona karşı bir tepkidir.

? *İnsanların sıcaklıklarını ayarlayabildikleri göz önüne alınırsa, derinizin vücudun içinden daha soğuk olmasını nasıl açıklarsınız?*

KAVRAM 40.4

Enerji gereksinimleri hayvanın boyutu, faaliyeti ve çevresiyle ilişkilidir (s. 868- 872)

- Hayvanlar, kısa süreli olarak kullanmak amacıyla ATP olarak depoladıkları kimyasal enerjiyi besinlerden sağlarlar. Birim zamanda harcanan toplam enerji, bir hayvanın **metabolik hızıdır**. Endotermlerin metabolik hızları, genellikle ektotermlerinkinden daha fazladır.
- Aynı boyutlardaki hayvanlarda ve aynı koşullarda, endotermlerin **bazal metabolik hızları**, ektotermlerin **standart metabolik hızlarından** önemli ölçüde daha fazladır. Gram başına en düşük metabolik hız, benzer hayvanlarda vücut büyüklüğü ile ters orantılıdır. Hayvanlar enerjiyi, bazal (ya da standart) metabolizma, aktivite, homeostasis, büyüme ve üreme için paylaştırırlar.
- Aktivitenin ve metabolizmanın azalması demek olan **torpor**, çevresel koşullar zorlu olduğunda enerjinin korunmasını sağlar. Hayvanlar torpora, uyuma dönemlerinde (günlük torpor), kışın (hibernasyon) ya da yazın (estivasyon) girerler.

? *Çoğu kış uykusuna yatan hayvanlar küçüktür. Şekil 40.19'u inceledikten sonra, bu gözleminize bir açıklama öneriniz.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Çoğunluğu hücrelerin dış kısmında yer alan maddeden oluşmuş olan vücut dokusu hangisidir?
   a. epitel doku
   b. bağ dokusu
   c. iskelet kası
   d. düz kas
   e. sinir dokusu
2. Aşağıdakilerden hangisi bir hayvanın çevresiyle olan ısı değişim hızını artırır?
   a. tüyler ya da kürk
   b. damarların daralması
   c. vücut yüzeyine rüzgar esmesi
   d. ters akımla ısı değişimi
   e. balina yağı ya da yağ tabakası
3. Bir insanın, filin, penguenin, farenin ve yılanın enerji bütçeleri göz önüne alındığında, ---------------- en yüksek yıllık toplam enerji tüketen, ---------------- ise birim kütle başına en fazla enerji tüketen olacaktır.
   a. fil; fare
   b. fil; insan
   c. insan; penguen
   d. fare; yılan
   e. penguen; fare

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

4. Aynı şekle sahip daha küçük bir hücre ile karşılaştırıldığında, büyük hücre için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   a. daha az yüzey alanı vardır
   b. birim hacim başına daha az yüzey alanı vardır
   c. aynı yüzey/hacim oranı vardır
   d. mitokondrileri ve dış kaynaklı oksijen arasında daha az ortalama mesafe vardır
   e. daha az sitoplazma/çekirdek oranı vardır
5. Hangisinde bir hayvanın enerji ve madde girdisi, çıktısını aşar?
   a. hayvan, yüksek metabolik hızı nedeniyle daima daha fazla enerji almak zorunda olan bir endotermse
   b. eğer etkin bir şekilde besin arayışı içindeyse
   c. kış uykusundaysa
   d. büyüyor ve kütlesini artırıyorsa
   e. hiçbir zaman; homeostasis enerji ve madde bütçelerini daima dengeler
6. Yüksek ve oldukça sabit bir vücut sıcaklığı olan bir sürüngeni çalışıyorsunuz. Bu hayvanın bir endoterm mi yoksa ektoterm mi olduğunu nasıl belirlersiniz?
   a. Yüksek ve sabit vücut sıcaklığından, bir endoterm olduğunu anlarsınız.
   b. Bir ektoterm olduğunu, kuş ya da memeli olmamasından anlarsınız.
   c. Bu sürüngeni laboratuvarda farklı sıcaklıklarda tutarak, vücut sıcaklığının ve metabolik hızının değiştiğini görürsünüz ve bir ektoterm olduğuna karar verirsiniz.
   d. Çevresinin yüksek ve sabit bir sıcaklıkta olduğunu fark edersiniz. Vücut sıcaklığı çevre sıcaklığına uyum gösterdiğinden, bir ektoterm olduğuna karar verirsiniz.
   e. Sürüngenin metabolik hızını ölçersiniz, ılıman ormanlarda yaşayan yakın akrabalarınınkinden daha yüksek olduğundan, bu sürüngenin bir endoterm, akrabasının da bir ektoterm olduğuna karar verirsiniz.
7. Aşağıdaki hayvanlardan hangisi enerji bütçesinin en büyük yüzdesini homeostasis düzenlemesi için harcar?
   a. hidra
   b. denizanası (omurgasız)
   c. ılıman iklimli ormanda yaşayan bir yılan
   d. bir çöl böceği
   e. bir çöl kuşu
8. **ÇİZİNİZ** İnişli çıkışlı bir yolda, bir otomobili oldukça sabit bir hızda sürebilmek için gerekli olan kontrol devresinin (ya da devrelerinin) bir modelini çiziniz. Bir algılayıcı, bir uyarıcı ya da tepkiyi simgeleyen her özelliği gösteriniz.

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Alman biyolog Christian Bergmann, 1847 yılında, kuzey enlemlerinde (ekvatorun üzeri) yaşayan memeli ve kuşların, güneyde yaşayanlara göre daha iri yapılı olduklarını belirledi. Bu bulguyu destekleyecek evrimsel bir hipotez öneriniz.

10. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Doğu çadır kelebeği (*Malacosoma americanum*) tırtılları, ağaçlarda ördükleri çadır şeklindeki ipek yuvalarda yaşar. Bu böcekler, günlük sıcaklık dalgalanmasının dondurucu soğuklar ile çok sıcak arasında değiştiği erken ilkbahar aylarında, en erken faal olmaya başlayan böceklerdendir. Gün boyu, davranışlarında ilginç farklılıklar gözlenir: Sabah erken, yuvanın doğuya bakan yönünde sıkıca bir araya toplanmış olarak bulunurlar. Öğleden sonra, yuvanın alt tarafında, her tırtıl birkaç ayağından asılı durumdadır. Bu davranışı açıklayacak bir hipotez öneriniz. Bunu nasıl test edersiniz?

11. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Tıp konusunda araştırıcılar, farklı insan dokuları yerine geçecek yapay olanları araştırmaktadır. Yapay kan ya da deri, neden yararlı olabilir? Bu yapay olanların vücutta işlev görebilmesi için hangi özelliklere sahip olmaları gerekir? Hakiki olanlar neden daha iyi çalışır? Daha iyi çalışıyorlarsa neden hakiki olanları kullanmayalım? Başka hangi yapay dokular işe yarayabilir? Bunları yaparken ya da kullanırken hangi sorunlarla karşılaşmayı beklersiniz?

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Geri Bildirim Düzenlemesi Sıcaklık düzenlemesinde geri bildirim kontrolü üzerine yoğunlaşarak, kısa bir (100-150 kelimelik) kompozisyon yazarak, ateş çıkmaya başladığında neden titreme olduğunu da açıklayınız.

Seçilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji Ev Ödevleri

Özel Ders Termoregülasyon

Aktiviteler Hayvan Dokularına Genel Bakış • Epitel Doku • Bağ Dokusu • Kas Dokusu • Sinir Dokusu • Homeostasis • Düzenleme: Negatif ve Pozitif Geri Bildirim • Discovery Kanal Videosu : İnsan Vücuduna Giriş

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele.

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab. Ortamı • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Hayvanlarda Beslenme



▲ **Şekil 41.1 Zayıf bir balık bir ayıyı nasıl şişmanlatır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

41.1 Bir hayvanın diyeti kimyasal enerji, organik moleküller ve temel besin maddelerini sağlamalıdır

41.2 Besini işlemenin ana evreleri yeme, sindirme, emilim ve atıkların uzaklaştırılmasıdır

41.3 Besin işlenmesi olayının sıralanmış evreleri için özelleşmiş olan organlar memeli sindirim sistemini oluşturur

41.4 Omurgalı sindirim sistemlerinin evrimsel adaptasyonları diyetle bağlantılıdır

41.5 Sindirim, enerji depolanması ve iştah, geri bildirim devrelerince düzenlenir

GENEL BAKIŞ

Beslenme Gereksinimi

Şekil 41.1'deki Kodiak ayısı için yemek zamanı gelmiştir (somon için ise tamamen farklı bir durum). Balığın derisi, kasları ve diğer kısımları çiğnenerek parçalanacak, ayının sindirim sistemindeki asit ve enzimler tarafından yıkılacak ve sonunda küçük moleküller halinde emilerek ayının bünyesine girecektir. Hayvan **beslenmesi** olarak tanımlanan bu süreçte: besin alınmakta, parçalarına ayrılmakta ve emilmektedir.

Bir şelaleden yakalanan balıkla beslenmek sık rastlanan bir diyet olmamakla birlikte, bütün hayvanlar – ölü ya da diri, parçalayarak ya da bütün halinde – diğer organizmaları yerler. Bitkilerin aksine hayvanlar besini, hem enerji sağlamak hem de yeni moleküller, hücreler ve dokular yapmakta kullanacakları organik molekülleri bulmak amacıyla tüketirler. Bu ortak gereksinime karşın hayvanların çok çeşitli diyetleri vardır. Sığır, deniz sümüklüböceği ve termitler gibi **herbivorlar** (otçullar, otoburlar), genelde bitkiler ve alglerle beslenirler. Köpekbalıkları, atmaca ve örümcek gibi **karnivorlar** (etçiller, etoburlar), çoğunlukla diğer hayvanları yerler. Ayılar ve diğer **omnivorlar** (hepçil, hem et hem de ot yiyenler, Latince *omni*, tüm), aslında her şeyi yememekte, bitki ve alglerin yanı sıra bazen hayvanları da yemektedirler. Biz insanlar da, hamam böcekleri ve kargalar gibi omnivoruz.

Herbivor, karnivor ve *omnivor* terimleri, bir hayvanın genellikle yediği besin tipini ifade eder. Ancak şu da akılda tutulmalıdır ki, çoğu hayvan fırsatçı olup, normalde beslendikleri besin tipini bulamadıklarında başka besinleri de tüketebilmektedirler. Örneğin, geyikler herbivordurlar ama çim ve diğer bitkilerle beslenmenin yanı sıra, bazen böcekleri, solucanları ya da kuş yumurtalarını da yerler. Dikkate alınması gereken diğer bir şey de, mikroorganizmaların, her hayvanın diyetinde kaçınılmaz "katkı" yaptıklarıdır.

Hayvanlar yemek zorundadırlar. Ancak, yaşamayı sürdürmek ve üremek için besinlerin kullanımını, tüketimini ve depolanmasını da dengelemek zorundadırlar. Örneğin ayılar kış uykusuna hazırlık amacıyla, enerjiyi büyük ölçüde vücut yağı şeklinde depolarlar. Çok az ya da çok fazla yiyecek yemek, ya da yanlış yiyecek karışımlarını tüketmek, hayvanın sağlığını tehlikeye sokabilir. Bu bölümde, hayvanların besin gereksinimlerini inceleyecek, besinin elde edilmesi ve işlenmesi için gelişmiş çeşitli evrimsel adaptasyonları gözden geçirecek ve enerji girdisi ve harcanmasının düzenlenmesini araştıracağız.

KAVRAM **41.1**

Bir hayvanın diyeti kimyasal enerji, organik moleküller ve temel besin maddelerini sağlamalıdır

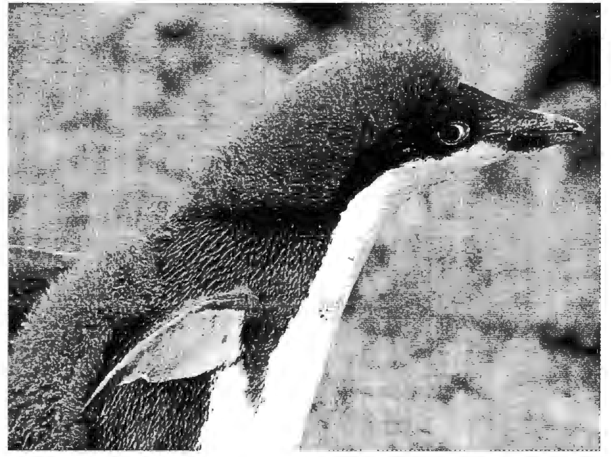
Genel olarak, yeterli bir diyetin besin olarak üç gereksinimi karşılaması beklenir: hücresel süreçler için kimyasal enerji, makromoleküller için organik yapı taşları ve temel (esasi) besin maddeleri.

Hücrelerin, dokuların, organların faaliyetleri ve tüm hayvanlar, diyetteki kimyasal enerji kaynağına bağımlıdırlar. Bu enerji, DNA eşlenmesinden hücre bölünmesine, görme

olayından uçuşa değin, çeşitli süreçlerin çalışması için gerekli olan ATP'nin üretiminde kullanılır. Hayvanlar, süreklilik gösteren ATP gereksinimini karşılamak için, karbonhidratlar, proteinler ve lipidlerin yer aldığı besin maddelerini, hücresel solunumda ve enerji depolanmasında kullanmak amacıyla yerler ve sindirirler.

ATP üretimi için yakıt işlevinin yanı sıra, bir hayvanın diyeti, biyosentez için gerekli ham maddeleri de sağlamalıdır. Büyümek, yaşamını sürdürmek ve üremek için gerekli kompleks molekülleri yapmak için bir hayvanın besininden iki tip organik öncü maddeyi alması gereklidir. Hayvanlar, bir organik karbon kaynağına (şeker gibi) ve bir organik azot kaynağına (protein gibi) gereksinim duyarlar. Hayvanlar, bu maddelerle başlayarak, çok çeşitli organik molekülleri yapabilirler.

Bir hayvanın hücrelerinin gereksinim duyduğu ancak sentezleyemediği maddelere **esansiyel nütrientler (temel besin maddeleri)** denir. Diyetle alınan bu temel besin maddeleri, bazı mineralleri ve önceden yapılmış organik molekülleri kapsamaktadır. Bazı besin maddeleri tüm hayvanlar için esansiyel özellik arz ederken, bazılarına sadece belirli türler gereksinim duyar. Örneğin, askorbik asit (vitamin C), insanlar, diğer primatlar, kobaylar, bazı kuşlar ve yılanlar için esansiyel besin maddesiyken, birçok diğer hayvan için değildir.



▲ **Şekil 41.2 Büyüme için protein depolama.** Antarktika'da yaşayan bu Adélie pengueni gibi, penguenler tüy değiştirme ve yeni tüy oluşturma zamanlarında çok fazla protein oluşturmalıdırlar. Yalıtkan tüylerinin geçici olarak yok olması nedeniyle, bu dönemde yüzemez ve beslenemezler. O zaman tüy proteinlerini oluşturmak için gerekli amino asitleri nasıl elde etmektedirler? Penguen tüy dökmeden önce, kas kütlesini büyük ölçüde artırır. Daha sonra bu ekstra kas proteinlerini parçalayarak tüy oluşumu için gerekli amino asitleri sağlar.

BAĞLANTI KUR *Şekil 5.15 deki örnekleri dikkate alarak, hayvanların hangi durumlarda amino asit gereksinimleri için protein depoladıkları hakkında bir genelleme yapınız.*

Esansiyel Nütrientler

Esansiyel besin maddeleri dört sınıfa ayrılır: esansiyel amino asitler, esansiyel yağ asitleri, vitaminler ve mineraller.

Esansiyel Amino Asitler

Hayvanlar protein sentezlemek için 20 amino aside gereksinim duyarlar (bakınız Şekil 5.16). Hayvan türlerinin çoğunluğu, diyetlerinde kükürt ve organik azot olduğu sürece bu amino asitlerin yarısı kadarını sentezleyecek enzimlere sahiptir. Geriye kalan amino asitler besinlerden hazır olarak alınmak zorunda olduğundan bunlara, **esansiyel amino asitler** denir. Erişkin insanların da içinde olduğu çoğu hayvan, diyetlerinde sekiz amino asidin bulunmasına gereksinim duyar (bebeklerin dokuzuncuya, histidine de gereksinimi vardır).

Et, yumurta ve peynir gibi hayvansal ürünlerdeki proteinler "tamdır"; yani onlar uygun oranlarda tüm esansiyel amino asitleri sağlarlar. Bunun aksine, çoğu bitki proteini "tam değildir", yani bir ya da daha fazla esansiyel amino asit bakımından eksiktir. Örneğin, mısır triptofan ve lizin bakımından, fasulye ise methionin bakımından eksiktir. Bununla birlikte vejetaryenler, farklı bitki proteinlerinin yer aldığı çeşitli diyetler sayesinde esansiyel amino asitlerin hepsini kolayca elde edebilirler.

Bazı hayvanların aşırı miktarda proteine gereksinim duydukları dönemleri atlatabilmeleri için adaptasyonları vardır. Örneğin penguenlerde tüy değiştirme zamanı, yeni proteinler ve tüyler için, kas proteinleri gerekli amino asitlerin kaynağını oluşturur **(Şekil 41.2)**.

Esansiyel Yağ Asitleri

Hayvanlar, gereksinimleri olan yağ asitlerinin tümünü değilse de bazılarını sentezleyecek enzimleri üretirler. Yapamadıkları **esansiyel yağ asitleri**, bir ya da daha çok çift bağ taşıyan, yani doymamış yağ asitleridir (bakınız Şekil 5.11). Örneğin, insanlar zar fosfolipidlerini yapmak için linoleik aside gereksinim duyarlar. İnsanların ve diğer hayvanların diyetlerinde yer alan tohumlar, tahıllar ve sebzeler genelde yeterli oranda yağ asitleri içerdiğinden, besin maddelerinin bu sınıfının eksikliği nadirdir.

Vitaminler

Nobel ödüllü Albert Szent-Gyorgyi'nin işaret ettiği gibi, " Vitamin, yemediğinizde sizi hasta eden maddedir". **Vitaminler**, diyette çok az oranda gereksinim duyulan ve çeşitli işlevleri olan organik moleküllerdir. Örneğin vitamin B_2, hücresel solunum da dahil olmak üzere, birçok metabolik süreçte kullanılan koenzim FAD'ye dönüştürülür (bakınız Şekil 9.12). İnsanlar için 13 vitamin tanımlanmıştır. Gereksinim duyulan oran, vitamine göre günlük 0.01 ile 100 mg arasında değişir.

Vitaminler, suda çözünen ve yağda çözünen olarak ayrılırlar (**Tablo 41.1**). Suda çözünenlerden B vitaminleri, genelde koenzim olarak işlev görür, vitamin C ise bağ dokusu yapımında gereklidir. Yağda çözünenlerden vitamin A, görme ile ilgili pigmentlerin yapısında yer alır, vitamin K ise kan pıhtılaşmasında işlev görür. Bir diğeri, vitamin D,

Tablo 41.1 İnsanların Vitamin Gereksinimleri

Vitamin	Ana Besin Kaynağı	Vücuttaki Temel İşlevi	Eksiklik Belirtileri
Suda Çözünen Vitaminler			
B_1 (thiamin)	Domuz eti, baklagil, yer fıstığı, tahıllar	Organik bileşiklerden CO_2'ti koparmada kullanılan koenzim	Beriberi (karıncalanma, zayıf koordinasyon, kalp işlevlerinde indirgenme)
B_2 (riboflavin)	Süt ürünleri, et, zenginleştirilmiş buğday, sebzeler	FAD ve FMN koenzimlerinin bileşeni	Ağız kenarlarında çatlak gibi deri sorunları
B_3 (niacin)	Fıstıklar, et, tahıl	NAD^+ ve $NADP^+$ koenzimlerinin bileşeni	Deri ve mide-bağırsak lezyonları, kuruntu, zihin bulanıklığı
B_5 (pantothenik asit)	Et, süt ürünleri, tam buğday, meyve, sebze	Koenzim A'nın bileşeni	Yorgunluk, uyuşmalar, el ve ayaklarda karıncalanmalar
B_6 (pyridoksin)	Et, sebze, tam buğday	Amino asit metabolizmasında kullanılan koenzim	Sinirlilik, kasılmalar, kas seğirmesi kansızlık
B_7 (biyotin)	Baklagil, diğer sebzeler, et	Yağ, glikojen ve amino asitlerin sentezinde koenzim	Deride pullanma, sinir kas rahatsızlıkları
B_9 (folik asit)	Yeşil sebzeler, portakal, fıstık, baklagil, tam buğday	Nükleik asit ve amino asit metabolizmasında koenzim	Kansızlık, doğum kusurları
B_{12} (kobalamin)	Et, yumurta, süt ürünleri	Nükleik asit ve alyuvar yapımı	Kansızlık, uyuşma, dengesizlik
C (askorbik asit)	Turunçgiller, brokoli,domates	Kollajen sentezinde kullanılır, antioksidan	İskorbüt hastalığı, yara iyileşmesinde gecikme
Yağda Çözünen Vitaminler			
A (retinol)	Koyu yeşil ve turuncu sebzeler ve meyveler, süt ürünleri	Görme pigmentlerinin bileşeni; epitel dokunun tamiri	Körlük, deri hastalıkları, zayıflamış bağışıklık
D	Süt ürünleri, yumurta sarısı	Kalsiyum ve fosforun emilim ve kullanımına yardımcı	Raşitizm (çocuklarda), kemik yumuşaması (erişkinlerde)
E (tokoferol)	Bitkisel yağlar, fıstık, tahıl	Antioksidan; hücre zarı hasarlarını engeller	Sinir sistemi dejenerasyonu
K (fillokinon)	Yeşil sebzeler, çay; ayrıca kolon bakterileri sentezler	Kan pıhtılaşmasında önemli	Kan pıhtılaşma sorunları

kalsiyum absorbsiyonu ve kemik oluşumunda yer alır. Diyetimizde gereksinim duyulan vitamin D miktarı değişkendir, çünkü biz bu vitamini deri güneş ışığına maruz kaldığı zaman başka moleküllerden sentezleyebiliriz.

Yetersiz beslenen insanlar için, günlük gereksinime göre vitamin desteği almak mantıklıdır. Ancak, sağlık için yüksek dozlarda vitamin almanın olumlu yanlarının gösterilememiş olmasının yanı sıra, zararları bile söz konusu olabilir. Suda çözünen vitaminlerin orta derecede aşırı dozları, muhtemelen zararlı değildir; çünkü bu vitaminlerin fazlası, idrarla dışarıya atılmaktadır. Ancak, yağda çözünen vitaminlerin fazlası, yağ dokusunda depolanır, böylece aşırı derecede tüketim, bu vitaminlerin toksik düzeylerde biriktirilmesine yol açabilir.

Mineraller

Beslenmeyle ilgili **mineraller**, demir ve kükürt gibi inorganik besin maddeleri olup genellikle küçük miktarlarda gereksinim duyulur -günde 1 mg dan az ile 2500 mg gibi. Tablo 41.2'de gösterildiği gibi, minerallerin hayvan fizyolojisinde çok çeşitli işlevleri vardır. Bazıları kofaktör olarak enzimlerin yapılarında yer alır; örneğin, magnezyum, ATP'yi parçalayan enzimlerde bulunur. Bunun tersine, sodyum, potasyum ve klor, sinirlerin işlevinde ve hücrelerle onları çevreleyen vücut sıvıları arasındaki ozmotik dengenin korunmasında rol oynarlar. Omurgalılar bir minerali – iyodu – özel olarak, metabolik hızı ayarlayan tiroit hormonlarının yapımında kullanırlar. Omurgalılar ayrıca, kemiğin yapımı ve korunmasında yüksek miktarlarda kalsiyum ve fosfora da gereksinim duyar.

Bazı minerallerin fazla miktarlarda alınması, homeostatik dengeyi bozarak sağlığı tehlikeye düşürebilir. Örneğin, çok tuz (sodyum klorür) alınması, yüksek tansiyona neden olabilir. Bu, Amerika Birleşik Devletleri'nde tipik bir sorun olup, normalde gereken miktarın 20 katı kadar tuz yenmesinin bir sonucudur. Hazır ve paketlenmiş besinler, tatlarından pek fark edilmese de sıklıkla yüksek oranlarda sodyum klorür içermektedir. Aşırı demir alımı da sağlığı tehlikeye sokabilir: Su kaynaklarının özellikle demirce zengin olduğu Afrika'nın bazı bölgelerinde yaşayan insan populasyonlarının %10'nunda aşırı demir yüklenmesine uygun olarak karaciğer hasarları ortaya çıkmıştır.

Tablo 41.2 İnsanlarda Mineral Gereksinimleri*

	Mineral	Ana Besin Kaynağı	Vücuttaki Temel İşlevi	Eksiklik Belirtileri
Günlük gereksinim 200 mg dan daha fazla	Kalsiyum (Ca)	Süt ürünleri, koyu yeşil sebzeler, baklagiller	Kemik ve diş oluşumu, kan pıhtılaşması, sinir ve kas işlevi	Büyüme geriliği, kemik yoğunluğunda azalma
	Fosfor (P)	Süt ürünleri, et, tahıl	Kemik ve diş oluşumu, asit-baz dengesi, nükleotid sentezi	Halsizlik, kemikten mineral kaybı, kalsiyum kaybı
	Kükürt (S)	Birçok kaynaktan protein	Bazı amino asitlerin bileşeni	Büyüme geriliği, halsizlik, şişlikler
	Potasyum (K)	Et, süt ürünleri, birçok meyve ve sebze, tahıl	Asit-baz dengesi, su dengesi, sinir işlevi	Kas zayıflığı, felç, mide bulantısı, kalp yetmezliği
	Klor (Cl)	Sofra tuzu	Asit-baz dengesi, mide özsuyu oluşumu, sinir işlevi, ozmotik denge	Kas krampları, iştah azalması
	Sodyum (Na)	Sofra tuzu	Asit-baz dengesi, su dengesi, sinir işlevi	Kas krampları, iştah azalması
	Magnezyum (Mg)	Whole grains, green leafy vegetables	Enzyme cofactor; ATP bioenergetics	Nervous system disturbances
Demir (Fe)		Et, yumurta, baklagil, tam tahıllar, yeşil yapraklı sebzeler	Hemoglobin ve elektron taşıyıcıların bileşeni; enzim kofaktörü	Demir eksikliği kansızlığı, halsizlik, bağışıklık eksikliği
Flor (F)		İçme suyu, çay, deniz ürünleri	Diş sağlığının korunması	Diş çürüme sıklığının artması
İyot (I)		Deniz ürünleri, iyotlu tuz	Tiroit hormonlarının bileşeni	Guatr (Tiroit bezi büyümesi)

*Çok az oranda gereksinim duyulan diğer mineraller krom (Cr), kobalt (Co), bakır (Cu), manganez (Mn), molibden (Mo), selenyum (Se) ve çinkodur (Zn). Bunlar ve tabloda yer alan mineraller fazla alındıklarında zararlıdırlar.

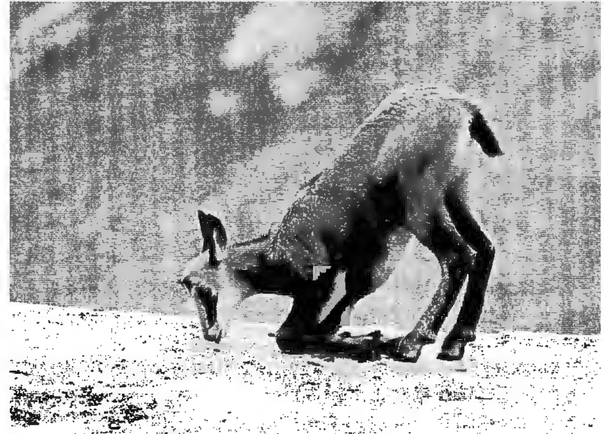
Beslenmeyle İlgili Eksiklikleri

Esansiyel besin maddelerinden bir ya da daha fazlasının eksik olduğu ya da vücudun gereksinim duyduğundan sürekli olarak daha az kimyasal enerji sağlayan diyetler, *kötü beslenmeye* yol açar. Beslenme eksikliğinin herhangi bir tipinden kaynaklanan kötü beslenme, insan sağlığı ve yaşamı üzerinde olumsuz etkilere sahiptir.

Esansiyel Besin Maddelerinin Eksiklikleri

Esansiyel besin maddelerinin yetersiz alınımı, gelişim bozukluklarına, hastalıklara ve hatta ölüme neden olabilir. Örneğin, sığırlar, geyikler ve diğer herbivorlar, fosfor içermeyen topraklarda yetişen bitkilerle beslenecek olurlarsa, tehlikeli düzeyde kırılgan kemiklere sahip olabilmektedirler. Otlayan bazı hayvanlar, eksik olan nütrientlerini, tuz ya da mineral yiyerek kapatırlar (**Şekil 41.3**). Karnivorlar arasında yer alan örümcekler, diyetlerindeki eksiklikleri gidermek için farklı avlara yönelerek beslenmeyle ilgili dengeyi sağladığı saptanmıştır.

Diğer hayvanlar gibi insanlar da, bazen esansiyel besin maddelerini içermeyen diyetlerden zarar görebilirler. Bir ya da daha fazla esansiyel amino asidi içermeyen yetersiz diyetler, insanlar arasında en sık rastlanan beslenme bozukluğu olan protein yetersizliğine yol açar. Örneğin, anne sütü yerine besininin hemen tümünü nişasta ve diğer karbonhidratlardan alan bir çocuk, protein yetersizliği ile karşılaşabilir. Bu tip çocuklar eğer bebeklik dönemini aşabilirlerse, çoğunlukla fiziksel ve zihinsel engelli olmaktadırlar.



▲ **Şekil 41.3 Esansiyel besin maddelerinin alınması.** Otçul yavru bir dağ keçisi (*Rupicapra rupicapra*), kayalık yaşam ortamında açıktaki tuz ve mineralleri yalamakta. Bu davranış tipi, yaşam ortamlarındaki toprak ve bitkilerin, sodyum, kalsiyum, fosfor ve demir gibi esansiyel besin maddelerini sağlayamadığında, hayvanlarda sıklıkla gözlenir.

Basit pirinç diyetleriyle geçinen toplumlardaki bireyler, sıklıkla körlük ya da ölüme neden olabilen A vitamini eksikliğiyle karşılaşırlar. Bu sorunun üstesinden gelmek için bilim insanları, havuçta bol bulunan turuncu pigment beta-karoteni sentezleyen bir pirinç soyu geliştirmişlerdir. Vücuda girdikten sonra beta-karoten, A vitaminine dönüştürül-

mektedir. Bu "Altın Pirincin" (bakınız Bölüm 38) yararı son derece fazladır; çünkü dünyada her yıl yaklaşık 1-2 milyon çocuk, A vitamini eksikliğinden ölmektedir.

Yetersiz Beslenme

Yeterli miktarda kimyasal enerji kaynağı sağlayamayan diyet, *yetersiz beslenmeye* yol açar. Yetersiz beslenen bir hayvan, bir dizi olayla karşılaşır: Vücut, önce depolanmış karbonhidrat ve yağları harcar; daha sonra kendi proteinlerini yakıt için yıkmaya başlar; kaslar küçülmeye başlar; beyin, protein eksikliğiyle karşılaşır. Eğer enerji girdisi, harcanandan az olursa, hayvan sonunda ölür. Önemli ölçüde yetersiz beslenen bir hayvan yaşasa bile, bazı hasarlar geri döndürülemeyebilir.

İnsanlarda yetersiz beslenme, kıtlık, savaş ya da başka bir kriz besin azlığına neden olduğunda görülür. AIDS salgınının gerek kırsal gerekse kentsel toplulukları çaresiz bıraktığı Sahra-altı Afrika'da, yaklaşık 200 milyon insan yeterli besin bulamamaktadır.

Bazen iyi beslenen insan topluluklarında da yeme bozuklukları nedeniyle yetersiz beslenme görülebilmektedir. Örneğin, genellikle kadınlarda gözlenen anoreksiya nervosa denen bozukluk, bireylerin kendilerini zorlayarak yemek yememelerine yol açmaktadır.

Beslenmeyle İlgili Gereksinimlerin Değerlendirilmesi

Bilim insanları için insan toplumunun ideal diyetini belirlemek önemlidir; ancak bu, çalışılması zor bir problemdir. Çalışma konusu olarak insanlar, pek çok zorluk sunar. Laboratuvar hayvanlarının aksine insanlar, genetik olarak çeşitlilik gösterirler. Ayrıca insanlar, araştırıcıların laboratuvar deney sonuçlarını karşılaştırmayı kolaylaştırmak için kullandıkları kararlı ve tek düze ortam koşullarına göre çok daha değişken ortamlarda yaşarlar. Etik kaygılar, ayrı bir engeldir. Örneğin, bir çocuğa zarar verecek şekilde onun besin gereksinimlerini araştırmak kabul edilemez.

İnsan beslenmesini araştırmada kullanılan yöntemler, zaman içinde önemli ölçüde değişmiştir. Bir yüzyıl önce vitaminleri bulan araştırıcılar, başkalarına zarar vermemek için, kendilerini denek olarak kullanmışlardı. Günümüzdeki araştırıcılar, besin alımını, depolanmasını ya da kullanılmasını etkileyen genetik bozukluklar üzerine yoğunlaşmaktadırlar. Örneğin, hemokromatosis adı verilen genetik bir bozukluk, vücuda aşırı miktarda demir emilmesine ve depolanmasına yol açmaktadır. İyi yanı, bu sık rastlanan bozukluğun tedavisi oldukça basittir: Belirli aralıklarla vücuttan kan alınması, homeostasisi sağlamaktadır. Araştırıcılar, hastalığı oluşturan bozuk genleri inceleyerek, demir emilimi konusunda çok fazla bilgi edinmiştir.

İnsan beslenmesiyle ilgili birçok görüş, populasyon düzeyinde insan sağlığı ve hastalıklarını inceleyen *epidemiyoloji* bilim dalından gelmiştir. Örneğin, 1970'lerde, araştırıcılar düşük sosyoekonomik düzeydeki kadınların, nöral tüp bozukluğuna sahip çocuk doğurma olasılığının daha fazla olduğunu keşfettiler. Nöral tüp bozukluğu, gelişmekte olan beyin ve omuriliği örten dokunun gelişmemesi nedeniyle ortaya çıkmaktadır (bakınız Bölüm 47). İngiliz bilim adamı Richard Smithells, bu kadınların yetersiz beslenmesinin buna neden olabileceğini düşündü. Richard Smithells, **Şekil 41.4**'de açıklandığı gibi, vitamin desteği ile, nöral tüp bozukluğu riskinin önemli ölçüde azaldığını saptadı. O, diğer çalışmalarında da folik asidin (vitamin B_9) özellikle bundan sorumlu vitamin olduğuna ilişkin kanıtlar elde etti, ve bu bulgu diğer araştırıcılar tarafından doğrulandı. Bu kanıta dayalı olarak, 1998 yılında Birleşik Devletlerde, ekmek, mısır gevrekleri ve diğer besinlere folik asidin eklenmesi zorunlu kılınmıştır. İzleyen çalışmalar, bu programın nöral tüp bozukluklarına rastlanma sıklığını önemli ölçüde azalttığını ortaya koymuştur. Böylece, mikro cerrahi ve karmaşık tanı yöntemlerinin ön planda olduğu zamanımızda, folik asit desteği ya da Altın Pirinç yenmesi gibi basit bir diyetsel değişimin, insan sağlığına ne denli büyük katkıda bulunduğu yadsınamaz bir gerçektir.

▼ **Şekil 41.4** **SORGULAMA**

Diyet, doğuştan gelen kusurların görülme sıklığını etkiler mi?

DENEY İngiltere'deki Leeds Üniversitesinden Richard Smithells, nöral tüp kusurlarında vitamin takviyesinin etkilerini incelemiştir. Bu kusuru taşıyan ve birden fazla doğum yapmış kadınlar, iki ayrı çalışma grubuna ayrılmışlardır. Deney grubu, bebek sahibi olmaya karar vermiş ve hamile kalmadan en az dört hafta önce multi vitamin almaya başlamış olanlardan oluşmaktadır. Vitamin verilmeyen kontrol grubu ise, vitamin almayı istemeyen ve halen hamile olanlardan oluşmaktadır. Her grupta hamilelikten kaynaklanan nöral tüp kusuru olanların sayısı belirlenmiştir.

DENEY

Grup	Çalışılan bebek/fetüs sayısı	Nöral tüp kusuru olan bebek/ fetüs sayısı
Vitamin takviyeliler (deney grubu)	141	1 (%0.7)
Vitamin takviyesi almayanlar (kontrol grubu)	204	12 (%5.9)

SONUÇ Bu çalışma, vitamin takviyesinin nöral tüp kusurlarının oluşmasına karşı en azından ilk gebelikten sonra koruma sağladığını göstermiştir. Sonraki deneyler de, sadece folik asitin aynı ölçüde koruma sağladığını kanıtlamıştır.

KAYNAK R. W. Smithells et al., Possible prevention of neural-tube defects by periconceptional vitamin supplemantation, Lancet 315: 339-340 (1980).

GÜNCEL SORGULAMA *Inquiry in action: Interpreting Scientific Papers* da yer alan orijinal makaleyi okuyarak analiz ediniz.

EĞER ÖYLE İSE? Daha sonraki çalışmalar, birinci hamileliklerdeki nöral tüp kusurlarının önlenmesinde folik asit takviyesinin bir rol oynayıp oynamadığını anlamak üzere düzenlenmiştir. Gereken denek sayısını saptamak için, araştırıcıların başka hangi bilgilere sahip olmaları gerekir?

KAVRAM KONTROLÜ 41.1

1. Hayvansal proteinleri yapmak için 20 amino asit gereklidir. Hayvanların diyetlerinde neden hepsi esansiyel değildir?
2. **BAĞLANTI KUR** Kavram 8.4'deki (s. 152-156) metabolik tepkimelerin enzimleri üzerindeki tartışmayı gözden geçiriniz. Daha sonra vitaminlerin diyette neden çok küçük miktarlarda gerektiğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Hayvanat bahçesindeki bir hayvan, yeterli oranda besin almasına karşın beslenme bozukluğu belirtileri gösteriyorsa, bir araştırıcının diyetteki eksik olan nütrienti bulmak için ne yapması gerekir?

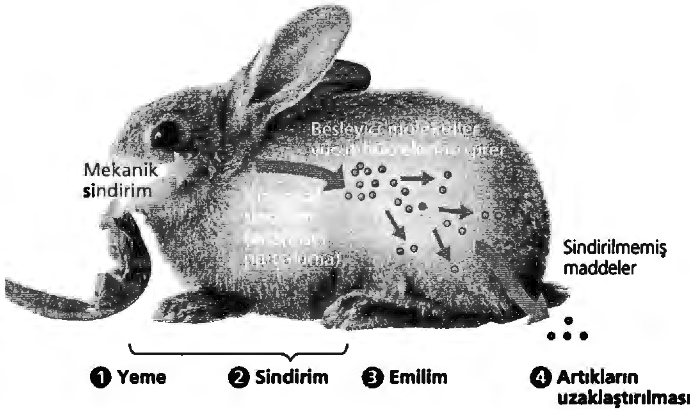
Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 41.2

Besini işlemenin ana evreleri yeme, sindirme, emilim ve atıkların uzaklaştırılmasıdır

Bu bölümde, bakış açımızı hayvanların besin gereksinimlerinden bu besinleri işlemede kullandıkları mekanizmalara döndüreceğiz. Besinin işlenmesi, dört ana bölümde gerçekleşir: yeme, sindirim, emilim ve atıkların uzaklaştırılması (**Şekil 41.5**). İlk aşama olan **yeme**, besinin alınmasıdır. **Şekil 41.6**, hayvanlarda evrimleşmiş olan temel beslenme mekanizmalarını göstermektedir. Hayvan türleri arasındaki besin kaynaklarının farklılıkları göz önüne alındığında, besine ulaşmanın da çeşitli yolları olacağı doğaldır. Ancak, biz daha çok paylaşılan süreçler üzerinde durup zaman zaman özel diyet ya da çevrelere yapılan bazı adaptasyonları inceleyeceğiz.

Besinlerin işlenmesinin ikinci aşaması olan **sindirim** olayında, besin, vücut tarafından emilebilecek kadar küçüklükteki moleküllere parçalanır. Çiğneme gibi mekanik sindirim, tipik olarak, kimyasal sindirimden önce yapılır. Mekanik sindirimde, besin küçük parçalara yıkılarak kimyasal süreç için yüzey alanı artırılır. Hayvanlar, besindeki proteinleri, karbonhidratları, nükleik asitleri, yağları ve fosfolipidleri doğrudan kullanamadıkları için kimyasal sindirim gereklidir. Bu moleküllerin zarlardan geçip, hücrelere ulaşamayacak denli büyük olmaları bir sorundur. Buna ek olarak, besinler hayvanın doku ve hücreleri için gereksinim duyduğu moleküllerle aynı değildir. Bununla birlikte, besindeki büyük moleküller bileşenlerine parçalandığında, hayvan bu parçalardan gereksinim duyduğu büyük molekülleri sentezleyebilir. Örneğin, meyve sinekleri ve insanların diyeti birbirinden çok farklı olmasına karşın, her ikisi de besinlerindeki proteinleri öncelikle aynı 20 amino aside parçalar; ve daha sonra onları kullanarak türleri için özgün proteinlerin tümünü sentezlerler.



▲ **Şekil 41.5 Besin işlenmesinin dört evresi.**

Bölüm 5'den anımsanacağı gibi hücre, bir makro molekülü ya da yağı, küçük elemanları bir araya getirerek yapar; bunu her bir yeni kovalent bağ için bir molekül su çıkartarak başarır. Enzimlerce yapılan kimyasal sindirim, bu süreci tersine çevirerek, aralara su molekülünün girmesiyle bu bağların kopmasına neden olur (bakınız Şekil 5.2). Bu parçalama işlemi *enzimatik hidroliz* olarak tanımlanır. Besindeki büyük moleküllerin sindiriminde çeşitli enzimler katalizörlük yapar. Polisakkaritler ve disakkaritler, basit şekerlere parçalanırlar; proteinler amino asitlerine yıkılır; ve nükleik asitler nükleotidler ve bileşenlerine parçalanırlar. Enzimatik hidroliz, aynı zamanda, yağlardan ve fosfolipidlerden yağ asitlerinin ve diğer bileşenlerin salınmasını sağlar.

Besin işlenmesinin son iki aşaması, besin sindirildikten sonra gerçekleşir. Üçüncü aşama olan **emilim**de, hayvanın hücreleri amino asitler ve basit şekerler gibi küçük molekülleri absorblar. **Atıkların uzaklaştırılması**, sindirim sisteminde sindirilemeyen maddelerin dışarıya atılmasıyla süreci tamamlar.

Sindirimin Yapıldığı Bölümler

Besin işlenmesine genel bakışta, sindirim enzimlerinin, hayvanların kendi vücut yapılarında yer alanlarla aynı olan biyolojik maddeleri (protein, yağ ve karbonhidrat gibi) hidroliz ettiğini gördük. O zaman, nasıl oluyor da hayvanlar kendi doku ve hücrelerini sindirmeden besinleri sindirebiliyorlar? Hayvan türleri arasında geniş bir çerçevede gözlenen evrimsel adaptasyon, besinin özel bölümlerde işlenmesidir. Bu bölümler hücre içi, besin kofulu şeklinde ya da sindirim organları ve sitemlerindeki gibi hücre dışı olabilir.

Hücre İçi Sindirim

Besin kofulları –hidrolitik enzimlerin besini parçaladığı hücresel organeller – sindirimin yapıldığı en basit kompartımandır. Besinin kofullar içinde hidrolize uğratılması, *hücre içi sindirim* olarak tanımlanır; ve hücre, katı besini fagositozla ya da sıvı besini pinositozla bünyesine aldıktan sonra hücre içi sindirim başlar (bakınız Şekil 7.22). Yeni oluşmuş besin kofulları, hidrolitik enzimleri içeren lizozomlarla birleşirler. Organellerin bu birleşmesi, besini enzimlerle bir

▼ Şekil 41.6

İnceleme Hayvanlardaki Dört Temel Beslenme Mekanizması

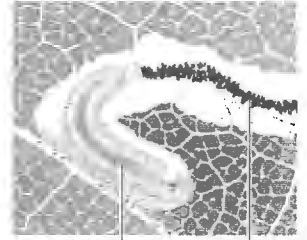
Askıdaki Maddelerle ve Filtrasyonla Beslenenler



Askıdaki Maddelerle ve Filtrasyonla Beslenenler
Birçok sucul hayvan, sudaki askıda kalan küçük organizmaları ya da besin parçacıklarını yer. Örneğin, midye ve istiridyeler, solungaçlarının üzerinden geçen suda bulunan besin parçacıklarını, solungaçlarındaki siller aracılığıyla hayvanın ağzına yönlendirerek **askıdaki maddeler ile beslenenlerdendir.** Şekilde görülen kambur balina gibi **filtrasyonla (süzüntüyle) beslenenler**, besinini yakalamak için filtre edici bir yapıdan yararlanır. Balinanın üst çenesine tutunmuş olan tarak benzeri plakalardan (balen) çok büyük hacimlerdeki suyun süzülmesiyle küçük omurgasızlar ve balıklar ayıklanır.

Substratla Beslenenler

Substratla beslenenler besinlerinin içinde ya da üzerinde yaşarlar. Bir güvenin larvası olan bu tırtıl, bir meşe yaprağının yumuşak dokusunu yiyerek arkasında dışkıdan oluşan siyah bir iz bırakmaktadır. Diğer substrat yiyiciler arasında, hayvan leşleri içinde kanallar açarak beslenen sinek larvaları (kurtçuklar) yer alır.



Sıvı ile Beslenenler



Sıvı ile beslenenler, canlı konaklarından besince zengin sıvıları emerler. Buradaki sivrisinek, içi boş iğne benzeri ağız parçaları ile konağı olan insanın derisini delerek kanla beslenmektedir (renklendirilmiş TEM). Benzer şekilde, yaprakbitleri de bitkilerin floemindeki sıvı üzerinden beslenirler. Bunlar gibi parazitlerin aksine bazı sıvı ile beslenenler, aslında konaklarına yarar sağlarlar. Örneğin, sinekkuşları ve arılar, nektar ile beslenirken çiçekler arası polen taşıması yaparlar.

İri besin parçaları yiyiciler

İnsanlar da dahil olmak üzere çoğu hayvan, besinlerini oldukça büyük parçalar halinde yiyen **bütün yutanlardandır.** Onların adaptasyonları arasında dokunaçlar, kıskaçlar, pençeler, zehir dişleri, çeneler ve avı öldüren ya da ondan büyük parçalar koparan dişler yer alır. Bu hayret uyandıran görüntüde, bir kaya pitonu yakalayıp öldürdüğü bir gazeli yutmaya hazırlanmaktadır. Yılanlar besinlerini çiğneyip parçalayamadıklarından bir bütün olarak yutmak zorundadırlar -avları yılanın çapından daha geniş olsa bile. Bunu yapabilmelerinin nedeni, alt çenelerinin elastik bir bağla kafatasına gevşek bir şekilde bağlı olması sonucu, ağız ve boğazlarını çok fazla genişletebilmeleridir. Avlarını bir saatten fazla sürebilen bir sürede yuttuktan sonra, piton, yemeğini iki hafta ya da daha uzun sürede sindirecektir.

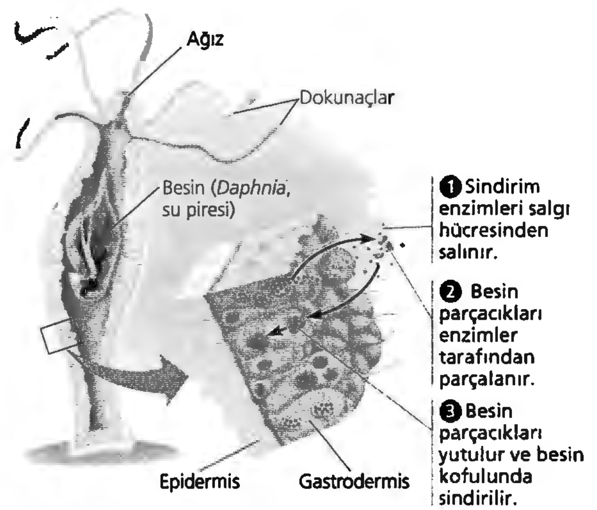


araya getirerek sindirimin, koruyucu bir zarla çevrili bir bölme içinde emniyetli olarak gerçekleşmesini sağlar.

Hücre Dışı Sindirim

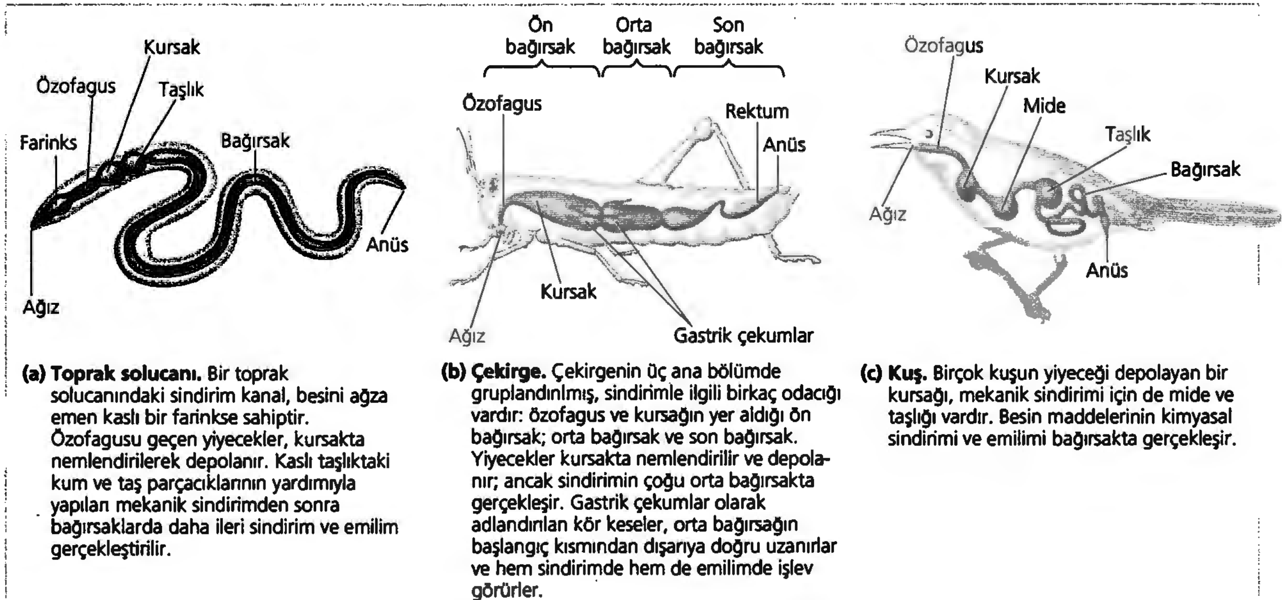
Çoğu hayvan türünde hidrolizin en azından bir kısmı, *hücre dışı sindirim* yoluyla gerçekleşir; hücre dışı sindirim, hayvanın vücudu içerisinde yer alıp dışarıyla bağlantısı devam eden bölümlerde besinlerin parçalanmasıdır. Sindirim için bir ya da daha fazla sayıda hücre dışı bölmeye sahip olmak hayvana, fagositoz yoluyla bünyesine alabileceğinden çok daha büyük besin parçalarını yeme yeteneği verir.

Görece basit vücut planına sahip birçok hayvan, tek bir açıklığı olan sindirim odacığına sahiptir (**Şekil 41.7**). **Gastrovasküler boşluk** olarak adlandırılan bu kese, sindirim için olduğu kadar, besin maddelerini vücutta dağıtma işlevini de üstlenir (terimin *vasküler* kısmı buna işaret eder). Hidralar olarak adlandırılan etobur Cnidaria üyeleri, gastrovasküler boşluğun nasıl çalıştığına iyi bir örnek oluşturur. Hidra, dokunaçlarıyla yakalanan avını ağzı yoluyla gastrovasküler boşluğuna yönlendirir. Bu boşluğu döşeyen gastrodermis dokusundaki özelleşmiş bez hücrelerinden salgılanan sindirim enzimleri, alınan avın yumuşak dokularını daha küçük parçalara ayırır. Gastrodermisin diğer hücreleri, bu besin parçalarını yutar ve makromoleküllerin sindiriminin büyük kısmı, süngerlerde olduğu gibi, hücre içi olarak sürdürülür. Hidra yemeğini sindirdikten sonra, gastrovasküler boşlukta sindirilmeden kalan küçük kabukluların dış iskeletleri gibi sindirilmemiş atıkları, yiyecekleri içeriye aldığı aynı açıklıktan dışarıya atar. Birçok yassı solucan da tek delikli gastrovasküler boşluğa sahiptir (bakınız Şekil 33.10).



▲ **Şekil 41.7 Hidrada sindirim.** Sindirim, gastrovasküler boşlukta başlar; ve sindirim, gastrodermisin özelleşmiş hücreleri tarafından küçük besin parçacıkları yutulduktan sonra hücre içinde tamamlanır.

Cnidaria üyeleri ve yassı solucanların aksine, çoğu hayvan, ağız ve anüs denen iki açıklık arasında uzanan sindirim kanalına sahiptir (**Şekil 41.8**). Böyle bir kanal, *tam sindirim kanalı* ya da daha iyi bilinen adıyla **sindirim borusu** olarak adlandırılır. Besin sindirim kanalı boyunca tek yönde hareket ettiğinden sindirim borusu, sindirimin ve besin emiliminin gerçekleştiği özelleşmiş bölümler şeklinde organize edilebilir. Sindirim borusuna sahip bir hayvan, daha önce yediği besinler sindirilirken yeni besin almayı sürdüre-



(a) Toprak solucanı. Bir toprak solucanındaki sindirim kanal, besini ağza emen kaslı bir farinkse sahiptir. Özofagusu geçen yiyecekler, kursakta nemlendirilerek depolanır. Kaslı taşlıktaki kum ve taş parçacıklarının yardımıyla yapılan mekanik sindirimden sonra bağırsaklarda daha ileri sindirim ve emilim gerçekleştirilir.

(b) Çekirge. Çekirgenin üç ana bölümde gruplandırılmış, sindirimle ilgili birkaç odacığı vardır: özofagus ve kursağın yer aldığı ön bağırsak; orta bağırsak ve son bağırsak. Yiyecekler kursakta nemlendirilir ve depolanır; ancak sindirimin çoğu orta bağırsakta gerçekleşir. Gastrik çekumlar olarak adlandırılan kör keseler, orta bağırsağın başlangıç kısmından dışarıya doğru uzanırlar ve hem sindirimde hem de emilimde işlev görürler.

(c) Kuş. Birçok kuşun yiyeceği depolayan bir kursağı, mekanik sindirimi için de mide ve taşlığı vardır. Besin maddelerinin kimyasal sindirimi ve emilimi bağırsakta gerçekleşir.

▲ **Şekil 41.8 Sindirim kanallarındaki farklılıklar.**

bilir; oysa bu, gastrovasküler boşluğu olan hayvanların çok zor yapabileceği bir beceridir. Sonraki kısımda, sindirim kanalının yapısal ve işlevsel organizasyonunu işleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 41.2

1. Gastrovasküler boşlukla sindirim borusunu, genel yapıları açısından karşılaştırınız.
2. Yemiş olduğunuz yiyeceklerdeki besin maddeleri, sindirim işlemlerinden geçirilip emilme aşamasından öncesine kadar, aslında vücudunuzun "içinde" değildir demek ne anlama gelir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Geniş düşünülürse, bir hayvandaki sindirimle bir otomobilin yakıt yakması arasında ne tür bir benzerlik vardır? (Oto mekaniğinden anlamanız gerekli değildir.)

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 41.3

Besin işlenmesi olayının sıralanmış evreleri için özelleşmiş olan organlar memeli sindirim sistemini oluşturur

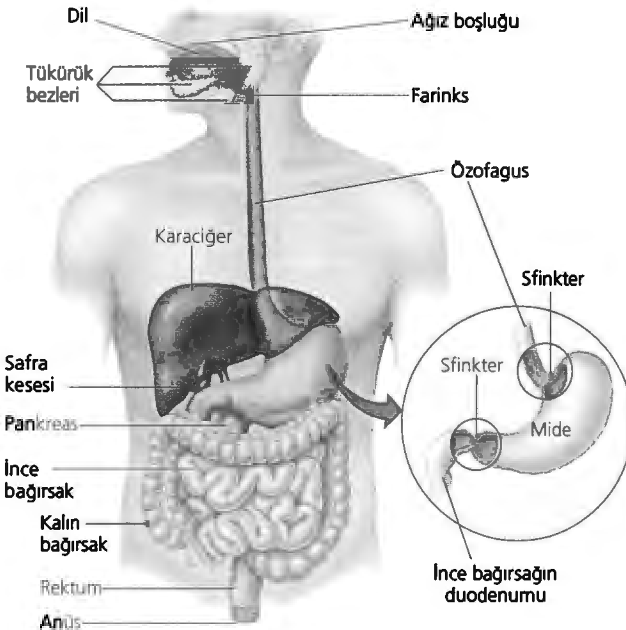
Memeliler de dahil olmak üzere çoğu hayvanın sindirim kanalı olduğundan, memeli sindirim sistemini, besin işlenmesinin temel unsurlarını içeren temsilci bir örnek olarak ele alabiliriz. Memelilerde sindirim sistemi, sindirim kanalı ve bu kanala çeşitli sindirim sıvılarını borucuklar aracılığıyla salgılayan bezlerden oluşur (**Şekil 41.9**). Memeli sindirim sisteminin yardımcı bezleri olarak üç çift tükürük bezi, pankreas, karaciğer ve safra kesesi yer alır.

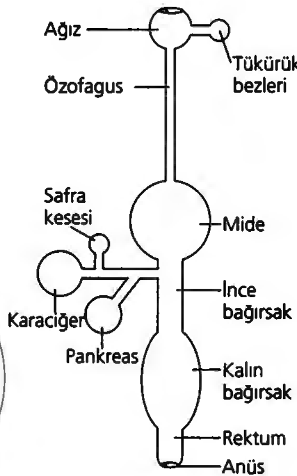
Besin, sindirim kanal boyunca, kanalın duvarında yer alan düz kasların birbirini izleyen kasılıp gevşeme dalgaları sayesinde, yani **peristalsis** ile itilir. Özelleşmiş bazı bölgelere geçiş noktalarında **sfinkter** adı verilen halkasal kas yapısında kapakçıklar bulunur. Sindirim kanalını kapatmak için torba ağzı büzen ip gibi çalışan sfinkterler, maddelerin bölümler arasındaki geçişini düzenlerler.

İnsan sindirim sistemi bir model olarak ele alarak, yemeğimizin sindirim kanaldan ilerleyişini izleyelim. Bunu yaparken, her bölümde besine nelerin olduğunu daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Ağız Boşluğu, Yutak ve Yemek Borusu

Yeme ve sonraki sindirim aşamaları, **ağız boşluğunda** gerçekleşir. Mekanik sindirim, farklı şekillerdeki dişlerin kesme, parçalama ve ezme işlevleri sonucunda besinin yüzey alanının genişletilmesi ve daha küçük parçalarına ayrılması ile başlar. Bu sırada besinin varlığı, ağız boşluğuna açılan kanallar aracılığıyla **tükürük bezlerinin** sinirsel olarak uyarılması sonucu salgı yapmasını sağlar. Tükürük, besin ağza girmeden önce, yeme ve günün saati arasında, pişme kokusu ya da başka bir uyarı sonucu öğrenilmiş bir refleksle bağlantılı olarak da salgılanabilir.





İnsan sindirim sisteminin şematik çizimi (yardımcı bezler mor renktedir.)

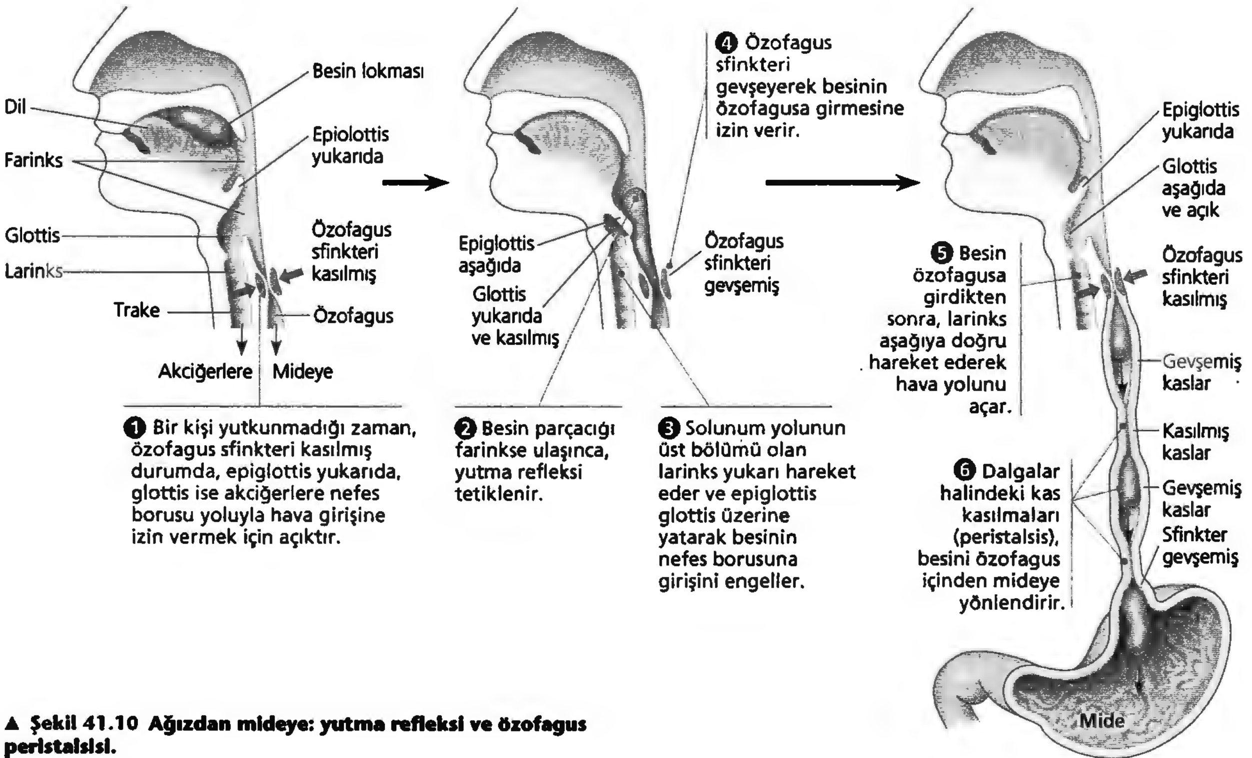
◄ **Şekil 41.9 İnsan sindirim sistemi.** Yiyecek çiğnenip yutulduktan sonra, özofagusu 5-10 saniyede geçerek, içinde yaklaşık 2-6 saat kalarak kısmen sindirileceği mideye ulaşır. Son sindirim ve besin maddelerinin emilimi 5-6 saatlik bir sürede ince bağırsakta gerçekleşir. Sindirilmeyen maddeler 12-24 saat içinde kalın bağırsaktan geçerek dışkı halinde anüsten atılır.

Tükürük kimyasal sindirimi başlatırken, ağız boşluğunu da korur. Tükürükte bulunan **amilaz** enzimi, nişastayı (bitkilerdeki bir glukoz polimeri) ve glikojeni (hayvanlardaki glukoz polimeri) daha küçük polisakkaritlere ve disakkarit maltoza parçalar. Tükürüğün koruyucu etkisinin çoğu su, tuzlar, hücreler ve müsin adı verilen kaygan özellikteki glikoproteinlerin (karbonhidrat-protein birleşimi) oluşturduğu **mukus** tarafından sağlanır. Tükürükteki mukus, ağzın içini sürtünmeden korurken, yutmayı kolaylaştırmak için de besini kayganlaştırır. Tükürüğün içindeki diğer bileşikler, asitleri nötralize ederek diş çürümelerinin önüne geçen tamponlar ve yiyeceklerle ağız yoluyla girebilecek bakterilere karşı koruma sağlayan antimikrobiyal maddelerdir (lizozim gibi; bakınız Şekil 5.18).

Bir binaya girenleri denetleyen ve yönlendiren kapıcı gibi, dil, ağza giren besinleri ayırarak ve daha ileri yönlendirerek sindirime yardımcı olur. Besin ağza girdiğinde dil, hangi parçanın daha ileri işleme alınacağına dair kritik kararı verir. (Tat duyusunun tartışıldığı Bölüm 50'ye bakınız.) Besin kabul edildikten sonra çiğneme sürerken, dil hareketleri besini **lokma** adı verilen yuvarlak bir şekle sokar. Yutma sırasında dil, lokmayı ağzın gerisine, farinkse doğru iterek işlemi kolaylaştırır.

Boğaz bölgesi ya da **yutak (farinks),** iki yöne ayrılır: yemek borusu ve nefes borusu (trake). **Yemek borusu (özofagus),** mideye bağlanırken, trake akciğerlere gider. Bu nedenle, besinin hava yolunu tıkamaması için çok iyi yönlendirilmesi gereklidir. Yutkunduğunuzda, *epiglottis* adı verilen kıkırdak bir kapak, ses telleri ve aralarındaki açıklığı, yani *glottisi* kapatır. Solunum yolunun üst bölgesi olan *larinksin* hareketleriyle yönlendirilen bu yutma refleksi, lokmayı yemek borusunun girişine yöneltir (**Şekil 41.10, ❶-❷**). Eğer yutma refleksinde bir bozukluk olursa, besin ya da sıvılar nefes borusuna girerek tıkanmaya ve boğulmaya yol açabilir. Bunun önlenmesi, kuvvetli öksürük, sırta birkaç kez vurulması ya da diyaframın güçlü bir şekilde yukarı doğru itilmesi (Heimlich manevrası) ile sağlanabilir.

Yemek borusu hem çizgili hem de düz kaslar içerir (bakınız Şekil 40.5). Çizgili kaslar, yemek borusunun üst tarafında yer alır ve yutma sırasında etkindir. Geri kalan bölümde, düz kaslar peristalsiste görev yaparlar. Yinelenen ritmik kasılmalar, her lokmayı mideye doğru ilerletir (bakınız Şekil 41.10, ❻). Sindirim sisteminin diğer bölümlerinde de olduğu gibi, özofagusun yapısı işlevine uygundur ve türlere göre farklılık gösterir. Örneğin, balıkların tali yol sağlayacak akciğerleri olmadığından çok kısa bir yemek boruları vardır. Zürafaların çok uzun yemek borusuna sahip olmaları ise şaşırtıcı değildir.



▲ **Şekil 41.10 Ağızdan mideye: yutma refleksi ve özofagus peristalsisi.**

Midedeki Sindirim

Diyaframın hemen altında yer alan **mide**, besinleri depolar ve proteinlerin sindirimini başlatır. Akordeon benzeri kıvrımları ve çok elastik duvarıyla bu organ, yaklaşık 2 L besin ve sıvı barındıracak düzeyde esneyebilir. **Mide özsuyu** olarak adlandırılan bir sindirim sıvısı salgılayan mide, besinlerle bu sıvıyı karıştıracak kasılmalar yapar. Yenmiş besinler ve sindirim sıvısının oluşturduğu karışıma **kimus** adı verilir.

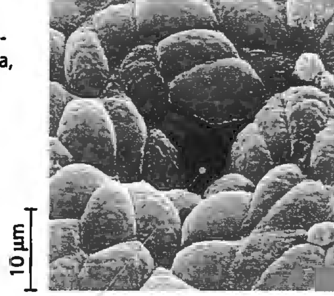
Midedeki Kimyasal Sindirim

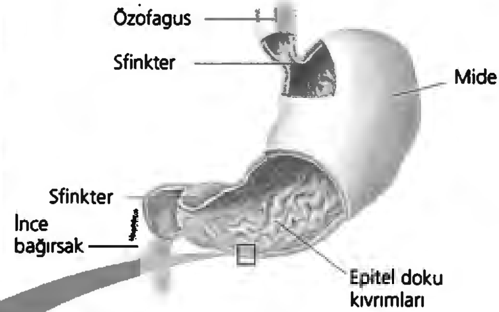
Mide özsuyunun iki elemanı kimyasal sindirimi yürütür. Bunlardan biri, ette ve bitkisel maddelerdeki hücreleri bir arada tutan hücre dışı matriksi parçalama işlevini yapan hidroklorik asittir (HCl). Bu asidin derişimi öylesine yüksektir ki, mide özsuyunun pH'sını yaklaşık 2 yapar; ve bu pH değeri, demir çivileri eritmeye (ve birçok bakteriyi öldürecek) yetecek kadar asitlik sağlayan bir değerdir. Bu düşük pH, besindeki proteinleri denatüre (çözerek) ederek peptid bağlarını açığa çıkarır. Açığa çıkan bu bağlar, mide özsuyunun ikinci elemanı olan protein parçalayıcı bir **proteaz,** ya da **pepsin** tarafından koparılır. Çoğu enzimin aksine pepsin, güçlü asidik ortamlarda en iyi çalışır. Peptid bağlarını koparak, proteinleri daha küçük peptidlere parçalar. Amino asit birimlerine kadar olacak daha ileri sindirim, ince bağırsakta gerçekleşir.

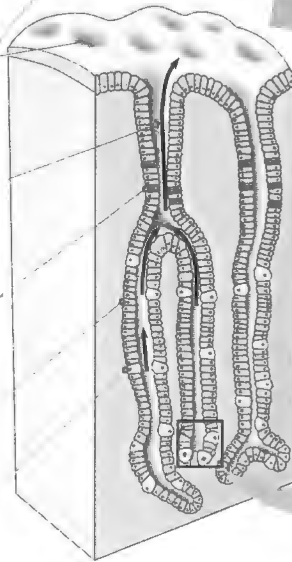
Mide özsuyu, onu yapan mide hücrelerini neden parçalamaz? Bunun yanıtı, mide özsuyu içeriğinin mide boşluğuna dökülünceye değin inaktif halde olmasındandır. Mide özsuyu elemanları, midenin salgı bezleri tarafından üretilir (**Şekil 41.11**). *Parietal hücreler,* HCl'yi yapan hidrojen ve klor iyonlarını salgılarlar. Parietal hücreler, ATP ile çalışan bir pompa ile hidrojen iyonlarını mide boşluğuna pompalarlar. Orada, hidrojen iyonları, parietal hücrelerin özgül zar kanallarından süzülen klor iyonlarıyla birleşir. Bu arada *şef hücreler,* mide boşluğuna, inaktif durumdaki pepsin olan **pepsinojeni** salgılarlar. HCl, pepsinojen molekülünün küçük bir kısmını keserek aktif merkezi açığa çıkarır ve pepsin oluşur. Bu süreçler boyunca, hem HCl hem de pepsin, midedeki bez hücrelerinin içerisinde değil, mide boşluğunda oluşur.

Hidroklorik asit az miktarda pepsinojeni pepsine dönüştürdükten sonra, pepsinin kendisi geride kalan pepsinojenin aktifleştirilmesine yardımcı olur. HCl gibi pepsin de, pepsinojenin aktif merkezini açığa çıkaracak kesme işlemini yapa-

▶ **Şekil 41.11 Mide ve salgıları.** Bu mikroskop resmi (renklendirilmiş TEM), midenin iç duvarında, sindirim sıvılarının salgılandığı bir çukuru göstermektedir.







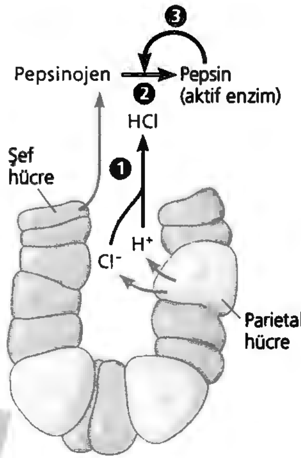
Midenin iç yüzeyi. Mide duvarının iç yüzeyi çok sayıda katlanmalar göstermektedir ve tübüler mide bezlerinin açıldığı birçok çukura sahiptir.

Mide bezleri. Mide bezleri, farklı bileşenlere sahip mide salgıları yapan üç tip hücreden oluşur: mukus hücreleri, şef hücreler ve parietal hücreler.

Mukus hücreleri mukus salgılar; mukus mideyi döşeyen hücreleri korur ve kayganlaştırır.

Şef hücreler, bir sindirim enzimi olan pepsinin inaktif şekli olan pepsinojeni salgılarlar.

Parietal hücreler, hidroklorik asit (HCl) salgılarlar.



Mide özsuyunun üretimi

1. Pepsinojen ve HCl, mide boşluğuna salgılanır.
2. HCl pepsinojeni pepsine dönüştürür.
3. Pepsin, bir zincirleme reaksiyon yaratarak daha çok pepsinojeni aktifleştirir. Pepsin, proteinlerin kimyasal sindirimini başlatır.

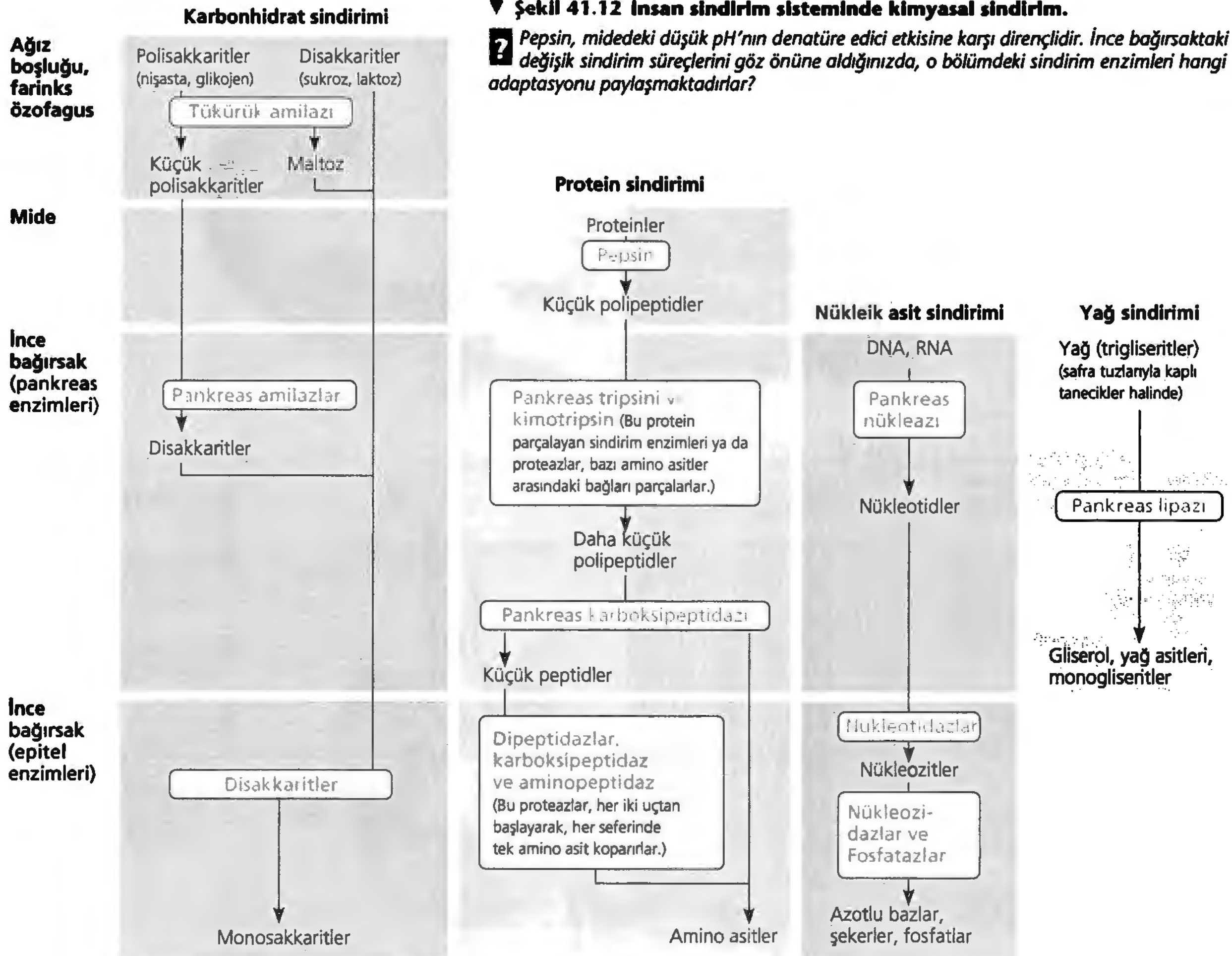
bilir. Bu, daha fazla pepsin üreterek, daha fazla pepsinojeni aktive eder. Bu olaylar, pozitif geri bildirime bir örnek olup, baştaki ufak bir uyarının giderek artmasına yol açmaktadır.

HCl ve pepsin oluşunca, mideyi döşeyen hücreler neden zarar görmemektedirler? Aslında bu hücreler, besin ve sudaki aside dirençli patojenlere olduğu kadar mide özsuyuna da hassastırlar. Ancak, midenin iç duvarını döşeyen hücreler, salgıladıkları mukusla kendilerinin sindirilmesini engellerler. Buna ek olarak, her üç günde bir bölünen epitel hücreleri, mide sıvılarınca hasar gören hücreleri yenilerler. Tüm bu korumaya karşın, mide duvarında ülser adı verilen hasarlı bölgeler oluşabilmektedir. Bilim insanları on yıllarca, mide ülserlerinin psikolojik stres sonucu fazla asit salgılanmasından oluştuğunu düşündüler. Ancak, 1982de Avustralyalı araştırıcılar, Barry Marshall ve Robert Warren, ülserlerin aside dirençli bir bakteri olan *Helicobacter pylori* tarafından oluşturulan bir enfeksiyon olduğunu bildirdiler. Ayrıca, çoğu mide ülserinin de antibiyotik tedavisi ile iyileştirilebileceğini gösterdiler. Bu buluşlarından dolayı, kendilerine 2005 yılında Nobel Ödülü verilmiştir.

Mide Dinamikleri

Mide özsuyunca yapılan kimyasal sindirim, midenin karıştırma hareketlerince kolaylaştırılır. Kasların koordineli olarak kasılma ve gevşeme serileri, mide içeriğini yaklaşık 20 saniyede bir karıştırır. Karıştırma işlemi ve enzim etkisiyle, yeni yutulmuş olan yiyecek, kimus olarak adlandırılan asidik ve besince zengin bir çorbaya dönüşür. Mide çoğu zaman, iki ucu kapalı durumdadır (bakınız Şekil 41.9). Yemek borusu ile mide arasındaki sfinkter, normalde sadece lokma kendisine gelince açılır. Ancak bazen insan, mideden yemek borusunun alt ucuna asidik kimusun geri kaçması olayı olan reflü ile karşılaşabilir. Bunun sonucunda yemek borusunda, "göğüs yanması" şeklinde tanımlanan bir rahatsızlık ortaya çıkar.

Yemek yedikten sonra mide içeriği, tipik olarak, 2-6 saat içerisinde ince bağırsağa geçer. Midenin ince bağırsağa açıldığı yerdeki sfinkter, her seferinde ince bağırsağa geçişi açarak az miktarda kimusun geçmesine izin verir ve böylece kimusun geçişini düzenler.



▼ **Şekil 41.12 İnsan sindirim sisteminde kimyasal sindirim.**

? *Pepsin, midedeki düşük pH'nın denatüre edici etkisine karşı dirençlidir. İnce bağırsaktaki değişik sindirim süreçlerini göz önüne aldığınızda, o bölümdeki sindirim enzimleri hangi adaptasyonu paylaşmaktadırlar?*

İnce Bağırsaktaki Sindirim

Bazı besin maddelerinin kimyasal sindirimi ağız boşluğu ya da midede başlasa da, besini oluşturan makromoleküllerin enzimatik sindirimi çoğunlukla **ince bağırsakta** oluşur (**Şekil 41.12**, s. 886). İnsanlarda uzunluğu 6 metrenin (20 feet) üzerinde olan ince bağırsak, sindirim kanalın en uzun bölümüdür. Adını, kalın bağırsağa oranla daha küçük olan çapından alır. İnce bağırsağın ilk 25 cm lik (10 inch) bölümü **duodenumu (onikiparmak bağırsağı)** oluşturur. Mideden çıkan kimus, burada, hem pankreas, karaciğer ve safra kesesinden gelen salgılarla hem de bağırsak duvarındaki salgı bezlerinin salgılarıyla karışır. Kavram 41.5'de göreceğiniz gibi mide ve duodenumdan salınan hormonlar, sindirim kanalına salgılanan sindirim salgılarını kontrol ederler.

Pankreas Salgıları

Pankreas, bikarbonatça zengin bazik bir çözeltinin üretiminin yanı sıra bazı enzimleri de üreterek kimyasal sindirime yardımcı olur. Bikarbonat, kimusun asitliğini nötralize ederek tampon görevi yapar. Pankreas enzimlerinden tripsin ve kimotripsin, duodenuma inaktif formda salgılanan proteazlardır (bakınız Şekil 41.12). Pepsinin aktivasyonuna benzer şekilde, bu enzimler duodenum boşluğuna girdiklerinde zincirleme bir tepkimeyle aktive edilirler.

Karaciğerin Safra Üretimi

Yağların ve diğer lipitlerin sindirimi ince bağırsakta başlar; bu maddelerin sindirimi **karaciğerde** yapılan bazı maddelerin bir karışımı olan **safraya** gereksinim duyar. Safra, lipitlerin sindiriminde ve emiliminde emülsifiye edici madde (deterjan) olarak etki eden safra tuzlarını içerir. Safra, **safra kesesinde** depolanır ve konsantre edilir.

Safra üretimi, karaciğerin diğer önemli işlevlerinden birisi için tamamlayıcı nitelik taşır: artık işlevini kaybetmiş alyuvarların parçalanması. Karaciğer safra üretirken, parçalanmış alyuvarlardan açığa çıkan bazı pigmentleri birleştirir. Bu safra pigmentleri daha sonra dışkı yoluyla vücuttan uzaklaştırılır. Bazı karaciğer ve kan rahatsızlıklarında, safra pigmentleri deride birikerek sarılık olarak bilinen durumun ortaya çıkmasına neden olur.

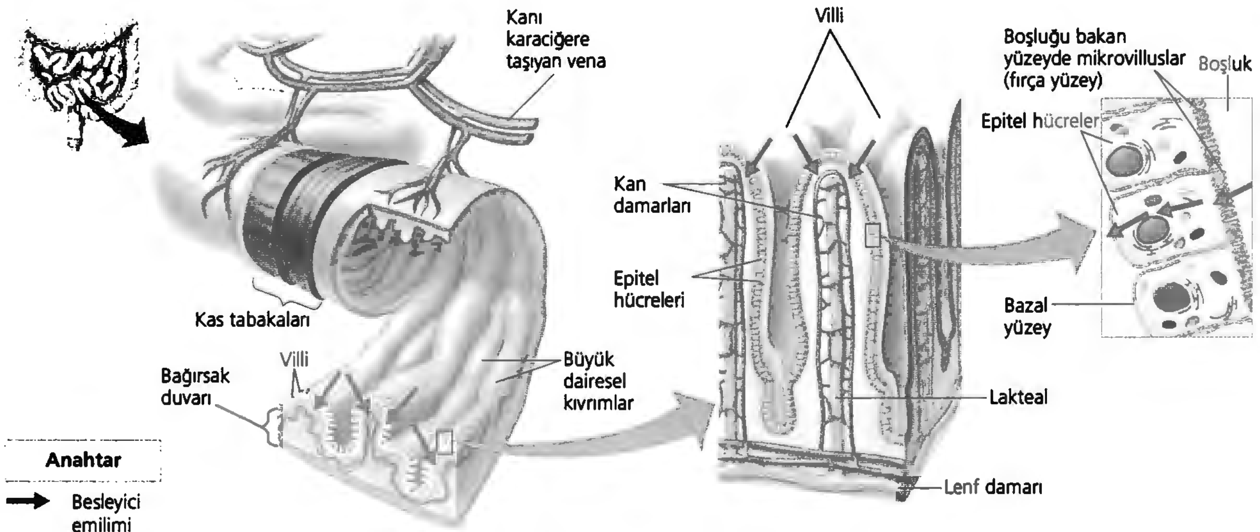
İnce Bağırsağın Salgıları

Duodenumun epitel tabakası, bazı sindirim enzimlerinin kaynağıdır (bakınız Şekil 41.12). Bazıları duodenum boşluğuna salgılanırken, diğerleri de epitel hücrelerin yüzeylerine tutunurlar.

Enzimler sayesinde hidroliz devam ederken peristalsis, kimus ve sindirim sıvılarının oluşturduğu karışımı ince bağırsak boyunca ilerletir. Sindirimin önemli bir kısmı duodenumda tamamlanır. İnce bağırsağın *jejunum* ve *ileum* olarak adlandırılan geri kalan bölümleri, çoğunlukla besinlerin ve suyun emiliminde işlev görür.

İnce Bağırsakta Emilim

Sindirim kanal boşluğundaki besinlerin vücut dokularına ulaşabilmesi için öncelikle kanalın iç duvarını aşması gereklidir. Bu emilimin önemli bir kısmı, **Şekil 41.13**'de gösterildiği gibi ince bağırsağın çok katlanmış yüzeyinde gerçekle-



▲ **Şekil 41.13 İnce bağırsakta besin maddelerinin emilimi.**

? *Şerit solucanlar bazen insanları enfekte ederek, ince bağırsağın duvarına tutunmaktadırlar. Sindirim olayının memeli sindirim kanalı boyunca nasıl bölümlere ayrılmış olduğunu düşünerek, bu parazitlerin sindirimle ilgili hangi işlevi yaptığını beklersiniz?*



BioFlix Zar Transportu üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

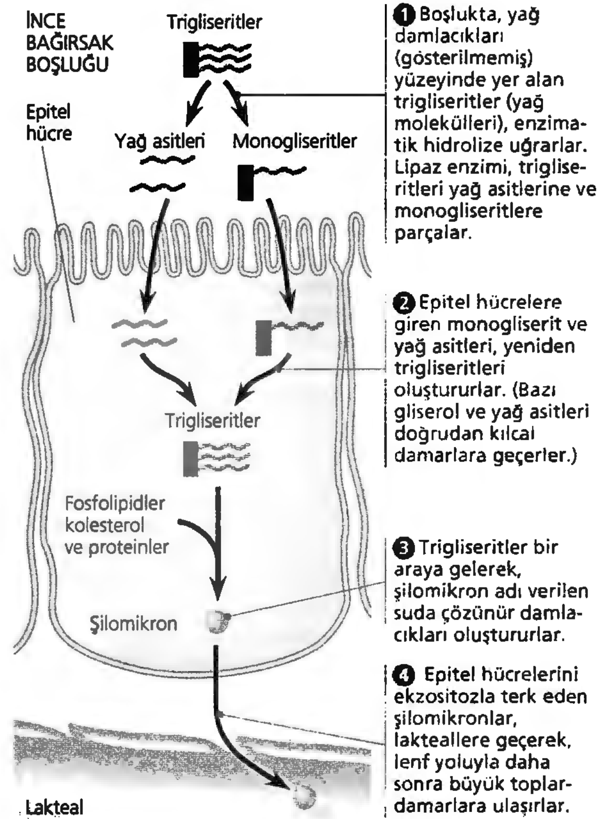
şir. İç duvarın birçok kez katlanmış yüzeyi, İnce bağırsağı içeriden kuşatan astardaki büyük katlantılar, **villus** (çoğulu villi) adı verilen parmak benzeri çıkıntılarla kaplıdır. Bir villusun her epitel hücresi de bağırsak boşluğuna bakan yüzeyinde **mikrovillus** (çoğulu mikrovilli) denilen birçok mikroskobik çıkıntı içerir. Yan yana yer alan bu mikrovilluslar, bağırsak hücrelerine fırça benzeri bir görünüm verir – bu nedenle *fırçamsı kenar* denir. Bağırsaktaki bu katlanmalar, villuslar ve mikrovilluslar hep birlikte 300 m^2 kadar bir alan oluşturur ki, bu kabaca bir tenis kortu büyüklüğümdedir. Bu dev alan, besin emilimini artıran evrimsel bir adaptasyondur.

Besin tipine bağlı olarak epitel hücrelerden geçiş, pasif ya da aktif olabilir (bakınız Bölüm 7). Örneğin, früktoz şekeri yoğunluğuna göre, bağırsak boşluğundan epitel hücrelere kolaylaştırılmış difüzyonla geçer. Buradan da, bazal yüzeyden çıkarak her villusun içinde bulunan mikroskobik kılcal damarlara emilir. Amino asitler, küçük peptidler, vitaminler ve çoğu glukoz molekülünün yer aldığı diğer besin maddeleri, konsantrasyon gradiyentine karşı olarak villustaki epitel hücrelerinin içerisine pompalanır. Bu aktif taşıma, sadece pasif difüzyonla alınabilecek olandan çok daha fazla miktarda besin maddelerinin emilimini olası kılar.

Besin maddeleri bakımından zengin içerikli kanı villuslardan uzaklaştıran kılcallar ve venler, doğrudan karaciğere giden bir damar olan **hepatik portal ven**de birleşirler. Daha sonra kan, karaciğerden kalbe, diğer doku ve organlara gider. Bu düzenleme iki temel işleve hizmet eder. Birincisi, karaciğerin vücudun diğer bölümlerine gidecek besinlerin dağıtımını düzenlemesini sağlar. Çünkü karaciğer, birçok organik molekülü birbirine dönüştürebildiğinden karaciğeri terk eden kandaki besin maddelerinin oranı, hepatik portal ven aracılığıyla karaciğere giren kandakinden çok farklı olabilir. İkincisi, bu düzenleme, kan dolaşımla tüm vücutta genişçe yayılmadan önce karaciğer tarafından toksik maddelerin etkisiz hale getirilmesine izin verir. İlaçlar dahil vücuda giren yabancı birçok organik molekülün detoksifiye edildiği ilk yer karaciğerdir.

Çoğu besin maddesinin bağırsağı terk etmesi kan yoluyla olursa da, yağ sindiriminin bazı ürünleri (trigliseritler) farklı bir yol izler. **Şekil 41.14**'de gösterildiği gibi, ince bağırsakta lipaz aracılığıyla parçalanan yağlar, yağ asitleri ve monogliseritler (tek yağ asidine bağlı gliserol) oluşturur. Bu ürünler epitel hücreleri tarafından emilirler ve trigliseritleri oluşturmak üzere bir araya getirilirler. Daha sonra fosfolipidler, kolesterol ve proteinlerle kaplanarak, **şilomikron** olarak adlandırılan suda çözünebilir kürecikleri oluştururlar.

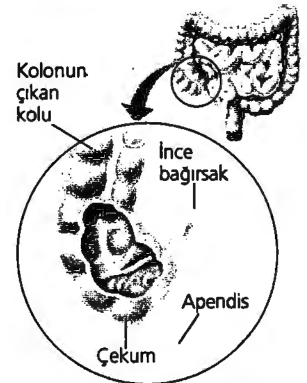
Bağırsaktan çıkan şilomikronlar, önce epitel hücreden her villusun merkezindeki bir damara, yani **lakteal**e (bakınız Şekiller 41.13 ve 41.14) aktarılırlar. Laktealler, lenf denen berrak bir sıvıyla dolu olan damar ağından meydana gelmiş omurgalı lenfatik sisteminin bir parçasıdır. Lakteallerle başlayan ve şilomikronları içeren lenf, lenfatik sistemin daha büyük damarlarına geçer ve sonunda kanı kalbe döndüren büyük toplardamarlara boşalır.



▲ **Şekil 41.14 Yağların emilimi.** Yağlar suda çözünemediğinden, onların sindirim ve emilimi için adaptasyonlar gereklidir. Safra tuzları (gösterilmemiş), büyük yağ damlacıklarını parçalar ve bağırsak boşluğunda daha küçük boyutlu yağ damlacıklarının oluşmasını sağlar; böylece enzimatik hidroliz için daha fazla yağ yüzeyi oluşur. Bu hidroliz sonucu salınan yağ asitleri ve monogliseritler, epitel hücrelerine girer ve orada yeniden bir araya gelip lenfatik sisteme girecek olan şilomikronları oluşturur. Şilomikronlar, suda çözünebilir özelliğe sahiptir.

Kalın Bağırsakta Emilim

Sindirim kanal, kolon, çekum ve rektumu kapsayan **kalın bağırsak**la sona erer. İnce bağırsak, kalın bağırsakla "T" şeklindeki bir bağlantıyla birleşir (**Şekil 41.15**). T'nin bir kolu, rektum ve anüse ulaşan 1.5 m uzunluğundaki **kolon**, diğer kolu ise **çekum** olarak adlandırılan bir kesedir. Çekum, özellikle çok miktarda bitkisel materyal yiyen hayvanlarda fermantasyon için önemlidir. Diğer çoğu memeliyle karşılaştırıldığında insanlar küçük çekuma sahiptirler. İnsan



▲ **Şekil 41.15 İnce ve kalın bağırsağın birleşme yeri.**

çekumunun parmak şeklindeki çıkıntısı olan **apandis**, bağışıklıkta çok az ve vazgeçilebilir bir rol oynar.

Kolonun temel işlevi, sindirim kanala girmiş olan sindirim sıvılarının su kısmını geri kazanmaktır. Sindirim kanalı boşluğuna her gün yaklaşık 7 L sıvı salgılanır ve bunun yaklaşık % 90'nı ince bağırsak ve kolonda geri emilir. Suyun geri emilimi için aktif taşıma yoktur. Bunun yerine, kolon boşluğundan Na^+ ve diğer iyonlar dışarıya pompalandığında su osmozla geri emilir.

Sindirim sisteminin artığı olan **dışkı**, peristalsisle kolon boyunca ilerledikçe katılaşır. Maddelerin kolonu tümüyle kat etmeleri yaklaşık 12-24 saat sürer. Eğer kolonun astarı bakteriyel ya da viral enfeksiyon gibi bir etkenle tahriş olmuşsa, normalden daha az su geri emilimi olacağından ishal görülür. Bunun tersi bir sorun olan kabızlık ise, dışkı kolonda çok yavaş ilerlediğinde ortaya çıkar. Fazla su geri emildiğinden, dışkı daha da katılaşır.

İnsan kolonundaki emilmemiş organik maddeler içerisinde çoğu zararsız olan zengin bir bakteri topluluğu yaşar ve dışkı kuru ağırlığının yaklaşık üçte birini oluşturur. İnsan sindirim sistemindeki bakterilerden biri olan *E. coli*'ye o denli sık rastlanır ki, bu bakterinin göl ya da nehirlerdeki varlığı, sulara arıtılmamış lağımın karıştığının bir göstergesidir. Kolonda yaşayan çoğu bakteri, metabolizmalarının yan ürünü olarak metan ve kükürtlü hidrojen gibi kötü kokulu gazlar oluşturur. Bu gazlar ve yutulan hava, anüs yoluyla dışarıya atılır. Bazı bakterilerin oluşturduğu K, biyotin ve folik asit gibi vitaminler, besinlerle alınanlara ek olarak kana emilirler.

Dışkı, bakterilerin yanı sıra selüloz lifleri gibi sindirilmemiş maddeler de içerir. Kalori değeri olmasa da bu lifler, besinin sindirim kanalında ilerlemesine yardımcı olur.

Kalın bağırsağın sonu, dışkının atılıncaya değin depolandığı **rektum**dur. Rektum ve anüs arasında iki sfinkter bulunur. İçteki istemsiz, dıştaki ise istemli çalışır. Zaman zaman, kolonun güçlü kasılmaları dışkılama isteği doğurur. Midenin dolması, kolondaki kasılmaları tetikleyen bir refleks oluşturduğundan, dışkılama isteği çoğunlukla yemek yedikten sonra hissedilir.

Yenen bir yiyeceği, sindirim kanaldaki bir açıklıktan (ağız) diğerine (anüs) kadar izledik. Bundan sonra, bazı sindirim adaptasyonlarının nasıl evrimleştiğini göreceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 41.3

1. Yörüngedeki bir ağırlıksız astronotun yuttuğu besin midesine nasıl ulaşır?
2. Proton pompası engelleyicisi bir ilaç olan Prilosec'in, asit reflüsü belirtilerini niçin iyileştirdiğini açıklayınız.a
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Ezilmiş besinle mide özsuyunu bir deney tüpünde karıştırsanız ne olur?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 41.4

Omurgalı sindirim sistemlerinin evrimsel adaptasyonları diyetle bağlantılıdır

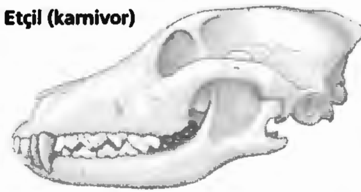
EVRİM Memelilerin ve diğer omurgalıların sindirim sistemleri, ortak bir planın varyasyonlarıdır; fakat çoğunlukla hayvanların diyetiyle bağlantılı olarak birçok ilginç adaptasyon vardır. Yapının işleve nasıl uyumlu olduğunu vurgulamak için bunlardan bazılarını inceleyeceğiz.

Diş Adaptasyonları

Bir hayvanın diş çeşitleri, diyetle ilişkili olarak yapısal çeşitlenmeye bir örnektir (**Şekil 41.16**). Dişlerin farklı tipteki besinleri işleyebilmek için geçirdiği evrimsel adaptasyon, me-

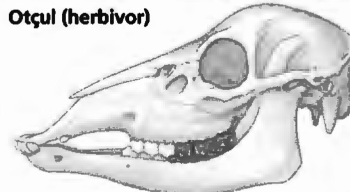
▼ Şekil 41.16 Diş tertiplenmesi ve diyet.

Etçil (karnivor)



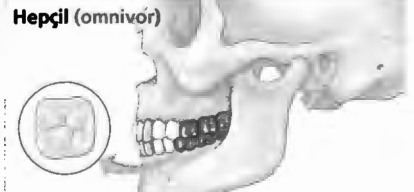
Köpek ve kedigillerin üyeleri gibi etçiller, genel olarak avı öldürmeye ya da eti parçalamaya yarayan büyük ve sivri uçlu, kesici (incisor) ve köpek (canine) dişlerine sahiptirler. Girintili ön azı ve azılar ise besini ezme işlevi görür.

Otçul (herbivor)



Atlar ve geyikler gibi otçullar, sert bitkileri öğütmeye yarayan, geniş ve kabartılı yüzeyli ön azı ve azılara sahiptirler. Kesici ve köpek dişleri genelde bitkileri ısırıp koparmaya uyum sağlamış durumdadır. Bazı otçullarda köpek dişleri bulunmaz.

Hepçil (omnivor)



Hepçil olarak insanlar, hem bitki hem de et yemeye uyum sağlamışlardır. Erişkinlerde 32 diş bulunur. Ağzın her iki tarafında, önden geriye doğru, ısırmak için dört kesici, parçalamak için bir çift ucu sivri köpek dişi, öğütmek için dört ön azı ve ezmek için altı azı (yuvarlak içinde, üstten görünüş) dişi bulunur.

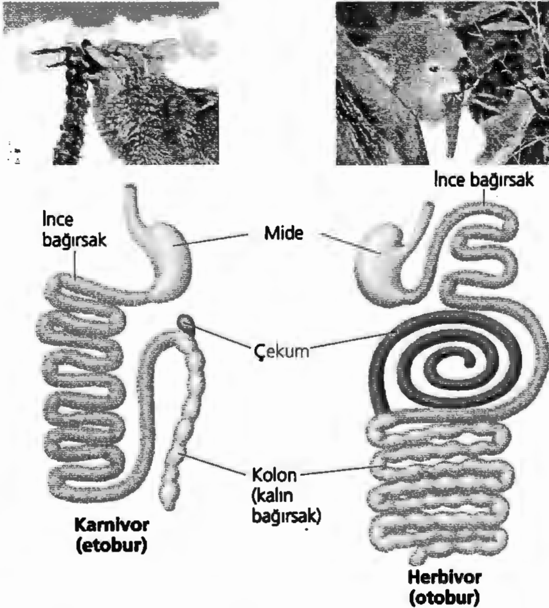
ınahtar  Kesici ■ Köpek  Ön azılar ■ Azılar

melilerin bu denli başarılı olmalarının temel nedenlerinden biridir. Memeli olmayan omurgalıların genel olarak daha az özelleşmiş diş tertibi vardır; fakat bazı ilginç istisnalar da görülür. Örneğin, çıngıraklı yılanlar gibi zehirli olanların avlarına zehir enjekte edebilen farklılaşmış dişleri bulunur. Bazı zehir dişlerinin içi şırınga gibi boştur; oysa diğerleri, yüzeylerinde yer alan oluklar ile zehri akıtır.

Mide ve Bağırsak Adaptasyonları

Genişleyebilme özelliğine sahip büyük midelere, öğünler arasında yiyecek yemeden uzun süre idare edebilen etçil omurgalılarda yaygın olarak rastlanır; zira bu hayvanlar, av yakaladıkları zaman, mümkün olduğu kadar fazla yemeleri gerekir. Örneğin, 200 kg lık bir Afrika aslanı bir öğünde 40 kg et yiyebilir!

Omurgalı sindirim sisteminin uzunluğu, aynı zamanda, diyetle bağlantılıdır. Genelde otçul ve omnivorların sindirim kanalının uzunluğunun vücut büyüklüğüne oranı, etçillerdekinden daha büyüktür. Bitkilerde hücre duvarının bulunması nedeniyle bitkisel maddeleri sindirmek, eti sindirmekten daha zordur. Uzun bir sindirim kanalı, sindirim için daha fazla zaman kazandırır ve besin maddelerinin emilimi için daha fazla yüzey sağlar. Bir örnek olarak **Şekil 41.17**'de verilen koala ve çakalı ele alalım. Bu iki memeli yaklaşık olarak aynı büyüklükte olmasına karşın, koalanın bağırsakları, hemen hemen tüm yiyeceğini ve suyunu karşılayan proteince fakir lifli okaliptüs yapraklarını işleyebilmek için çok daha uzundur.



▲ **Şekil 41.17 Bir etçil (çakal) ve bir otçulun (koala) sindirim kanalları.** Koalanın sindirim kanalı okaliptüs yapraklarını sindirebilmek için özelleşmiştir. Kapsamlı bir çiğneme, yaprakları çok küçük parçalara ayırarak sindirim sıvılarıyla daha fazla temas etmesine yol açar. Uzun çekumda ve kolonun üst bölümünde yer alan simbiyotik bakteriler, parçalanmış yaprakları daha besleyici bir diyet haline çevirirler.

Mutualistik Adaptasyonlar

Sindirimle ilgili bazı adaptasyonlar, iki tür arasında karşılıklı çıkar ilişkisine dayanan mutualistik simbiyozu gerektirmektedir (bakınız Bölüm 54). Örneğin, mikroorganizmalar otçulların bitkileri sindirmesine yardım eder. Otçulların diyetindeki kimyasal enerjinin büyük kısmı, bitki hücre duvarlarındaki selülozdan gelmektedir, fakat hayvanlar selülozu parçalayacak enzimleri üretmez. Bunun yerine, çoğu omurgalı (termitler gibi, diyetleri büyük ölçüde selülozdan oluşmuş) sindirim kanallarındaki fermantasyon odacıklarında büyük miktarlarda mutualistik bakteri ve birhücreli populasyonları barındırırlar. Bu mikroorganizmaların selülozu, hayvanın absorbe edebileceği basit şekerlere ve diğer bileşiklere parçalayabilen enzimleri vardır. Çoğu durumda, bu mikroorganizmalar aynı zamanda selülozdan açığa çıkan şekerleri kullanarak hayvanın gereksinim duyduğu vitamin ve amino asitler gibi essansiyel besin maddelerini üretirler.

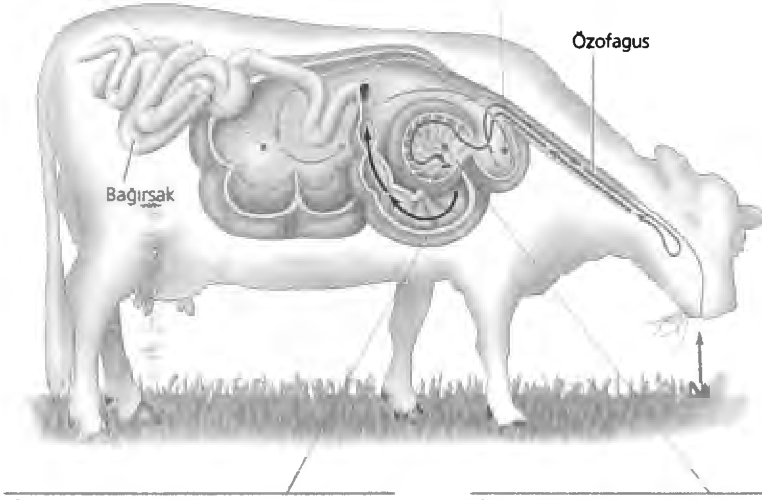
Mutualistik mikropların sindirim kanaldaki yerleşim yerleri, otçulun tipine göre değişiklik gösterir. Örneğin:

- Güney Amerika'nın yağmur ormanlarında yaşayan otçul bir kuş olan hoatzin, mutualistik mikroorganizmaları barındıran büyük ve kaslı bir kursağa (özofagustaki bir kese; bakınız Şekil 41.8) sahiptir. Kursağın duvarında yer alan sert kabartılar, bitki yapraklarını küçük parçalarına ayırır, mikroorganizmalar da selülozu parçalar.
- Atlar ve diğer birçok otçul memeli, büyük çekumlarında mutualistik mikroorganizmalar barındırırlar. Koalanın genişlemiş çekumunda yer alan mutualistik bakteriler, ince ince parçalanmış okaliptüs yapraklarını fermente ederler.
- Tavşanlarda ve bazı kemirgenlerdeki mutualistik bakteriler, çekumda olduğu kadar kalın bağırsakta da yaşarlar. Besin maddelerinin çoğu, ince bağırsakta emildiğinden, kalın bağırsaktaki bakteriler tarafından fermantasyonla üretilen besin maddeleri, başlangıçta dışkı ile atılmaktadır. Tavşanlar ve kemirgenler bu besin maddelerini *koprofaji* (Yunanca "dışkı yiyen") yoluyla alarak ikinci kez sindirim kanallarından geçirirler. Tekrar yenmeyen tipik tavşan dışkı "topçukları" sindirim kanalından ikinci kez geçmiş artıklardır.
- Otçulların diyetiyle ilgili en ayrıntılı adaptasyonlar, **Ruminantia** denen geyik, koyun ve sığır gibi geviş getiren hayvanların yer aldığı grupta gelişmiştir (**Şekil 41.18**).

Tartışmamızı omurgalılar üzerinde yoğunlaştırmamıza karşın, sindirimle ilgili adaptasyonlar diğer hayvanlar arasında da yaygındır. Bazı çarpıcı örnekler, denizlerin derinliklerindeki hidrotermal su çıkış deliklerinin çevresinde 260 atmosfer gibi çok yüksek basınç altında yaşayan dev tüp solucanlardır (boyları 3 m den uzun) (bakınız Şekil 52.16). Bu solucanlar, ağza ya da sindirim sistemine sahip değildir. Bunların yerine bu solucanlar tümüyle, sıcak su çıkış deliklerinin civarında yaşayarak enerji ve besin maddelerini kar-

1 Rumen (işkembe). Ağız dolusu otu çiğneyip yutan bir inekte bu yiyecek (yeşil oklar) işkembeye girer.

2 Retikulum (börkenek). Bazı yutulmuş yiyecekler (bolus) börkeneğe de gider. Hem işkembe hem de börkenekte mutualistik prokaryot ve protistler (çoğunlukla siliatlar), selülozca zengin besin üzerinde çalışmaya başlarlar. Metabolizmalarının yan ürünleri olarak mikroorganizmalar, yağ asitleri salgılarlar. İnek belirli aralıklarla besini ağzına getirerek yeniden çiğner (geviş getirir-kırmızı oklar) ve liflerine değin parçalayarak, mikroorganizmaların işlevini daha da kolaylaştırır.



4 Abomasum (şirden). Çok yüksek sayıda mikroorganizma içeren geviş, son olarak ineğin kendi enzimleriyle parçalanmak üzere abomasuma gider.

3 Omasum (kırkbayır). Hayvan çiğnediğini (mavi oklar) yeniden yutarak, suyun emildiği omasuma gönderir.

◄ **Şekil 41.18 Geviş getirenlerde sindirim.** Bir geviş getirenin (ruminant) midesi dört bölmeden oluşur. Bölmelerdeki mikropların faaliyetleri nedeniyle, hayvanın absorbe ettiği besin maddeleri, ilk başta yediği ota oranla çok daha fazla besinsel değer taşır. Aslında, ot ya da saman yiyen bir ruminantın, bunlardan elde ettiği besin maddelerinin çoğu, mutualistik mikroorganizmalar tarafından sindirilerek açığa çıkartılmıştır. Zira bu mutualistik mikroorganizmalar, işkembe içerisinde kararlı bir populasyon olarak varlığını devam ettirmek için hızla çoğalmaktadırlar.

bon dioksit, oksijen, hidrojen sülfür ve nitrattan üreten mutualistik bakterilere bağımlıdırlar. Böylece, hem omurgalılar hem de omurgasızlar için mutualistik simbiyoz, hayvanların kullanabildiği besin kaynaklarını genişletmede genel bir strateji olarak gelişmiştir.

Hayvanların yiyeceklerden besin maddelerinin elde edilmesini nasıl en uygun hale getirdiklerini gördükten sonra, bu besin maddelerinin kullanımını dengeleme sorununu inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 41.4

1. Sindirimi zor olan bitkisel materyalin işlenmesinde, daha uzun bir sindirim kanalın iki avantajını nedir?
2. Bir memelinin sindirim sistemini mutualistik mikroorganizmalar için çekici kılan hangi özellikleridir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** "Laktozu tolere edemeyen" kişiler, sütteki laktozu parçalayan enzim olan laktaz eksikliği gösterirler. Bunun sonucu olarak da, süt ürünleri tükettikten sonra kramplar, şişkinlik ya da ishal ile karşılaşabilirler. Böyle bir kişinin, laktaz üreten bakterileri içeren yoğurt yediğini varsayınız. Yoğurt yemek, bu semptomlardan geçici olarak kurtulmayı, neden en iyi şekilde sağlamaktadır?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

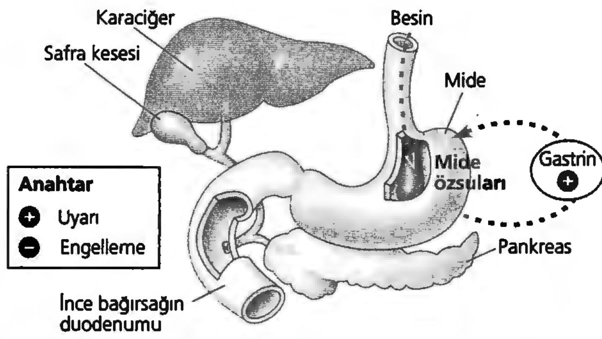
KAVRAM 41.5

Sindirim, enerji depolanması ve iştah, geri bildirim devrelerince düzenlenir

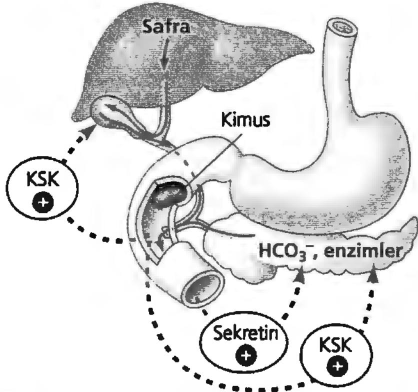
Bir hayvanın besin maddelerini elde etmesini sağlayan süreçleri inceledikten sonra, beslenme ile ilgili tartışmamızı bu süreçlerin koşullar ve gereksinimlerle nasıl eşleştiğini görerek sonuçlandıracağız.

Sindirimin Düzenlenmesi

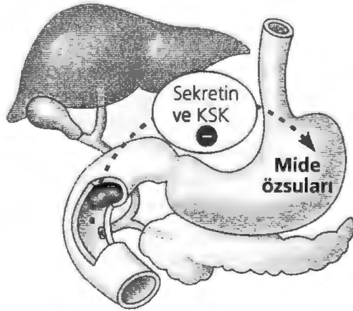
Çoğu hayvanın öğünleri arasında uzun zaman aralıkları yer alır; ve bu hayvanlar, sindirim sistemlerinin sürekli olarak aktif olmasına ihtiyaç duymazlar. Bunun yerine, besin, sindirim kanaldaki her yeni bölüme ulaştığında o aşamadaki işlem aktive edilir. Besinin ulaşması, kimyasal sindirimin bir sonraki aşamasını gerçekleştiren maddelerin salgılanmasını ve besinin kanalda ilerlemesini sağlayacak kasların kasılmalarını uyarır. Örneğin, daha önce öğrendiğiniz gibi sinirsel uyarılar, besin ağız boşluğuna girdiğinde tükürük salgısını başlatmakta ve farinkse ulaştığında da yutmayı kontrol etmektedir. Buna benzer olarak, besinin mideye ulaşması, midenin çalkalama hareketlerinin başlamasını ve mide özsuyunun salınmasını tetiklemektedir. Sinir sisteminin sin-



❶ Besin mideye ulaştığında, mide duvarlarını gererek **gastrin** hormonunun salgılanmasını tetikler. Gastrin kan yoluyla yeniden mideye gelerek, mide özsularının üretimini sağlar.



❷ Kimus -kısmen sindirilmiş besin ve asit karışımı- nihayet mideden duodenuma geçer. Duodenum, kimus içindeki amino asitleri ya da yağ asitlerine tepki vererek, kolesistokinin ve sekretin adlı sindirim hormonlarını salgılar. **Kolesistokinin (KSK),** pankreastan sindirim enzimlerinin ve safra kesinden de safranın salınmasını uyarır. **Sekretin**, pankreası uyararak, kimusu nötralize eden bikarbonat (HCO_3^-) salınmasını sağlar.



❸ Eğer kimus yağ bakımından zenginse, yüksek miktarda sekretin ve KSK salınması, mideyi etkileyerek, peristalsisi ve mide özsuyu salgılanmasını inhibe edip sindirimi yavaşlatır.

▲ **Şekil 41.19 Sindirimin hormonal kontrolü.**

dirim organlarına ayrılmış dalı olan *enterik bölümü*, hem bu olayları ve hem de ince ve kalın bağırsaklardaki peristaltik hareketleri düzenlemektedir.

Endokrin sistem, aynı zamanda sindirimin kontrolünde de önemli rol oynar. **Şekil 49.19**'da açıklandığı gibi, mide ve duodenumdan salınan bir dizi hormon, sindirim salgılarının sadece ihtiyaç duyulduğunda var olmasını garantiye alır. Bu hormonlar, diğer tüm hormonlar gibi kan yoluyla taşınırlar. Hatta bu durum, mideden salgılanan ve hedef organı yine mide olan gastrin için de geçerlidir.

Enerji Depolanmasının Düzenlenmesi

Bölüm 40'da tartışıldığı gibi bir hayvan, bünyesine, metabolizması ve etkinliği için gerekenden daha fazla enerjice zengin molekül aldığı zaman, fazla olan enerjiyi depolar. Beslenmeye genel bakışı sonlandırırken, hayvanlarının enerji bütçelerini hangi yollarla düzenlediklerini inceleyeceğiz.

İnsanlarda, enerji depolamasında kullanılan ilk yerler karaciğer ve kas hücreleridir. Bu hücrelerde diyetten gelen fazla enerji, glukoz birimlerinden oluşan bir polimer olan glikojen şeklinde depolanır (bakınız Şekil 5.6b). Glikojen depoları dolunca, ilave gelen fazla enerji, ekseriyetle, yağ hücrelerinde yağ şeklinde depolanır.

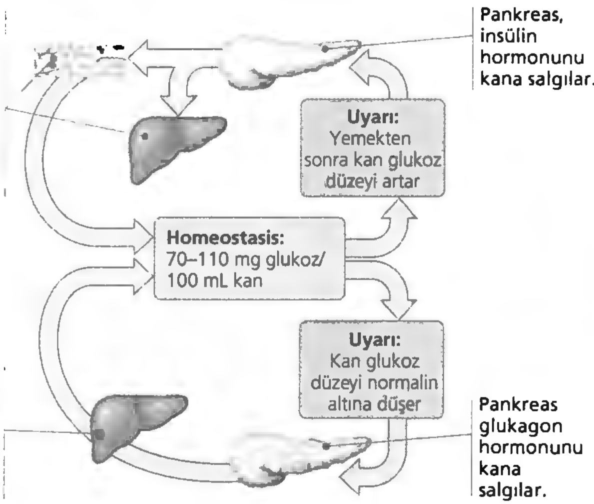
Vücuda harcanandan daha az kalori alındığı zaman -örneğin uzun süren ağır egzersiz ya da besin azlığı gibi nedenlerden dolayı- vücut, genellikle, önce karaciğer glikojenini kullanmakta, daha sonra kas glikojeni ve yağı harcamaktadır. Yağlar özellikle enerjice zengindir; bir gram yağın oksitlenmesi, bir gram karbonhidrat ya da proteinin oksidasyonundan iki kat fazla enerji açığa çıkarır. Bu nedenle, yağ doku, vücutta fazla enerji depolanması için en verimli alanı oluşturur. Çoğu sağlıklı insanın, besin almaksızın birkaç hafta idare edebilecek düzeyde depolanmış yağı vardır.

Glukoz Homeostasisi

Glikojenin sentezi ve yıkılması, sadece enerji depolanması için değil, glukoz homeostasisi yoluyla metabolik dengenin sürdürülmesi için de temel rol oynar. Vücuttaki dokular, hücresel süreçlere yakıt sağlayan glukozun oksidasyonu yoluyla ATP'nin üretilmesine güvenirler (bakınız Bölüm 9). Pankreas hormonları olan insülin ve glukagon, glikojenin sentez ve yıkımını sıkı bir şekilde düzenleyerek glukoz homeostasisini sağlar.

Karaciğer, glukoz homeostasisi için anahtar bölgedir (**Şekil 41.20**). Karbonhidratça zengin bir yemekten sonra insülin düzeyi yükseldiği zaman, hepatik portal ven ile karaciğere giren glukoz, glikojen sentezinde kullanılır. Öğün aralarında, hepatik portal vendeki kan, çok daha düşük konsantrasyonda glukoza sahip olduğunda, glukagon karaciğerdeki glikojenin yıkılmasını uyararak kana glukoz salınmasını sağlar. İnsülin ve glukagonun birleşik etkisiyle, karaciğerden çıkan kanın glukoz konsantrasyonu hemen hemen her zaman 70-110 mg/100mL dolayındadır.

Bölüm 45'deki endokrin sistemi incelerken glukoz homeostasis mekanizmasına yeniden döneceğiz (ve düştüğündeki sonuçları inceleyeceğiz).



◄ **Şekil 41.20 Hücresel yakıtın homeostatik düzenlenmesi.** Bir besin sindirildikten sonra, glukoz ve diğer monomerler sindirim kanalından kana emilir. İnsan vücudu, temel hücresel yakıt olan glukozun kullanım ve depolanmasını düzenler.

BAĞLANTI KUR *Bu düzenleyici devrelerden her biri, hangi geri bildirim kontrolünü gösterir (bakınız Kavram 40.2, s. 861)?*

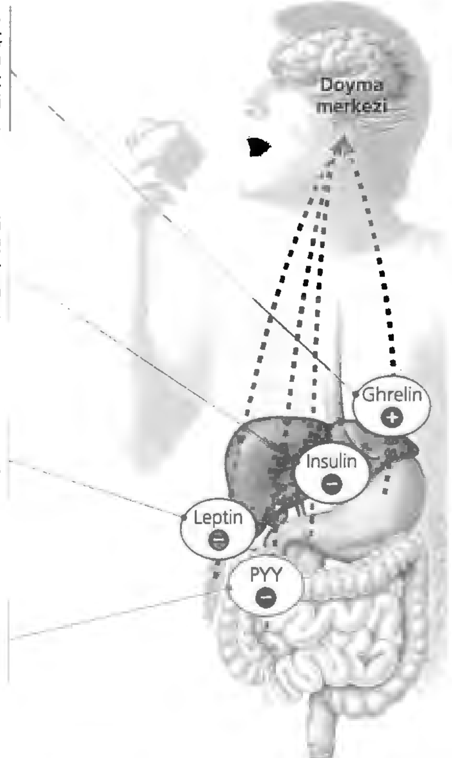
ANİMASYON *BioFlix* Homeostasis: Kan Şekerinin Düzenlenmesi üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

İştah ve Besin Tüketimin Düzenlenmesi

Vücudun normal metabolizma için gereksinim duyduğundan daha fazla kalori alması, yani *aşırı beslenme* olayı, yağın aşırı şekilde biriktirilmesine yani obeziteye yol açar. Obezite ise bir takım sağlık sorunlarının ortaya çıkmasına katkı yapar; bunlar arasında en yaygın diyabet tipi (tip 2), kolon ve meme kanserleri, kalp krizine ve felce yol açabilen kalp ve damar rahatsızlıkları yer alır. Amerika Birleşik Devletlerinde, her yıl gerçekleşen yaklaşık 300.000 ölüm olayında obezitenin bir etken olduğu tahmin edilmektedir.

Araştırıcılar, vücut ağırlığının ayarlanmasında rol oynayan bazı homeostatik mekanizmaları keşfetmişlerdir. Bu mekanizmalar, geri bildirim devreleri gibi çalışarak yağın depolanmasını ve yağ metabolizmasını kontrol etmektedirler. Bazı hormonlar, beyindeki "doyma merkezini" etkileyerek uzun süreli ve kısa süreli iştahı kontrol etmektedirler (**Şekil 41.21**). Buna ek olarak, sinir hücrelerinden oluşmuş bir sinir ağı, sindirim sisteminden gelen bilgileri birleştirir ve uyarı göndererek hormon salınmasını düzenler. Bu sinir ağı, büyük ölçüde, merkezi sinir sisteminden bağımsız olarak çalışmaktadır.

Farelerin kalıcı olarak obez olmalarına yol açan mutasyonlar, tokluk mekanizmasının aydınlatılmasında anahtar rol oynamıştır. *ob* ya da *db* genlerinde mutasyon olan fareler, aşırı miktarda yemek yemekte ve normal-



▲ **Şekil 41.21 İştah düzenleyici hormonlardan bazıları.** Çeşitli organ ve dokulardan salgılanan hormonlar, kan yoluyla beyne ulaşır. Bu uyarılar, "beynin tokluk "merkezi üzerine" etki ederek bu merkezin, bizim kendimizi aç ya da doygun hissetmemize yol açan impulslar üretmesini sağlar. Ghrelin hormonu, iştah açıcı; burada gösterilen diğer üç hormon ise iştah baskılayıcı hormonlardır.

▼ **Şekil 41.22** **SORGULAMA**

İştahın düzenlenmesinde *ob* ve *db* genlerinin rolü nedir?

DENEY Bar Harbor, Maine deki Jackson Laboratuvarlarından Margaret Dickie, Katherine Hummel ve Doug Coleman, *ob* geni (*ob ob*) ya da *db* geni bakımından (*db db*) mutant olan farelerin doymak bilmez bir şekilde yediklerini; ve her iki gen bakımından mutant olmayan (ob^+ ve db^+) (yabanıl tip) farelere göre çok daha irileştiklerini gözlemlediler.



Mutant *ob* geni olan bir obez fare (sol) ile yabanıl bir fare.

Bu iki genin rolü konusunda daha ileri incelemeler yapmak amacıyla Coleman, farklı genotiplere sahip genç farelerin vücut kütlelerini ölçtü ve her bireyin dolaşım sistemini cerrahi olarak bir diğerine bağladı. Bu yöntem, her hangi bir farenin kan dolaşım sisteminde bulunan bir etkenin diğerinkine de geçeceğini garanti altına almaktaydı. Sekiz hafta sonra, her bireyin vücut kütlelerini yeniden ölçtü.

BULGULAR

Genotip Eşleşmesi (kırmızı olanlar mutant genlerdir)		Deneğin vücut kütlesindeki (g) ortalama değişim
Denek	Eşlendiği	
ob^+ob^+, db^+db^+	ob^+ob^+, db^+db^+	8.3
$ob\,ob, db^+db^+$	$ob\,ob, db^+db^+$	38.7
$ob\,ob, db^+db^+$	ob^+ob^+, db^+db^+	8.2
$ob\,ob, db^+db^+$	$ob^+ob^+, db\,db$	−14.9*

*Bu eşleşmede belirtilen ağırlık kaybı ve zayıflama nedeniyle, denekler sekiz hafta dolmadan yeniden tartılmışlardır.

SONUÇ Cerrahi olarak ob^+ bir fareyle bağlanmış olan bir *ob* fare, *ob* ile bağlandığına oranla daha az kilo aldığından, Coleman, *ob* farenin doyma faktörü oluşturamadığını; ancak bu faktör ortamda varsa, tepki verdiği sonucuna ulaştı. Kan yoluyla dolaşan etkenleri bir *db* fareden alan *ob* faredeki kilo kaybını açıklamak için, *db* mutasyonunun doyma faktörüne tepkiyi engellediği, fakat üretimini durdurmadığı, bu nedenle de *db* fare tarafından faktörün aşırı üretildiği sonucuna vardı.

İzleyen moleküler çalışmalar, Coleman'ın sonuçlarının her iki tarafının da geçerliliğini kanıtlamıştır. *ob* geninin ürünü, doyma faktörü olan leptin olup, *db* genininki ise leptin reseptörüdür. Böylece, *ob* mutasyonu olan fareler, leptin üretememekte, *db* mutasyonuna sahip olanlar ise leptin üretmekte ancak ona tepki verememektedirler.

KAYNAK D. L. Coleman, Effects of parabiosis of obese mice with diabetes and normal mice. Diabetologia 9: 294-298 (1973).

MasteringBiology deki Özel Deneysel Sorgulamaya bakınız.

EĞER ÖYLE İSE? Bir gün boyunca yabanıl tip fareden ve db olan bir fareden kan örneği aldığınızı varsayınız. Her bir faredeki tokluk faktörü ve leptin konsantrasyonunda hangi değişiklikleri gözlemeyi beklersiniz? Açıklayınız.

den çok daha fazla ağırlığa sahip olmaktadırlar. Doug Coleman, *ob* ve *db* mutasyonlarının iştahın normal kontrolünü nasıl bozduğunu araştırmıştır (**Şekil 41.22**). Deneyleri sonucunda Coleman, tokluk faktörünün üretilmesi için *ob* geninin, bu faktöre tepki vermek için de *db* geninin gerekli olduğunu ortaya çıkarmıştır.

ob geninin klonlanması, şimdi **leptin** (Yunanca'dan, *lepto,* ince) olarak bilinen hormonu kodladığını ortaya koymuştur. *db* geni, leptin reseptörünü kodlamaktadır. Leptin ve reseptörü, uzun vadede iştahı düzenleyen devrenin anahtar elemanlarıdır. Leptin, yağ hücrelerinin bir ürünü olduğundan, vücut yağı arttığında düzeyi yükselmekte ve beyni uyararak iştahı baskılamaktadır (bakınız Şekil 41.20). Bunun tersine yağ kaybı, leptin düzeyinde azalmaya yol açar ve iştahı arttırmak için beyni uyarır. Bu yolla, leptin tarafından sağlanan geri bildirim sinyalleri, vücuttaki yağ düzeyinin belirli sınırlar içerisinde kalmasını sağlar.

Leptin ile ilgili bilgilerimiz obezitenin tedavisi konusunda yardımcı olabilir; fakat, henüz belirsizlikler vardır. Bunlardan biri, leptinin işlevinin karmaşık olması, sinir sistemindeki rolünün açık olmamasıdır. Ayrıca, çoğu obez bireydeki leptin düzeylerinin anormal ölçüde yüksek olması, beyindeki tokluk merkezini neden uyarmadığı sorusunu yanıtlamamaktadır. Açıkça, insan fizyolojisinin bu önemli alanında henüz öğrenilecek çok şey vardır.

Obezite ve Evrim

EVRİM Hayvanlarda yağ depolanmasıyla evrimsel adaptasyon arasındaki ilişki, bazen çok karmaşıktır. Fırtına kuşu da denilen bir grup deniz kuşunun şişman yavrularını ele alalım (**Şekil 41.23**). Onların ebeveynlerinin yiyecek bulabilmeleri için çok uzun mesafeler uçmaları gerekmektedir. Yavrularına getirebildikleri besinlerin çoğu, yağ bakımından çok zengindir. Yağın gram başına diğer besinlere oranla iki kat daha fazla kalori sağlaması, yiyecek toplamak için uçuş sayısını azaltmaktadır. Ancak, büyümekte olan yavru kuşların oluşturacakları yeni dokuları için yüksek oranda proteine ge-



▲ **Şekil 41.23 Şişman bir fırtına kuşu.** Uçabilmek için fazla ağır olan fırtına kuşu yavrusu (sağda), daha önce kilo vermek zorundadır., Vücudunda depolanmış olan yağ, bu zaman süresince, ebeveynlerinin yiyecek getiremediği durumlarda enerji sağlayacaktır.

reksinim vardır; ve onların bu yağlı diyetlerinde protein miktarı çok azdır. İhtiyaçları olan proteini alabilmek için genç yavrular, metabolizmalarının istediğinden çok daha fazla kalori harcamak zorunda kaldıklarından obez olmaktadırlar. Bununla birlikte, yağ depoları, ebeveynlerin yeterli yiyecek bulamadıkları zamanlarda onların hayatta kalmasına yardım etmektedir. Besin bol olduğu zaman, yavrular büyüme evrelerinin sonunda ebeveynlerinden daha ağır olmaktadırlar. Bundan sonra, bu genç bireyler uçabilmek için birkaç gün aç kalarak zayıflamak zorunda kalmaktadırlar.

İnsanlarda yağ biriktirmek sağlık açısından sakıncalar doğurabilmesine karşın, evrimsel geçmişimizde avantajı olmuş olabilir. Afrika savanasındaki atalarımız, büyük ölçüde tohumlarla ve diğer bitkisel ürünlerle beslenen avcı-toplayıcı topluluklardı; onların diyetlerine bazen, kendi avlayabildikleri avlardan gelen ya da diğer predatörlerin öldürdükleri hayvanlardan arta kalan etler ilave edilmekteydi. Besin bulmanın garanti olmadığı bu tür bir yaşamda doğal seçilim, bulduğunda yağlı ve zengin besinleri bolca tüketen fizyolojiye sahip bireyleri tercih etmiş olabilir. Yiyeceğin bol olduğu zamanlarda yüksek enerjili molekülleri depolamayı sağlayan genlere sahip bireylerin kıtlıkta sağ kalma şansları daha fazla olmuştur. Böylece, günümüzde yağlara olan düşkünlüğümüz, biraz da besinin daha az olduğu zamanlardan gelen evrimsel bir kalıntı olabilir.

Sonraki bölümde, yiyecek elde etmenin, onları sindirmenin ve besin maddelerinin emilmesinin aslında daha büyük bir hikayenin kısımları olduğunu göreceğiz. Vücut için gerekli olan şeyleri sağlamak, aynı zamanda, besin maddelerinin dağıtılmasını (dolaşım) gerektirir; ve metabolizmada besin maddelerinin kullanılması, dış ortam ile solunum gazlarının alışverişini ister.

KAVRAM KONTROLÜ 41.5

1. İnsanların diyetlerinde karbonhidrat girdisine oranla yağ girdisi daha düşük olsa bile obez olabilmektedirler: Bunun nasıl olabildiğini açıklayınız.
2. Şekil 41.21'i inceledikten sonra, leptin ve PYY hormonlarının vücut ağırlığını düzenlemede birbirlerini nasıl tamamladıklarını açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Leptin metabolik yollarında genetik anormallik bulunan iki obez insan grubuyla çalıştığınızı varsayınız. Bir grupta leptin düzeyleri aşırı yüksek; diğer grupta ise aşırı düşüktür. İki grubun da uzun süreli düşük kalori diyetine alınması durumunda, her grubun leptin düzeylerinde nasıl bir değişiklik olur? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

41 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

- Hayvanların diyetleri çeşitlilik gösterir. **Herbivorlar** (otçullar) temelde bitki yerler; **karnivorlar** (etçiller) genelde diğer hayvanları yerler; ve **omnivorlar** her ikisini de yerler. Hayvanlar, tüketmeyi, depolamayı ve yiyecek kullanmayı dengelemelidirler.

KAVRAM 41.1

Bir hayvanın diyeti kimyasal enerji, organik moleküller ve temel besin maddelerini sağlamalıdır (s. 875-880)

- Besin, hayvanlara ATP üretimi için enerji, biyosentez için karbon iskeletleri ve **esansiyel nütrientler** -hazır haldeki besin maddeleri- sunar. Esansiyel besin maddeleri, hayvanın sentezleyemediği belirli amino asitler ve yağ asitleri ; organik moleküller olan **vitaminler**; ve inorganik moleküller olan **minerallerdir**.
- Hayvanlarda iki tip kötü beslenme vardır: esansiyel besin maddelerinin az oranda alınması ve kimyasal enerji kaynaklarının yetersiz olması. Genetik bozuklukların ve hastalıkların populasyon düzeyinde çalışılması, araştırıcılara, insanda beslenme gereksinimlerinin saptanmasında yardımcı olmuştur.

? *Çoğu memeli diyetinde neden kollajen sentezi için önemli bir madde olan C vitamininin bulunması gerekmediğini açıklayan bir öneri yapınız.*

KAVRAM 41.2

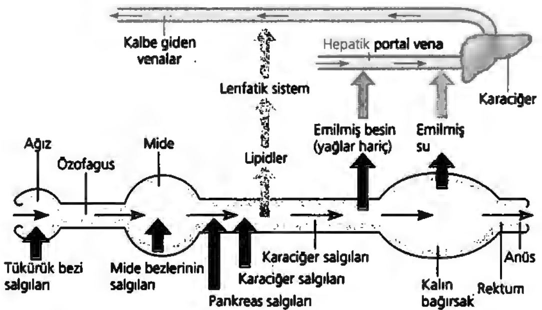
Besini işlemenin ana evreleri yeme, sindirme, emilim ve atıkların uzaklaştırılmasıdır (s. 880-883)

- Hayvanlarda besinin işlenmesi, **yeme** (besinin alınması), **sindirim** (büyük moleküllerin enzimatik parçalanması) **emilim** (besin maddelerinin hücreler tarafından alınması) ve **atıkların uzaklaştırılması** (sindirilmeyen maddelerin dışkı olarak vücut dışına atılması) aşamalarından oluşur.
- Hayvanlar yiyeceklerini elde etmeleri ve yemeleri bakımından farklılık gösterirler. Çoğu hayvan besinini **bütün halinde** yer.
- Kendi kendini sindirmeden sakınmak için bölümlere ayrılma elzemdir. Hücre içi sindirimde, besin parçacıkları endositozla alınmakta ve lizozomlarla kaynaşmış olan besin kofullarında sindirilmektedir. Çoğu hayvan tarafından kullanılan hücre dışı sindirimde enzimatik parçalanma hücre dışında, **gastrovasküler boşluk** ya da **sindirim kanalında** gerçekleşmektedir.

? *Besinin işlenmesindeki ilk üç basamaktan birine olan gereksinimi ortadan kaldıracak bir yapay diyet öneriniz.*

KAVRAM 41.3

Besin işlenmesi olayının sıralanmış evreleri için özelleşmiş olan organlar memeli sindirim sistemini oluşturur (s. 883-889)



? *Besinlerin emiliminde ince bağırsağın hangi özelliği onu mideye oranla daha elverişli kılar?*

KAVRAM 41.4

Omurgalı sindirim sistemlerinin evrimsel adaptasyonları diyetle bağlantılıdır (889-891)

- Omurgalı sindirim sistemleri diyetle bağlantılı birçok evrimsel adaptasyon gösterir. Örneğin, diş tertibi genellikle diyetle ilintilidir. Ayrıca, otçullar, bitkileri sindirebilmek için gereken zaman nedeniyle etçillere oranla genelde daha uzun sindirim kanala sahiptirler. Sığırlar da dahil olmak üzere birçok otçul, bir tür mutualizmle, mikroorganizmaların selülozu sindirdikleri fermantasyon bölmelerine sahiptirler.

? *Anatomimiz, atalarımızın vejetaryen olmadığına nasıl işaret etmektedir?*

KAVRAM 41.5

Sindirim, enerji depolanması ve iştah, geri bildirim devrelerince düzenlenir (891-895)

- Beslenme, birçok aşamada düzenlenir. Sindirim kanalındaki besin, sindirim sıvılarının salgılanmasını ve sindirilmiş olanların da kanalda ilerlemesini kontrol eden sinirsel ve hormonal tepkileri tetikler. Enerji üretimi için glukozun bulunması, glikojenin sentez ve parçalanmasını kontrol eden insülin ve glukagon hormonlarınca denetlenir.
- Omurgalılar, fazla kalorilerini glikojen (karaciğerde ve kas hücrelerinde) ve yağ halinde (yağ hücrelerinde) depolarlar. Hayvan, kazandığından daha fazla kalori harcadığında, bu enerji depolarından faydalanır. Ancak, eğer hayvan normal metabolizma için gerekenden daha çok kalori alırsa, önemli bir sağlık sorunu olan obezite ile karşılaşabilir.
- Leptin ve insülin de dahil olmak üzere bazı hormonlar beynin tokluk merkezini etkileyerek iştahı düzenlerler. Sağlıklı bir kiloda kalabilme sorunumuz, yaşam için yağ biriktirmenin önemli olduğu evrimsel geçmişimizden köken almış olabilir.

? *Bir öğünü atladığımızda midenizin neden guruldadığını açıklayınız*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Aşağıdaki hayvanlardan hangisi beslenme mekanizmasıyla doğru *eşleşmemiştir?*
   a.aslan - besini üzerinde yaşar
   b. balina – asılı maddelerle beslenir
   c.yaprak biti – sıvı emerek beslenir
   d. midye – asılı maddelerle beslenir
   e.yılan – besini tümüyle yutar

2. Memelilerin hem nefes borusu hem de özofagusu aşağıdakilerden hangisine bağlanır?
   a. kalın bağırsak   d. rektum
   b. mide   e. epiglottis
   c. farinks

3. Aşağıdaki organlardan hangisi işleviyle doğru *eşleşmemiştir?*
   a. mide – protein sindirimi
   b. ağız boşluğu – nişasta sindirimi
   c. kalın bağırsak – safra üretimi
   d. ince bağırsak – besin emilimi
   e. pankreas – enzim üretimi

4. Aşağıdakilerden hangisi midenin temel görevlerinden *değildir?*
   a. mekanik sindirim   d. besin emilimi
   b. HCl salgılama   e. enzim salgılama
   c. mukus salgılama

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Enfekte olmuş safra kesesi ameliyatla çıkarılmış bir kişi hangi besinin tüketilmesinde özellikle dikkatli olmalıdır?
   a. nişasta   b. protein   c. şeker   d. yağ   e. su

6. Eğer yemekten birkaç saat sonra 1 km koşmanız gerekse, depolanmış yakıtınızdan hangisini kullanırsınız?
   a. kas proteinleri
   b. kas ve karaciğer glikojeni
   c. karaciğerde depolanmış yağ
   d. yağ dokuda depolanmış yağ
   e. kan proteinleri

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

7. **ÇİZİNİZ** Kısmen sindirilmiş olan besinin mideyi terk ettikten sonra olanları bir akış şemasında gösteriniz. Şu terimleri kullanınız: bikarbonat salgısı, dolaşım, asitlikte düşüş, sekretin salgılanması, asitlikte artış, uyarı alınması. Her terimin yanına, ilgili bölme(yi)leri yazınız. Terimleri birden fazla kullanabilirsiniz.

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   İnsan yemek borusu ve nefes borusu, ağız ve burun boşluğundan gelen bir alanı ortak olarak kullandıklarından bir sorun yaratabilir. Bölüm 34'deki omurgalı evrimini inceledikten sonra, bu "kusurlu" anatominin evrimsel temelini açıklayınız.

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Kuzey Avrupa kökenli insan topluluklarında, 200 yetişkinde birini etkileyen ve besinlerden aşırı demir alımına yol açan hemokromatozis hastalığı bulunmaktadır. Erkeklerde kadınlara oranla bu demir yüklenmesine on kez daha fazla rastlanmaktadır. Hastalığın cinsiyetler arasında farklı olma nedenini açıklayan bir kuram geliştiriniz.

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Beliren Özellikler Saç ağırlıklı olarak keratin proteininden oluşmuştur. Kısaca (100-150 kelime), protein içeren bir şampuanın zarar görmüş saç proteinlerin yerine neden geçemediğini açıklayan bir yazı yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Ev Ödevleri

Bağlantı Yapınız Özel Ders Yağ Emilimi (Bölüm 41) ve Yağ Yapısı (Bölüm 5)
Deneysel Sorgulama Özel Ders İştahın Düzenlenmesinde Genler Hangi Rolü Oynarlar?
BioFlix Özel Dersleri Zardan Geçiş • Homeostasis: Kan Şekerini Düzenleme
Özel Ders Vitaminler
Aktiviteler Sindirim Sistemi İşlevi • Sindirimin Hormonsal Kontrolü • Besinlerin Sindirim ve Emilimi • Discovery Kanalı Video: Beslenme Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

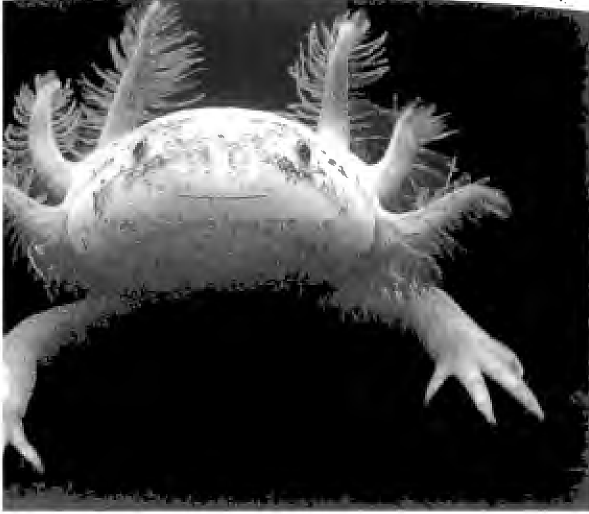
2. eTekst

Kitabınızı online olarak okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metni işaretleyiniz, ve daha birçoğu.

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP 3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Dolaşım ve Gaz Alış Verişi



▲ **Şekil 42.1 Bu tüylü yapılar, hayvanın yaşamasına nasıl yardım eder?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

42.1 Dolaşım sistemleri, tüm vücutta alış veriş yüzeyleriyle hücreler arasında bağlantı kurar
42.2 Kalp kasılmasının eşgüdümlü döngüleri, memelilerdeki ikili dolaşımı yürütür
42.3 Kan basıncı ve kan akış tarzları, kan damarlarının yapısını ve düzenlenmesini yansıtır
42.4 Kanı oluşturan elemanlar, alış verişte, taşımada ve savunmada işlev görür
42.5 Gaz alış verişi özelleşmiş solunum yüzeylerinden gerçekleşir
42.6 Solunum akciğerlerin havalanmasını sağlar
42.7 Gaz alış verişiyle ilgili adaptasyonlar arasında gazları bağlayıp taşıyan pigmentler yer alır

GENEL BAKIŞ

Yer Değiştirme

Şekil 42.1'deki hayvan, bir bilim kurgu filminden çıkmış gibi görünebilir, fakat aslında bu bir aksolot olup orta Meksika'nın sığ göllerinde yaşayan bir semender çeşididir. Bu albino erişkinin başından çıkan kırmızı tüysü yapılar solungaçlardır. Dış solungaçlara ergin hayvanlarda pek sık rastlanılmamasına karşın, solungaçlar, bulundukları tüm hayvanlarda, onların çevreleriyle madde alış verişi gerçekleştirmesine yardımcı olmaktadırlar.

Bir aksolotun ya da başka bir hayvanın çevresiyle olan alış verişi, tümüyle hücresel düzeyde gerçekleşir. Hayvan hücrelerinin gereksinim duyduğu besin maddeleri ve oksijen (O_2) gibi maddeler, plazma zarından geçerek sitoplazmaya girer. Karbon dioksit (CO_2) gibi metabolik yan ürünler, hücre dışına aynı zarı geçerek çıkarlar. Bir hücreli organizmalarda, dış çevreyle alış veriş doğrudan olur. Ancak, çoğu çok hücreli organizmada hücreler arası ya da dış ortamla olan alış verişin doğrudan gerçekleşmesi olanaksızdır. Bunun yerine, bu organizmalar çevreyle alış verişi gerçekleştirmede özelleşmiş sistemlere güvenirler; bu sistemler, alışverişin yapıldığı yer ile vücudun arta kalan kısmı arasında madde taşıma işi yaparlar.

Aksolotun kırmızı renkli dallanmış solungaçları, alış veriş ve taşıma arasındaki özel ilişkiyi yansıtmaktadır. Solungaçlardaki her filamentin yüzeyine yakın olarak ince kan damarları yer almaktadır. Bu yüzeyde, çevredeki sudan kana net olarak O_2 girişi, kandan suya da CO_2 geçişi olur. Söz konusu mesafe kısa olduğundan, geçişler hızlı gerçekleşir. Aksolotun kalbinin pompalaması, solungaç filamentlerindeki oksijence zengin kanın vücudun diğer dokularına dağılmasını sağlar. Orada da, yine kısa mesafeli alış veriş, besin maddeleri ve O_2'nin yanı sıra, CO_2 ve diğer atıklar için gerçekleşir.

İç taşıma ve gaz alış verişi sadece aksolotlarda değil, çoğu hayvanda işlevsel olarak bağlantılı olduğundan, bu bölümde hem dolaşım hem de solunum sistemlerini inceleyeceğiz. Bu sistemlerdeki hayret uyandırıcı farklılıkları, bazı türler açısından araştıracağız. Ayrıca, bir dizi fizyolojik ve çevresel koşulların etkisi altında, dolaşım ve solunum sistemlerinin homeostasisi sağlamadaki rolleri üzerinde yoğunlaşacağız.

KAVRAM **42.1**

Dolaşım sistemleri, tüm vücutta alış veriş yüzeyleriyle hücreler arasında bağlantı kurar

Bir hayvanın çevresiyle olan moleküler alış verişi, -O_2 ve besin maddelerini alırken CO_2 ve diğer artıkları uzaklaştırmak gibi- vücuttaki tüm hücreleri içermelidir. Bölüm 7'de öğrendiğiniz üzere O_2 ve CO_2 gibi küçük ve polar olmayan moleküller, hücreler arasında ve hemen yakınlarındaki dış ortam arasında difüzyon yoluyla hareket edebilmektedirler. Ancak, birkaç milimetreden daha fazla olan mesafelerde di-

füzyon çok yavaştır. Çünkü bir maddenin bir yerden diğerine difüzyonla geçmesi için gerekli olan süre, aradaki mesafenin *karesiyle* orantılıdır. Örneğin, belli bir miktar glukozun 100μm lik bir uzaklığı difüzyonla kat edebilmesi 1 saniyelik bir süreyi alıyorsa, aynı miktarın 1 mm lik mesafeyi kat etmesi 100 saniye, 1 cm lik mesafeyi kat etmesi ise 3 saat alacaktır! Difüzyon mesafesi ile süre arasındaki bu ilişki, herhangi bir hayvanın vücut yapı planı üzerinde büyük bir kısıtlama getirmektedir.

Difüzyonun sadece çok küçük mesafelerde hızlı olduğu göz önüne alınırsa, bir hayvanın her hücresi bu alış verişe nasıl iştirak etmektedir? Doğal seçilim, bu soruna iki çözüm üretmiştir. Birinci çözüm, çevreyle hücrelerin hepsinin ya da çoğunun doğrudan temasta olacağı bir vücut şeklinin ve büyüklüğünün olmasıdır. Böylece, her hücre doğrudan dış ortamla madde alış verişinde bulunabilir. Bu tip bir vücut yapı planı, sadece Cnidaria üyelerini ve yassı solucanları içeren bazı omurgasızlarda bulunur. Diğer tüm hayvanlarda bulunan ikinci çözüm ise, dolaşım sisteminin olmasıdır; dolaşım sistemi tarafından her hücrenin yakın çevresi ve dokular arasında dolaştırılan sıvı, madde alış verişinin yapıldığı ortam olarak işlev görür.

Gastrovasküler Boşluklar

İncelememize, ayrı bir dolaşım sistemi olmayan hayvanlara göz atarak başlayalım. Hidralar, deniz anaları ve diğer Cnidaria üyelerinde bulunan merkezi gastrovasküler boşluk, sindirimde ve maddelerin vücuda dağıtılmasında işlev görür (bakınız Şekil 41.7). Bir uçtaki açıklık, bu boşluğu çevredeki suya bağlar. Hidrada, gastrovasküler boşluğun ince dalları, hayvanın dokunaçlarının içerisine kadar uzanır. Denizanalarında ve diğer Cnidaria üyelerinde, gastrovasküler boşluk, daha karmaşık ve ayrıntılı dallanmalar gösterir **(Şekil 42.2a)**.

Gastrovasküler boşluğa sahip hayvanlarda, iç ve dış doku tabakalarının temasta olduğu (yıkayan) sıvı, gazların ve hücresel atıkların değiştirilmesini kolaylaştırır. Sindirim sonucunda açığa çıkan besin maddeleri, sadece boşluğu döşeyen hücrelere doğrudan ulaşabilir. Ancak, vücut duvarı sadece iki hücre kalınlığında olduğundan, besin maddelerinin dış doku tabakasındaki hücrelere ulaşabilmesi için difüzyonla çok kısa bir mesafeyi kat etmesi gerekmektedir.

Planaryalar ve diğer çoğu yassısolucan, aynı zamanda, dolaşım sistemi olmaksızın yaşamlarını sürdürebilmektedirler. Gastrovasküler boşlukla birlikte yassı bir vücudun olması, dış ortamla alış veriş için çok uygundur **(Şekil 42.2b)**. Yassı bir vücut, yüzey alanını genişletirken difüzyon mesafesini en aza indirerek alış verişi ideal hale getirir.

Dolaşım Sistemlerindeki Evrimsel Varyasyonlar

EVRİM Birçok hücre tabakasına sahip olan hayvanlar için difüzyon mesafeleri, gastrovasküler boşluk sayesinde besin maddelerinin ve atıkların alış verişini yeterince gerçekleştirilebilmek için çok büyüktür. Bu organizmalardaki dolaşım sistemi, maddelerin difüzyonla hücre içerisine ya da dışına geçmesi için kat etmek zorunda olduğu mesafeyi en aza indirger.

Dolaşım Sistemlerinin Genel Özellikleri

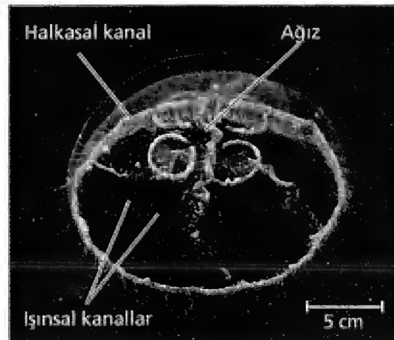
Bir dolaşım sisteminin üç temel elemanı vardır: dolaşım sıvısı, birbiriyle bağlantılı olan damarlar sistemi ve kastan yapılmış bir pompa olan **kalp**. Kalp, metabolik enerjiyi kullanarak dolaşım sıvısının hidrostatik basıncını yükseltir; bu sıvı, ondan sonra, damarlar içerisinde akarak kalbe geri döner.

Dolaşım sistemi vücutta dolaştırmış olduğu sıvı sayesinde, vücut hücrelerin sıvı ortamı ile, gaz alış verişi yapan, besin maddelerini absorbe eden ve artıkları uzaklaştıran organlar arasında işlevsel olarak bir bağlantı kurmuştur. Örneğin memelilerde, solunumla alınan O_2, kana ulaşmadan önce akciğerlerde sadece iki hücre kalınlığındaki bir tabakadan difüze olur. Kalpten gücünü alan dolaşım sistemi, daha sonra oksijence zengin kanı vücudun tüm kısımlarına taşır. Kan, vücut dokularında küçük damarlar içerisinde akarken, kandaki O_2, hücrelerin doğrudan temasta olduğu sıvıya geçmeden önce difüzyonla çok kısa bir mesafeyi kat eder.

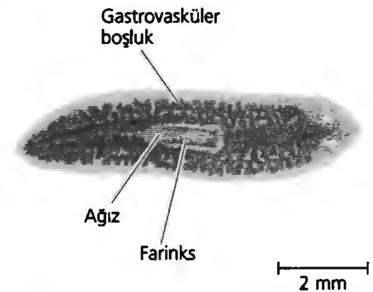
Evrimleşme sürecinde, her birinin adaptasyonu anatomi ve çevre tarafından sınırlandırılan bazı temel dolaşım tipleri oluşmuştur. Dolaşım sistemleri ister açık ister kapalı olsun, vücuttaki ringlerin sayısıyla ilgili olarak değişiklik geçirmişlerdir; ve yapısal ve organizasyon olarak farklılıklar gösteren pompalara bağımlı kalmışlardır. Bu farklılıkları ve onların fizyolojik sonuçlarını sırayla inceleyeceğiz.

▶ Şekil 42.2 Gastrovasküler boşluklarda iç taşıma.

EĞER ÖYLE İSE? *Sıvının bir ucundan girip, diğerinden çıktığı iki ucu açık bir gastrovasküler boşluk varsayınız. Bu durum, gastrovasküler boşluğun işlevlerini gaz alış verişi ve sindirim olayları bakımından nasıl etkileyecektir?*



(a) Bir Cnidaria üyesi olan ay denizanası. Aurelia. Denizanası, burada alt tarafından (oral yüzeyden) görülmektedir. Ağız, bir halka kanala gelen ve ondan çıkan radiyal kanallardan oluşmuş olan karmaşık bir gastrovasküler boşluğa açılmaktadır. Kanalları döşeyen silli hücreler, boşluk içindeki sıvının dolaşmasını sağlamaktadır.



(b) Bir planaria olan yassı solucan *Dugesia*. Ventral tarafta yer alan ağız ve farinks, bu örnekte (IM), koyu boyanmış olan çok dallanmış gastrovasküler boşluğa açılmaktadır.

Açık ve Kapalı Dolaşım Sistemleri

Eklembacaklılar ve çoğu yumuşakça, dolaşım sıvısının organları doğrudan yıkadığı **açık dolaşım sistemine** sahiptir (**Şekil 42.3a**). Bu hayvanlarda, **hemolenf** olarak adlandırılan dolaşım sıvısı, aynı zamanda vücut hücrelerini de yıkayan *doku sıvısıdır(interstitial sıvı)*. Bir ya da daha fazla sayıdaki kalbin kasılması, hemolenfi, sinüslerle bağlantılı kan damarları içerisine pompalar; sinüsler organların çevresindeki boşluklardır. Bu boşluklarda, hemolenfle vücut hücreleri arasında kimyasal madde alış verişi gerçekleşir. Kalbin gevşemesi, hemolenfi, deliklerden geriye doğru, yani kalp içerisine, çeker; bu delikler, kalp kasıldığında kapanan kapakçıklarla donatılmıştır. Vücut hareketleri, sinüsleri periyodik olarak sıkıştırarak hemolenfin dolaştırılmasına yardım eder. Istakoz ve yengeç gibi daha büyük kabukluların açık dolaşım sistemleri, daha fazla dallanmış bir damar sisteminin yanı sıra yardımcı bir pompa da içerir.

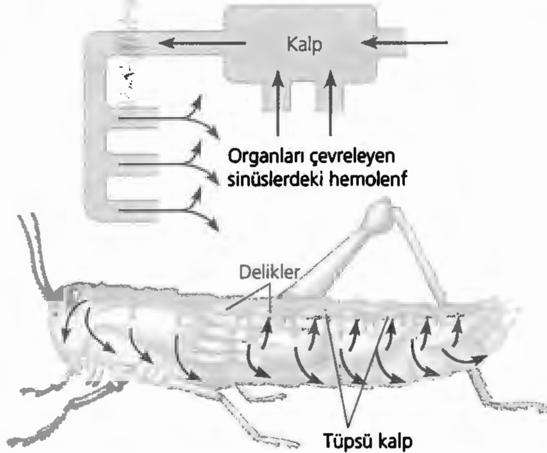
Kapalı dolaşım sisteminde, kan adı verilen bir dolaşım sıvısı, damarlar içine hapsedilmiştir ve doku sıvısından farklıdır (**Şekil 42.3b**). Bir ya da daha fazla sayıdaki kalp, kanı giderek daha ince damarlara dallanan kalın damarlara pompalar, bu ince damarlar organların içerisine girer. Kan ve doku sıvısı arasında olduğu gibi, doku sıvısı ve vücut hücreleri arasında da kimyasal madde alış verişi olur. Halkalı solucanlar (toprak solucanlarının yer aldığı), kafadanbacaklılar (mürekkepbalıkları ve ahtapotların yer aldığı) ve tüm omurgalılar kapalı dolaşım sistemine sahiptirler.

Hem açık hem de kapalı dolaşım sisteminin hayvanlar arasında yaygın olmasının ortaya koyduğu şey, bu sistemlerin her birinin bazı avantajları olmasıdır. Açık dolaşım sistemindeki düşük sıvı basıncı, kapalı sitemlerdeki enerji harcanması göz önüne alındığında daha ekonomik olmaktadır. Bazı omurgasızlarda, açık dolaşım sistemlerinin başka ilave işlevleri de vardır. Örneğin, örümcekler açık dolaşım sistemlerinin oluşturduğu hidrostatik basıncı, bacaklarını uzatmada kullanırlar.

Kapalı dolaşım sistemlerinin yararları arasında, görece daha yüksek olan kan basıncı sayesinde, büyük ve aktif hayvanların hücrelerine O_2 ve besin maddelerinin daha etkin bir şekilde teslim edilmesi yer alır. Örneğin, kapalı dolaşım sistemi, yumuşakçalar arasında en iri ve aktif olan mürekkepbalıkları ve ahtapotlarda bulunur. Kapalı sistemler ayrıca, bu bölümde daha ilerde göreceğiniz gibi, kanın farklı organlara gönderilmesinin düzenlenmesinde de özellikle uygundur. Kapalı dolaşım sistemlerini daha ayrıntılı incelerken omurgalılar üzerine odaklanacağız.

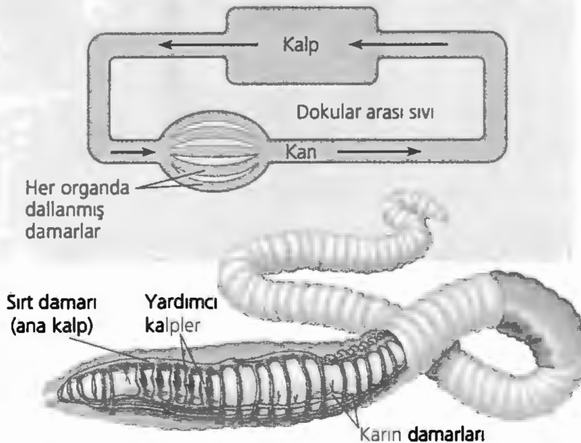
▼ **Şekil 42.3 Açık ve kapalı dolaşım sistemleri.**

(a) Açık dolaşım sistemi



Bu çekirgeninki gibi bir açık dolaşım sisteminde, vücut dokularını kaplayan hemolenf, aynı zamanda dolaşım sıvısı olarak da işlev görür.

(b) Kapalı dolaşım sistemi



Bu toprak solucanınınki gibi bir kapalı dolaşım sisteminde, Bu çekirgeninki gibi bir açık dolaşım sisteminde, vücut dokularını kaplayan hemolenf, aynı zamanda dolaşım sıvısı olarak da işlev görür. Vücut dokularını çevreleyen doku sıvısı, dolaşım sıvısı olarak işlev gören kandan ayrıdır.

Omurgalı Dolaşım Sistemlerinin Organizasyonu

İnsanların ve diğer omurgalıların kapalı dolaşım sistemleri, çoğunlukla **kardiyovasküler sistem** olarak tanımlanır. Kan, inanılmaz derecede geniş bir damar ağı içerisinde dolaşır: Ortalama bir yetişkin insandaki damarların toplam uzunluğu, Dünya'nın ekvatordaki çevresinin iki katı kadardır!

Arterler, toplardamarlar ve kılcal damarlar kan damarlarının üç ana tipidir. Bu damarların her tipinde kan, tek yönde akar. **Arterler**, kanı kalpten vücut organlarına doğru taşır. Arterler, organların içerisinde, kanı kılcallara götüren küçük damarlar olan **arteriyollere** dallanırlar. **Kılcallar**, mikroskobik damarlar olup, çok ince ve geçirgen duvarlara sahiptirler. Bu damarların oluşturduğu ağa, **kılcal damar yatağı** adı verilir ve çapı birkaç hücre kalınlığı kadar olan kılcallar her dokuya girerek, her hücreye yayılırlar. Çözünmüş gazların da aralarında bulunduğu kimyasal maddeler, kılcalların ince duvarından difüzyonla geçmek suretiyle kan ve doku hücreleri etrafındaki interstitial sıvı arasında değiş tokuş edilir. Kılcallar, kan akış yönünün sonunda, kanı geriye kalbe doğru taşıyan damarlar olan **venüllerle**, onlar da **toplardamarla** birleşir.

Arter ve toplardamarlar, taşıdıkları kanın özelliklerine ya da O_2 içeriğine göre değil, kanın akış *yönüne* göre tanımlanırlar. Arterler kanı kalpten kılcallara *doğru* taşırken, toplardamarlar kanı *kılcallardan* kalbe doğru taşırlar. Yegane istisnalar, kanı kılcal damar yatağı çiftleri arasında taşıyan portal toplardamarlardır. Örneğin, hepatik portal ven, kanı, sindirim sistemindeki kılcal damar yataklarından karaciğerdeki kılcal damar yataklarına taşır (bakınız bölüm 41). Kan, daha sonra hepatik venden geçerek kalbe doğru iletilir.

Tüm omurgalı kalpleri, kas yapısında iki ya da daha fazla sayıda odacık içerir. Kalbe giren kanı alan odacıklara **atrium** (*çoğulu atria*) (kulakçık) adı verilir. Kalpten çıkacak kanı pompalamakla görevli odacıklara de **ventriculus** (karıncık) adı verilir. Daha sonra tartışacağımız üzere odacıkların sayısı ve birbirlerinden ne ölçüde ayrılmış oldukları, omurgalı grupları arasında önemli değişiklikler göstermektedir. Bu önemli farklılıklar, doğal seçilim sonucunda ortaya çıkan yapının işleve nasıl sıkı sıkıya uyum sağladığını yansıtması bakımından önemlidir.

Tekli Dolaşım

Kemikli balıklarda, vatozlarda ve köpekbalıklarında kalp iki odacıktan oluşur: bir kulakçık ve bir karıncık. **Tekli dolaşım** denilen düzenlemede kan, her tam döngüde kalpten bir kez geçer (**Şekil 42.4a**). Kalbe giren kan, karıncığa aktarılmadan önce kulakçıkta toplanır. Karıncığın kasılmasıyla kan solungaçlara pompalanır; solungaçlarda O_2, difüzyonla kana ve CO_2 ise kandan dış ortama geçer. Solungaç kılcalları, vücuttaki kılcal damar yataklarına oksijence zengin kanı taşıyan damarla birleşirler. Kan, ondan sonra kalbe geri döner.

Tekli dolaşımda kalbi terk eden kan, kalbe geri dönmeden önce iki kılcal damar yatağından geçer. Kan, kılcal damar yatağından geçerken, basıncını ilerde açıklayacağımız nedenlerle önemli ölçüde yitirir. Solungaçlardaki kan basıncının düşmesi, hayvanın vücudunun geri kalan diğer kısımlarındaki kan akış hızını sınırlar. Ancak, hayvan yüzdüğünde, kaslarının kasılıp gevşemesi, görece yavaşlamış olan kan akımını hızlandırır.

İkili Dolaşım

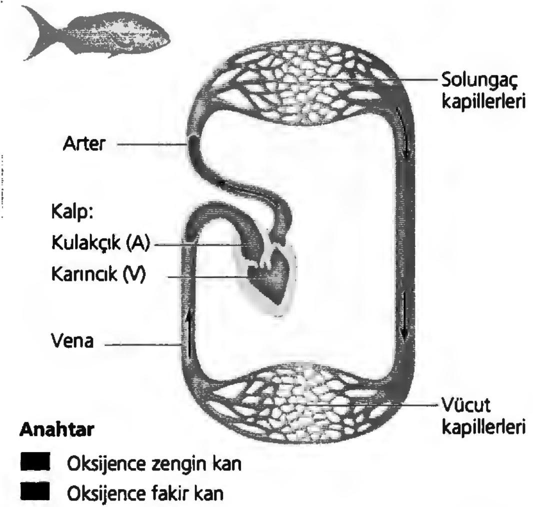
Amfibi, sürüngen ve memelilerin dolaşım sistemleri, iki devirlidir (ringli); bu düzenlenme **ikili dolaşım** olarak adlandırılmaktadır (**Şekil 42.4b**). Her iki dolaşımdan sorumlu pompalar tek bir organda yani kalpte toplanmıştır. Her iki pompanın da tek bir kalpte bulunması, kasılmaların koordinasyonunu basitleştirir.

Bir pompa olarak kalbin sağ tarafı, oksijence fakir kanı gaz alış veriş dokularının kılcal damar yataklarına gönderir; burada, kana net O_2 girişi ve kandan CO_2 çıkışı sağlanır. Dolaşımın bu bölümü, sürüngen ve memelilerde olduğu gibi eğer tümüyle akciğerlerdeki kılcal damar yataklarında gerçekleşiyorsa, **akciğer dolaşımı (pulmonar dolaşım)** olarak adlandırılır. Eğer çoğu amfibide olduğu gibi gaz değişimi, hem akciğerlerdeki hem de derideki kılcal damarlarda gerçekleşiyorsa, **akciğer-deri dolaşımı (pulmocutaneous dolaşım)** olarak tanımlanır.

Oksijence zengin kan, gaz değişiminin yapıldığı dokuları terk ettikten sonra, diğer pompaya, kalbin sol tarafına girer. Kalbin kasılması, bu kanı tüm vücuttaki organ ve doku-

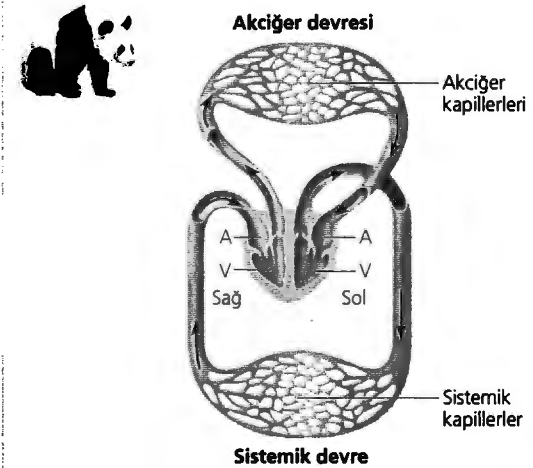
▼ Şekil 42.4 Omurgalılarda tekli ve ikili dolaşım.

(a) Tekli dolaşım



Kemikli balıklar, vatozlar ve köpekbalıkları tek parkurlu kan dolaşımına ve dolaşımla ilgili tek bir pompaya –iki odacıklı kalbe– sahiptirler.

(b) İkili dolaşım



Amfibiler, sürüngenler ve memeliler, iki parkurlu kan dolaşımına ve iki pompanın kaynaşmasıyla oluşmuş çok odacıklı bir kalbe sahiptirler. Dikkat edilirse, dolaşım sistemi resimleri hayvan size karşıdan bakar konumda çizilmiştir: Kalbin sağ tarafı solda, sol tarafı da sağda gösterilmiştir.

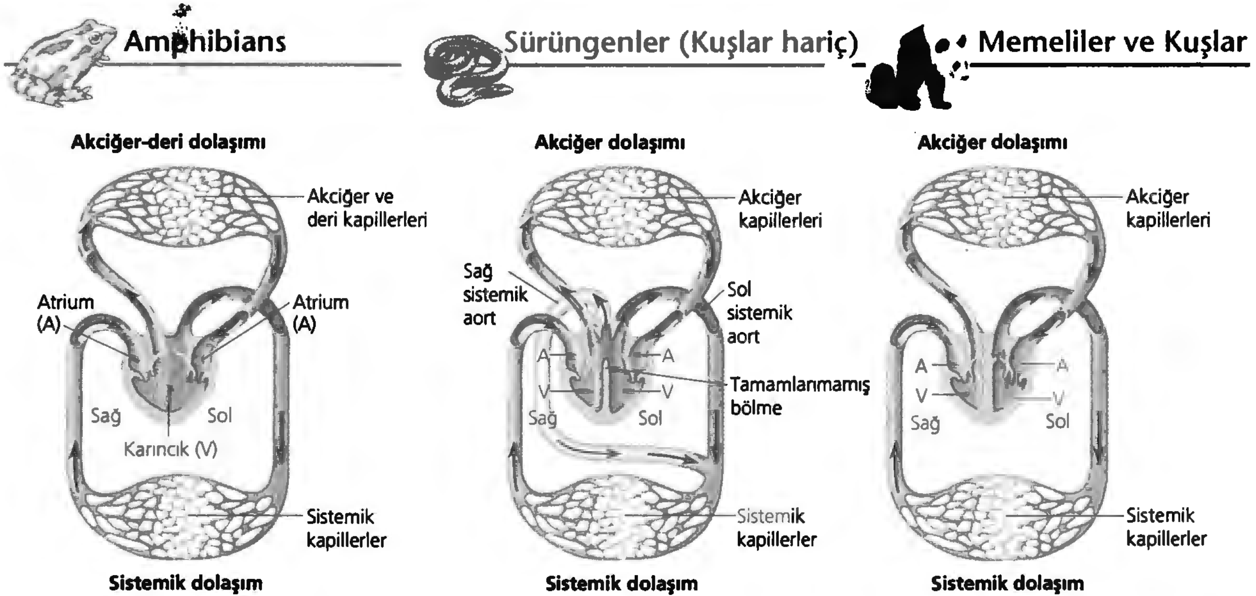
ların kılcal damar yataklarına iletir. O_2, CO_2, besin maddeleri ve atıkların alış verişinden sonra artık oksijence fakirleşmiş olan kan, **sistemik dolaşımını** tamamlayarak kalbe döner.

İkili dolaşım, beyne, kaslara ve diğer organlara güçlü bir kan akımı sağlar; çünkü, kalp bu dokulara gidecek olan kanın basıncını, akciğer ve derideki kılcal damar yataklarından geçtikten sonra yeniden artırır. Böylece, sistemik dolaşımdaki kan basıncı, genellikle gaz değişiminin yapıldığı pulmonar dolaşımdakine oranla çok daha yüksek olur. Bu, kanın, gaz değişim organlarından diğer organlara doğru daha düşük basınç altında aktığı tekli dolaşımdakine zıt bir durumdur.

Farklı omurgalıların özel gereksinimlerini karşılayan ikili dolaşımın adaptasyonlarını incelemek üzere, dolaşım sistemlerine genel bakışımızı **Şekil 42.5** ile noktalayalım. Sonraki bölümde, memelilerdeki dolaşıma odaklanarak, dolaşımın anahtar organı olan kalbin anatomisi ve fizyolojisi üzerinde duracağız.

▼ **Şekil 42.5**

İnceleme Omurgalılarda ikili Dolaşım



Kurbağalar ve diğer amfibilerin kalpleri üç bölmeden oluşur: iki kulakçık ve bir karıncık. Karıncık içindeki bir yükselti, oksijence fakir kanın çoğunu (% 90) sağ kulakçıktan akciğer-deri devresine, oksijence zengin kanın çoğunu da sol kulakçıktan sistemik dolaşıma yönlendirir. Kurbağa su altındayken, dolaşımını düzenleyerek, geçici olarak devre dışı olan akciğerlerine kan göndermez. Su altında, tek gaz alış verişi bölgesi olan deriye kan akımı sürdürülür.

Kaplumbağaların, yılanların ve kertenkelelerin üç odacıklı kalplerinde tamamlanmamış bir ara bölme, tek karıncığı sağ ve sol olarak ikiye böler. Aort olarak adlandırılan iki ana arter, sistemik dolaşıma bağlanır. Kalbin ayrıntılı anatomisi, akciğerlere ve vücuda gidecek kanın kontrolünü sağlayacak adaptasyonlarla, bu üç grup sürüngende bazı farklılıklar gösterir.

Aligatorlar (Amerikan timsahı), kaymanlar ve diğer timsahlarda, karıncıklar tamamlanmış bir bölme ile ayrılmıştır (gösterilmemiş), fakat akciğer ve sistemik dolaşımlar, arterlerin kalbi terk ettiği noktaya bağlanmıştır. Bu bağlantı, arter kapakçıklarının kanı, hayvan suyun altındayken geçici olarak akciğerlerden kesmesine yardımcı olur.

Memeli ve kuşlarda, iki kulakçık ve tümüyle ayrılmış iki karıncık bulunur. Kalbin sağ yanı sadece oksijence fakir kanı alıp pompalarken, sol taraf da sadece oksijence zengin kanı alıp pompalamaktadır. (Kuşlarda, kalp yakınındaki ana damarlar, gösterilenden biraz daha farklıdır.) Endotermler olarak memelller ve kuşlar, aynı boyutlardaki ektotermlere oranla yaklaşık on kat daha fazla enerji kullanırlar. Bu nedenle, dolaşım sistemleri dokulara on kat daha fazla yakıt ve oksijen taşımak zorundadır (en az on kat daha fazla CO_2 ve diğer artıkları da gidermelidir). Maddelerin bu yoğun trafiği, ayrı ve bağımsız çalışan sistemik ve akciğer dolaşımlarına, gerekli kanı da pompalayabilecek büyük kalplere gereksinim doğurmaktadır. Güçlü, dört bölmeli bir kalp, memeli ve kuşların uzak atalarında bağımsız olarak ortaya çıkmıştır ve bu da konvergent evrimi yansıtmaktadır (bakınız Bölüm 34).

Anahtar

■ Oksijence zengin kan
■ Oksijence fakir kan

KAVRAM KONTROLÜ 42.1

1. Açık bir dolaşım sistemindeki hemolenf akışının, bir havuzdaki su akışına benzerliği nedir?
2. Aradaki bölmesi tamamlanmamış olan üç odacıklı kalbin, bir dönem, dolaşım işlevine memelilerin kalbine oranla daha az adapte olduğu düşünülmekteydi. Bu görüş, bu tip kalplerin hangi avantajını görememiştir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Normal gelişmekte olan bir insan fetüsünün sağ ve sol kulakçıkları arasında bir delik vardır. Bazı durumlarda bu delik, doğumdan sonra tümüyle kapanmamaktadır. Eğer bu durum ameliyatla düzeltilmezse, sistemik dolaşıma giren kanın O_2 içeriği bundan nasıl etkilenir?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

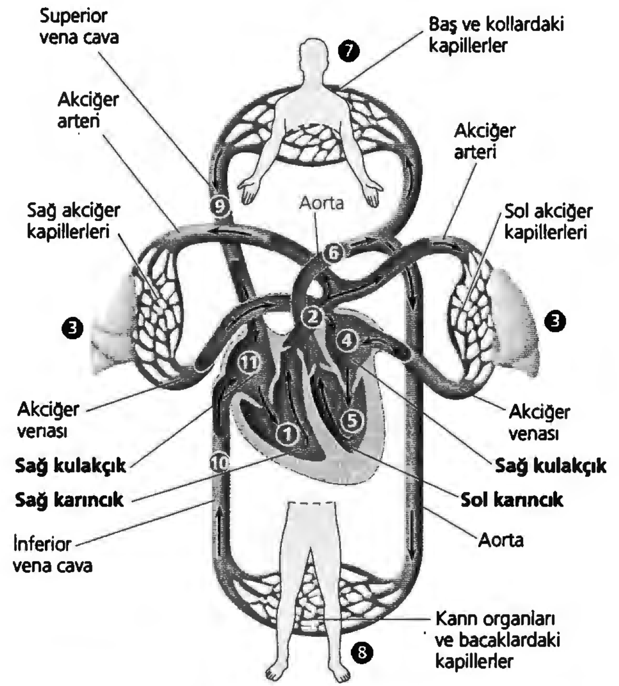
KAVRAM 42.2

Kalp kasılmasının eşgüdümlü döngüleri, memelilerdeki ikili dolaşımı yürütür

Oksijenin vücut organlarına zamanında gitmesi yaşamsal önem taşır: Örneğin birkaç dakika gibi kısa bir süre O_2 alamayan beynin bazı hücreleri ölür. Memelilerin kardiyovasküler sistemi, vücudun bu sürekli fakat değişken O_2 istemini nasıl karşılamaktadır? Bu soruyu yanıtlamak için, sistemin kısımlarının nasıl düzenlendiğini ve her bir kısmın ne işlev gördüğünü bilmemiz gerekmektedir.

Memelilerde Dolaşım

Akciğer (pulmonar) dolaşımdan başlayarak önce, memeli kardiyovasküler sisteminin genel organizasyonunu inceleyelim. (Yuvarlak içindeki rakamlar **Şekil 42.6**'daki yerleri göstermektedir.) ❶ Sağ karıncığın kasılması, kanı akciğer atardamarları ❷ yoluyla akciğerlere pompalar. Kan, sağ ve sol akciğerlerdeki kılcal damar yataklardan ❸ akarken, O_2 yüklenir ve CO_2'i bırakır. Oksijence zengin kan, akciğerlerden akciğer toplardamarları aracılığıyla kalbin sol kulakçığına ❹ döner. Sonra, oksijence zengin kan kalbin sol karıncığına ❺ girerek, sistemik dolaşım ile vücut dokularına pompalanır. Kan, sol karıncığı aort ❻ yoluyla terk ederek, vücuda yayılan arterlere gider. Aorttan ayrılan ilk dallar (gösterilmemiş) koroner arterler olup, kalbin kendi kaslarına kan sağlarlar. Daha sonraki dallar, baş ve kollardaki (ön üyeler) kılcal damar yataklarına ❼ giderler. Aort daha sonra karın bölgesine inerek, oksijence zengin kanı karın içerisindeki organlara ve bacaklardaki kılcal damar yataklarına ❽ iletir. Kılcal damar içerisinde, kandan dokulara net O_2 difüzyonu ve dokulardan kana CO_2 (hücresel solunumla üretilmiş olan) difüzyonu gerçekleşir. Kılcal damarlar tekrar birleşerek, toplardamarlara kan götüren venülleri oluştururlar.

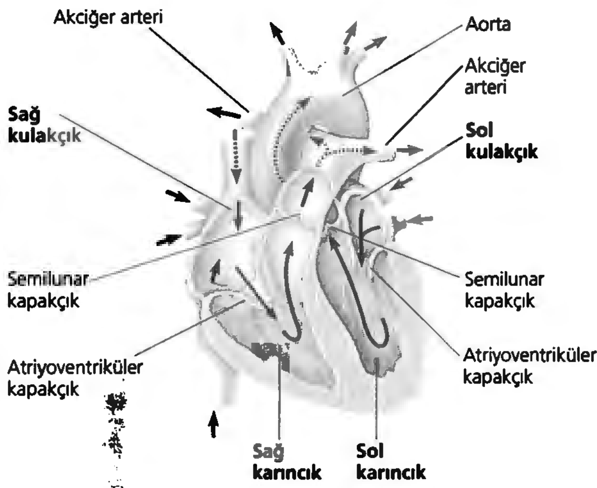


▲ **Şekil 42.6 Memeli kardiyovasküler sistemi: genel bakış.** İkili dolaşımın, şekildeki numaralandırmaya uygun olarak değil, eşzamanlı olarak çalıştığına dikkat edilmelidir. Her iki karıncık da aynı anda pompalamaktadır; bir miktar kan akciğer dolaşımında akarken, geri kalan kan da sistemik dolaşımda bulunmaktadır.

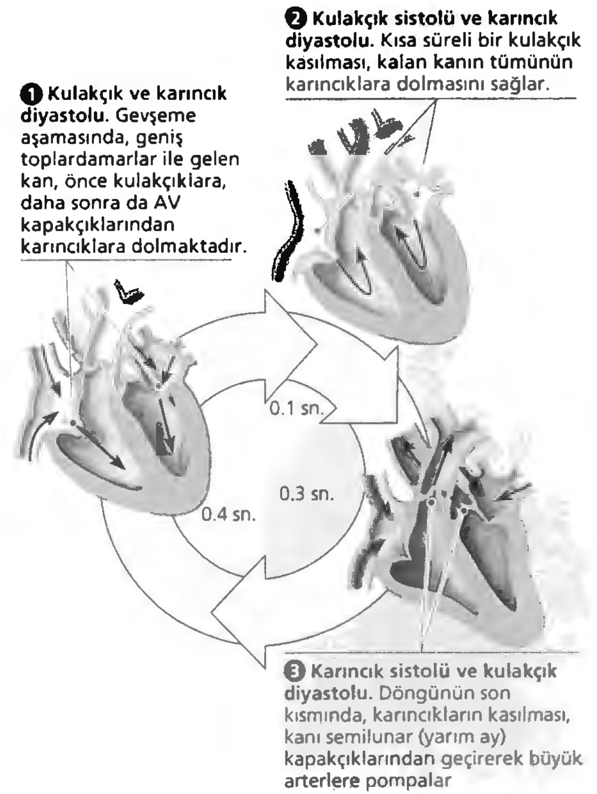
Baş, boyun ve kollardan gelen oksijence fakir kan, büyük bir toplardamar olan superior vena cava ❾ ya girer. Başka bir büyük toplardamar olan inferior vena cava ❿, gövdeden ve bacaklardan gelen kanı taşır. Her iki vena cava da taşıdıkları oksijence fakir kanı, sağ kulakçığa ⓫ boşaltır; bu kan daha sonra sağ karıncığa geçer.

Memeli Kalbi: *Yakından Bakış*

İnsan kalbini örnek olarak ele alıp, memeli kalbinin nasıl çalıştığına daha yakından bakalım (**Şekil 42.7**). Sternumun (göğüs kemiği) arkasında yer alan insan kalbi, yaklaşık olarak sıkılmış bir yumruk büyüklüğünde olup, çoğunlukla kalp kasından oluşmuştur (bakınız Şekil 40.5). İki kulakçığın duvarları görece ince olup, akciğerlerden ve vücudun diğer dokularından kalbe geri dönen kanın toplandığı odacıklardır. Kulakçıklara gelen kanın büyük bölümü, tüm odacıklar gevşemiş durumdayken karıncıklara dolar. Geri kalan kısmı ise, karıncıklar henüz kasılmaya başlamadan önce, kulakçıkların kasılmasıyla karıncıklara gönderilir. Karıncıkların duvarları daha kalındır -özellikle sistemik dolaşımla tüm vücut organlarına kanı pompalayan sol karıncığın duvarı- ve kulakçıklardan daha güçlü kasılırlar. Sol karıncık, sağ karıncığa oranla daha güçlü kasılmasına kar-



▲ **Şekil 42.7 Memeli kalbi: yakın bir bakış.** Kalpte kanın geri gelmesini engelleyen kapakçıkların yerleşimlerine dikkat ediniz. Ayrıca, kulakçıkların ye her iki karıncığın duvarlarındaki kas kalınlıklarının da farklı olduğunu gözlemleyiniz.



▲ **Şekil 42.8 Bir kalp döngüsü.** Dinlenme durumundaki bir erişkinin kalp atış hızı yaklaşık olarak dakikada 72 olup, bir tam kalp döngüsü 0.8 saniye kadar sürer. Dikkat edilirse, kalp döngüsünün 0.1 saniyesi dışında kulakçıklar gevşemiş ve toplardamarlar ile kalbe geri getirilen kanla dolmaya başlamışlardır.

şın, her kasılmada sağ karıncığın pompaladığı kadar kan pompalar.

Kalp, belli bir ritimle kasılıp gevşer. Kasıldığında kanı pompalar; gevşediğinde odacıkları kanla dolar. Birbirini izleyen bir dolma ve pompalama olayi, **kalp döngüsü** olarak tanımlanır. Kasılma aşaması **sistol**, gevşeme ise **diyastol** olarak adlandırılır (**Şekil 42.8**).

Bir dakikada her bir karıncığın pompaladığı kan miktarına **kalp debisi** denir. Kalp debisini iki etken belirler: kalbin kasılma sayısı, yani **atış sayısı** (dakikadaki atış sayısı), ve **atış hacmi**, yani her kasılmada bir karıncığın pompaladığı kan miktarı. İnsanlardaki ortalama atış hacmi 70 ml dir. Bu atış hacmini dinlenme halindeki atış sayısı 72 atış/dakika ile çarparsak, kalp debisini 5 L/dak. olarak buluruz; bu miktar, bir insanın vücudundaki toplam kan miktarına eşittir. Ağır egzersiz sırasında kalp debisi beş kat artabilir.

Kalpteki dört kapakçık, kanın geri dönmesini engeller ve kanın doğru yönde akmasını sağlar (bakınız Şekiller 42.7 ve 42.8). Bağ dokudan yapılmış olan kapakçıklar, bir yönden itildiğinde açılan, diğer yönden ise kapanan özelliktedirler. Her bir kulakçık ve karıncık arasında **atrioventriküler kapakçık** (AV) yer alır. AV kapakçıklar, tersine dönmelerini engelleyen güçlü liflerle bağlanmışlardır. Karıncıkların güçlü kasılmalarıyla oluşan basınç, AV kapakçıklarının kapanmasını sağlayarak kanın kulakçıklara geri dönmesini engeller. Kalbin iki çıkışında -yani aortun sol karıncığa bağlandığı yerde ve akciğer atar damarının sağ karıncığa bağlandığı yerde - **semilunar kapakçıklar** yer alır. Bu kapakçıklar, karıncıkların kasılmasıyla oluşan basınç ile açılırlar. Karıncıklar gevşediğinde, aortta oluşan basınç semilunar kapakçıkların kapanmalarına yol açarak, geri dönüşü engeller.

Kalp kapakçıklarının bu iki takımının kapanmasını bir stetoskop yardımıyla ya da kulağınızı arkadaşınızın (ya da bir köpeğin) göğsüne sıkıca yaslayarak dinleyebilirsiniz. Atış sesleri, "lup-dup, lup-dup, lup-dup" şeklindedir. İlk kalp sesi ("lup"), kanın kapalı AV kapakçıklarına geri çarpmasıyla oluşur. İkinci ses ("dup") ise, kanın kapalı semilunar kapakçıklara çarpması sonucu oluşur.

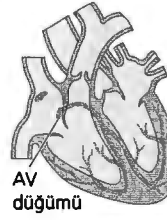
Eğer kan, yapısı bozuk bir kapakçıktan geriye doğru fışkırırsa, **kalp üfürümü** adı verilen anormal bir ses oluşturur. Bazı insanlar kalp üfürümü ile doğarlar; diğerlerinde ise kapakçıklar bir enfeksiyon sonucu (örneğin romatizma ateşi gibi) bozulurlar. Bir kapakçıktaki bozukluk sağlığı tehlikeye düşürecek oranda ise, cerrahlar mekanik bir kapakçıkla değiştirebilirler. Bununla birlikte, tüm kalp üfürümleri bir bozukluktan kaynaklanmaz, ve çoğu kapakçık bozuklukları, cerrahi girişimi gerektirecek boyutta -yani kan akışı etkinliğini indirgeyecek düzeyde- olmaz.

▶ **Şekil 42.9 Kalp ritminin kontrolü.** Kalpteki elektriksel olayların sıralanışı üstte gösterilmiştir; Kırmızı renk, ritmin elektriksel kontrolünde işlevi olan özelleşmiş kasları göstermektedir. Bu olayları aynı sırayla izleyen bir elektrokardiyogram (EKG), aşağıda sarı ile gösterilmiştir. Dördüncü aşamada, EKG de, zirve noktasının sağı, ikinci kasılma dönemi için karıncıkların elektriksel olarak yeniden kuruldukları zamanı göstermektedir.

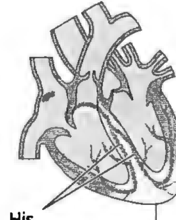
EĞER ÖYLE İSE? *Eğer bir doktor size EKG'nizin bir kopyasını verse, test sırasında kalp atış hızınızın kaç olduğunu nasıl saptarsınız?*

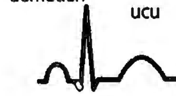
















Kalbin Ritmik Atışını Sürdürmek

Omurgalılarda, kalp atışı kalbin kendisinden kaynaklanır. Bazı kalp kası hücreleri otoritmik, yani sinir sisteminden herhangi bir uyarı gelmeden sürekli kasılıp gevşeme özelliğine sahiptirler. Bu ritmik kasılmaları, kalpten çıkarılıp laboratuvardaki bir kaba yerleştirilmiş dokuda bile görebilirsiniz! Bu hücrelerin kendi kasılma ritimleri olduğundan, normalde bir kalp üzerindeyken acaba nasıl kontrol edilmektedirler? Yanıt, sağ kulakçık duvarında, superior vena cavanın kalbe girdiği yerin yakınındaki bir grup otoritmik hücre grubunda yatmaktadır. Bu hücre topluluğu, **sinoatrial düğüm (SA)** ya da *peysmeyker* olarak adlandırılır ve tüm kalp kasının kasılma hız ve zamanını belirler. (Omurgalılardakinin tersine, bazı eklembacaklıların sinoatrial düğümleri kalp dışında, sinir sisteminde yer alır.)

SA düğümü, sinir hücrelerininkine benzeyen elektriksel impuls üretir. Kalp kası hücreleri, geçit bölgeleri aracılığıyla elektriksel olarak birleşmiş olduklarından (bakınız Şekil 6.32), SA düğümünden çıkan impulslar kalp dokusu içinde hızla yayılır. Buna ek olarak, bu uyarılar vücut sıvıları aracılığıyla deriye de iletilirler. Bir **elektrokardiyogram (EKG)** ile, bu akımlar deri üzerine yerleştirilen elektrotlarla kaydedilebilirler. Bu akımın zamana karşı çizilmiş grafiğinde, kalp döngüsünün kendine özgü şekli ortaya çıkar (**Şekil 42.9**).

SA düğümünden çıkan uyarılar, önce kulakçıkların duvarlarına yayılarak her ikisinin de aynı anda kasılmasına yol açar. Kulakçıkların kasılması sırasında, SA düğümünden çıkmış olan impulslar, sağ ve sol kulakçıkların arasındaki duvarda yer alan diğer bir grup otoritmik hücreye ulaşır. Bu hücreler, **atrioventriküler düğüm (AV)** adı verilen bir aktarım noktası oluştururlar. İmpulslar, bu noktada kalbin uç noktasına (apeksine) yayılmadan önce 0.1 saniye kadar geciktirilirler. Bu gecikme, kulakçıkların karıncıklar kasılmadan önce tümüyle boşalmasına izin verir. Ondan sonra, AV düğümünden gelen sinyaller, karıncıkların duvarları boyunca, özelleşmiş kas lifleri olan His demetleri ve Purkinje lifleri aracılığıyla kalbin uç noktasına iletilir.

Fizyolojik istekler, SA düğümü düzenleyerek kalp ritmini değiştirir. Sinir sisteminin sempatik ve parasempatik adı verilen iki bölümü, bu düzenlemeden büyük ölçüde sorumludur. Bunlar, ata binerken dizginlerin ve mahmuzlarınki gibi işlev görürler: Sempatik bölüm, peysmeykeri hızlandırırken, parasempatik bölüm yavaşlatır. Örneğin, ayağa kalkıp yürümeye başladığınızda, sempatik bölüm, bu işi yapmanızı sağlayan kasların gereksinim duyacağı fazladan oksijeni karşılayabilmek için kalp atış hızını artırır. Daha sonra oturup rahatladığınızda, parasempatik bölüm, enerjiyi korumak amacıyla atış hızını yavaşlatır. Kana salgılanan hormonlar da peysmeykeri etkiler. Örneğin, adrenal bezlerden salgılanan "savaş ya da kaç" hormonu olan epinefrin, kalp atış hızını artırır. Peysmeykeri etkileyen üçüncü bir etken de vücut sıcaklığıdır. Sıcaklıktaki 1°C'lik bir artış, kalbi dakikada 10 atım hızlandırır. Ateşiniz olduğunda kalbinizin daha hızlı atması bundandır.

Dolaşım pompasının çalışmasını gördükten sonra, her dolaşıma (sistemik ve pulmonar) ait damarlardaki kan akışını etkileyen güçleri ve yapıları gelecek bölümde inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 42.2

1. Neden akciğer toplardamarlarındaki kanın, yine bir toplardamar olan alt ana toplardamarındakine oranla daha yüksek O_2 içerdiğini açıklayınız.
2. SA düğümünden ve kulakçıklardan karıncıklara giden elektriksel impulsların, AV düğümünde geciktirilmesi neden önemlidir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Birkaç ay boyunca düzenli egzersiz yaptıktan sonra, dinlenme halindeki kalp atış sayısının azalmış olduğunu fark ettiniz. Dinlenme durumunda kalp işlevinizde başka hangi değişikliği görmeyi beklersiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM **42.3**

Kan basıncı ve kan akış tarzları, kan damarlarının yapısını ve düzenlenmesini yansıtır

Omurgalı dolaşım sistemi, kanın vücuda oksijen ve besin maddelerini götürmesini ve atıkları vücuttan uzaklaştırmasını olası kılar. Bunu yaparken de, aynen bir şehre su sağlayan ve atıkları uzaklaştıran borular sistemi gibi dallanmış bir damar yapısına gereksinim duyar. Aslında, su boruları sistemine hakim olan fiziksel kurallar, kan damarları için de geçerlidir.

Kan Damarı Yapısı ve İşlevi

Kan damarları, merkezi bir boşluk ve bunu çevreleyen tek sıra yassı epitel hücrelerden oluşmuş bir **endotel** tabakası içerir. Endotelin düzgün yüzeyi, kan akışına karşı gösterilen direnci en aza indirir. Endotel tabakasının dış kısmında, damarın özel işlevine göre kılcallarda, arterlerde ve toplardamarlarda farklılıklar gösteren doku tabakaları bulunur.

Kılcal damarlar, en küçük damarlar olup, çapları alyuvarlarınkinden biraz daha geniştir (**Şekil 42.10**). Kılcallar, aynı zamanda, sadece endotel ve onun bazal laminası tarafından oluşturulmuş çok ince duvara sahiptirler. Bu yapısal organizasyon, kılcallardaki kanla, doku sıvısı arasındaki madde alış verişini kolaylaştırır.

Arterler ve toplardamarların duvarları, kılcallardakine oranla daha karmaşık bir organizasyona sahiptir. Hem arterler hem de toplardamarlar, endoteli sarmalayan iki doku tabakasına sahiptir: elastik lifleri içeren ve damarın genişleyip daralmasını sağlayan, dış taraftaki bağ doku tabakası ile, düz kas ve daha elastik lifleri içeren orta tabaka. Bununla birlikte arterlerin ve toplardamarların duvarı, aynı zamanda, dolaşımdaki özel işlevlerine bağlı olarak farklılıklar gösterir.

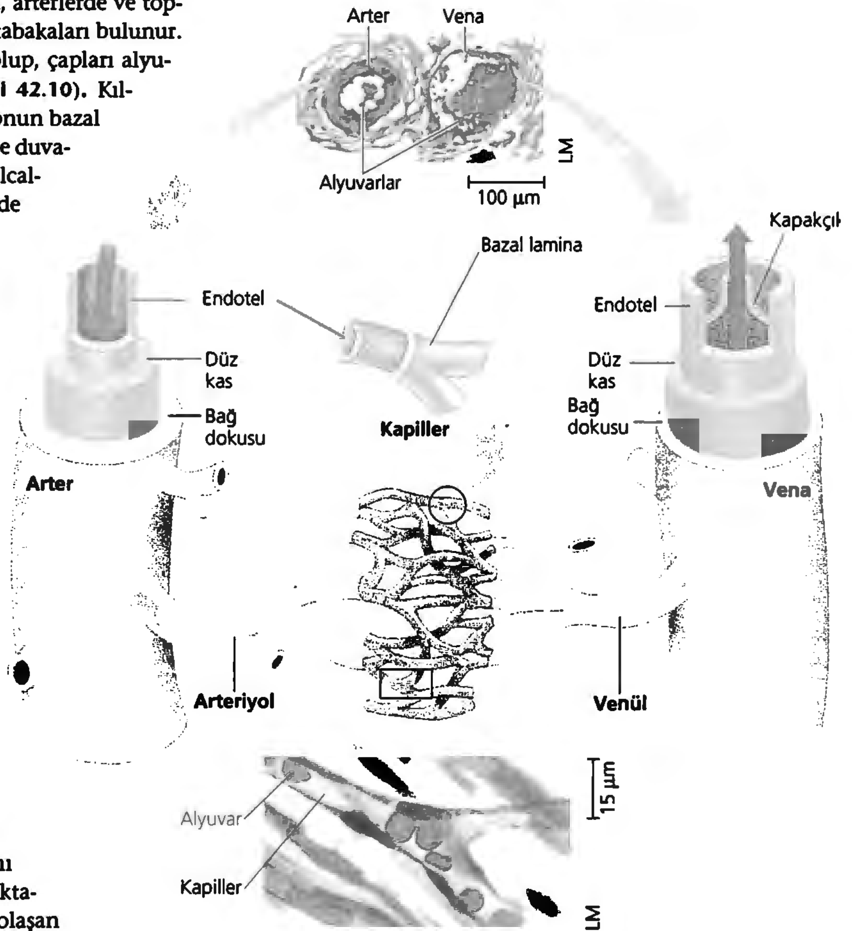
Arterlerin duvarları, kalbin yüksek basınçla pompaladığı kanla uyumlu olarak kalın ve güçlüdür. Ayrıca, arterlerin duvarları elastik olup genişleyince tekrar eski haline dönebilmektedir; böylece atardamar içerisinde, kanın kılcallara doğru akmasını sağlayan sürekli bir kan basıncı korunmaktadır. Sinir sisteminden uyarılar ve kanda dolaşan hormonlar, arter ve arteriyollerdeki düz kasları etkileyerek, onların genişleyip daralmalarına yol açar; bu da vücudun farklı bölgelerine kan akışını kontrol eder.

Toplardamarlar, kanı düşük basınçla kalbe geri getirirler; bu nedenle kalın duvarlara gereksinim duymazlar. Bir toplardamarın duvarının kalınlığı, bir arterinkinin üçte biri kadardır. Toplardamarların iç kısmında yer alan kapakçıklar, kan basıncının düşük olmasına karşın kanın tek yönlü akışını sürdürmesini sağlar.

Şimdi, kan damarı çapının, sayısının ve basıncının vücuttaki farklı bölgelere gidecek kanın hızını nasıl ayarladığını inceleyeceğiz.

Kan Akış Hızı

Kan damarı çapının akışı nasıl etkilediğini anlamak için önce, musluğa bağlı kalın bir hortumda suyun akışına bir göz atmak yerinde olur. Musluk açılınca, su hortumun her noktasında aynı hızla akar. Ancak, hortumun ucuna daraltıcı bir ağızlık yerleştirilirse, su uçtan çok daha hızlı fışkırır. Su, basınç altında sıkışmadığından, ağızlıktan belli zaman

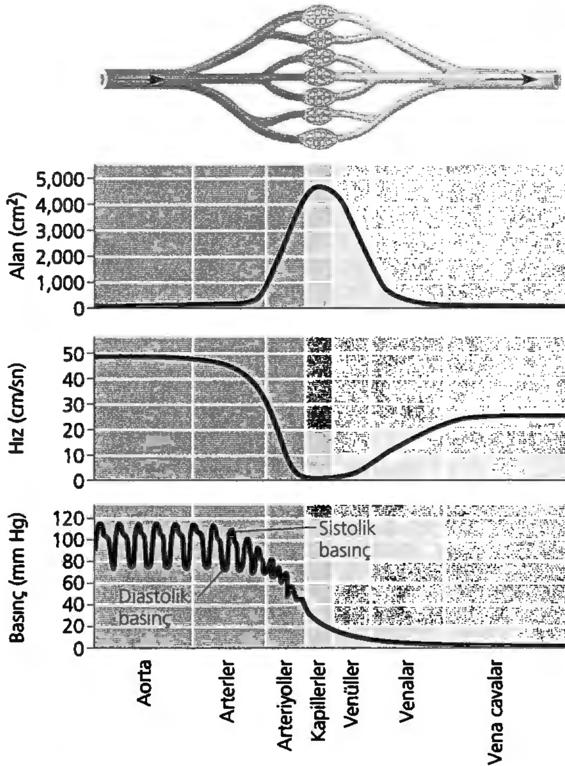


▲ Şekil 42.10 **Kan damarlarının yapısı.**

içinde geçen su miktarının, hortumun geri kalan kısmından geçenle aynı olması gerekir. Ağızlığın enine kesit alanı, hortumun enine kesit alanından daha dar olduğundan, su ağızlıkta hızlanır.

Buna benzer durum dolaşım sisteminde de vardır; fakat kan, arterlerden arteriyollere, oradan da kılcallara geçerken *yavaşlar*. Neden? Bunun nedeni, kılcalların sayısının çok fazla olmasıdır. Her arter, kanı o denli fazla sayıda kılcallara yönlendirir ki, kılcal damar yataklardaki enine kesitlerin toplam alanı, arterlerdeki ya da dolaşım sisteminin herhangi bir yerindekilere oranla çok daha fazladır (**Şekil 42.11**). Sonuç, arterlerden kılcallara girişte önemli ölçüde hız düşüşüdür: Kanın kılcallardaki hızı (yaklaşık 0.1 cm/sn), aorttaki hızından (yaklaşık 48 cm/sn) 500 kez daha yavaştır.

Kılcallardaki kanın yavaş akması, dolaşım sisteminin işlevi açısından elzemdir. Kanla doku sıvısı arasındaki madde alış verişi sadece kılcallarda olabilir; çünkü, bu geçişe izin verecek incelikteki duvarlar sadece kılcallarda bulunur. Yine de, difüzyon anlık bir iş değildir. Bu nedenle, kılcallardaki yavaş kan akımı, bu değişimin yapılabilmesi için gereklidir. Kan, kılcallardan geçtikten sonra kesitlerinin *toplam* alanı kılcallarınkinden daha az olan venüllere ve toplardamarlara girdiğinde hızlanır.



▲ **Şekil 42.11 Kan damarlarının enine kesitleri, kan akış hızları ve kan basıncı arasındaki karşılıklı ilişki.** Enine kesitlerin toplam alanındaki artışa bağlı olarak, arteriyollerdeki kan akış hızı, belirgin ölçüde azalırken, kılcal damarlarda en düşük düzeydedir. Kanı, kalpten kılcallara yönlendiren ana güç, kan basıncı, aort ve diğer arterlerde en yüksek düzeydedir.

Kan Basıncı

Kan, tüm sıvılar gibi, yüksek basınçlı bölgelerden alçak basınçlı olanlara doğru akar. Kalp karıncığının kasılması, her yöne yayılan bir kan basıncı oluşturur. Bir artere boylu boyunca yöneltilen kuvvet, kanın, en yüksek basınçlı yer olan kalpten uzaklaşacak tarzda akmasına yol açar. Bir arter, esnek duvarına uygulanan basınç nedeniyle genişler ve arter duvarlarının esnekliği nedeniyle tekrar eski haline döner. Arterlerin bu özelliği, kendilerindeki kan basıncının sürekli kılınmasında ve bu sayede kalp döngüsünde kan akışının sağlanmasında çok önemlidir. Kan, milyonlarca küçük arteriyole ve kılcal damara girdiğinde, bu damarların çaplarının dar olması nedeniyle, akışa karşı bir direnç oluştururlar. Bu direnç, kalbin pompalaması ile oluşan basıncın önemli bir kısmını, kan toplardamarlara girdiğinde ortadan kaldırmış olur.

Kalp Döngüsü Sırasında Kan Basıncındaki Değişiklikler

Karıncık sistolü sırasında kalp kasıldığında, arteriyel kan basıncı en yüksektir. Bu sıradaki basınca **sistolik basınç** denir (bakınız Şekil 42.11). Karıncıkların güçlü kasılmalarının oluşturduğu kan basıncındaki bu zirveler, arterleri gerer. Parmaklarınızı bileğinizin iç tarafına bastırarak, her kalp atışında oluşan ritmik genişlemeyi, yani **nabzı** hissedebilirsiniz. Bu basınç artışı kısmen, kanın arterlerden çıkışını engelleyen arteriyollerin dar ağızları nedeniyle oluşur. Böylece, kalp kasıldığı zaman, kan arterlerden çıkmasına oranla arterlere daha hızlı girince, damarlar yükselen basınçla genişlemektedir.

Diyastolde, arterlerin esnek duvarları hemen daralır. Sonuç olarak, karıncıklar gevşediği zaman, daha az olmasına karşın yine de belli bir kan basıncı (**diyastolik basınç**) vardır. Arteriyollere arterlerdeki basıncı tümüyle ortadan kaldırmaya yetecek kadar kan gitmeden, kalp yeniden kasılır. Kalp döngüsü boyunca (bakınız Şekil 42.11) arterlerdeki basınç korunduğundan, kan arteriyol ve kılcallar içerisine sürekli olarak akar.

Kan Basıncının Düzenlenmesi

Atardamar kan basıncındaki değişiklikler, sadece her kalp döngüsündeki dalgalanmalara sınırlı değildir. Kan basıncı, uzun bir zaman ölçeğinde, arteriyol duvarlarındaki düz kasların durumunu değiştiren uyarılara bağlı olarak da dalgalanmalar yapabilir. Örneğin, fiziksel ya da duygusal stres, si-

nirsel ve hormonal tepkiler oluşturarak arteriyol duvarlarındaki düz kasların kasılmalarına yol açabilir. Bu oluştuğunda, **vazokonstriksiyon** denilen arteriyol daralması gözlenir. Arteriyollerin daralması, arterlerde kan basıncının yükselmesine neden olur. Düz kaslar gevşediğinde, arteriyollerde basıncı azaltan genişleme yanıl **vazodilatasyon** olur.

Araştırıcılar, damar genişlemesini indükleyici bir gaz olan nitrik oksidi (NO) ve vazokonstrüksiyonun ana indükleyicisi olan bir peptidi, yani endotelini, tanımlamışlardır. Hem NO ve hem de endotelin, sinir ve endokrin sistemlerinden gelen ipuçlarına cevap olarak kan damarlarında üretilen sinyal molekülleridir. Her tip molekül, özgül bir reseptöre bağlanarak, düz kasların kasılmasını değiştiren bir metabolik yolu etkinleştirmekte ve böylece kan damarının çapını değiştirmektedir.

Vasokonstriksiyon ve vazodilatasyon, çoğunlukla, kan basıncındaki değişiklikleri de etkileyen kalp debisindeki değişikliklere eşlik eder. Bu düzenleme mekanizmalarındaki eşgüdüm, dolaşım sistemindeki değişikliklerle vücudun istemlerine uygun olarak yeterli kan akışının sürdürülmesini sağlar. Örneğin, ağır egzersiz sırasında çalışan kaslardaki arteriyoller genişleyerek, kaslara oksijence zengin kanın daha çok gelmesini sağlar. Bu artan akış, tüm vücutta genel bir kan basıncı düşmesine yol açar. Bununla birlikte, kalp debisi de aynı zamanda artarak, kan akışındaki gerekli artışı destekler ve kan basıncını korur.

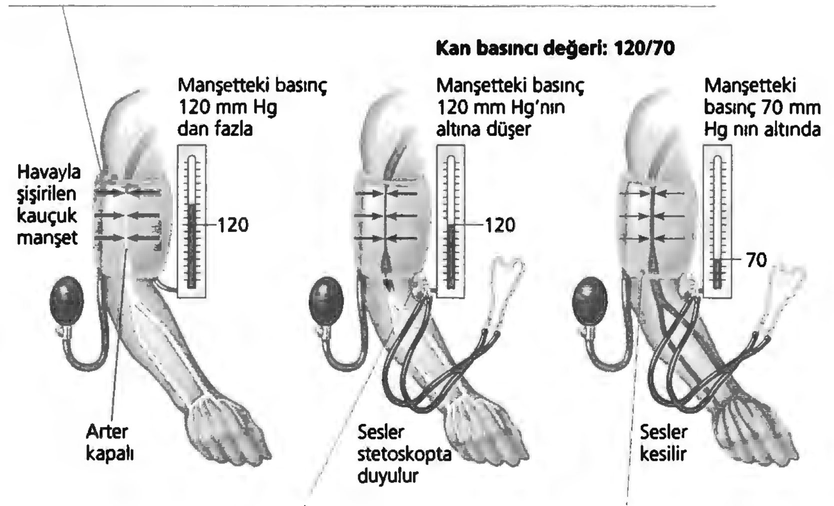
Kan Basıncı ve Yer Çekimi

Kan basıncı genellikle, kalple aynı hizada olmak üzere koldaki bir arterden ölçülür (**Şekil 42.12**). Dinlenme halindeki 20 yaşında sağlıklı bir bireyin sistemik dolaşımdaki arteriyel kan basıncı, tipik olarak, sistolde 120 mm cıva (mm Hg), diyastolda ise 70 mm Hg olup, 120/70 olarak ifade edilir. (Pulmonar dolaşımdaki arteriyel kan basıncı, altı ile on kez daha düşüktür.)

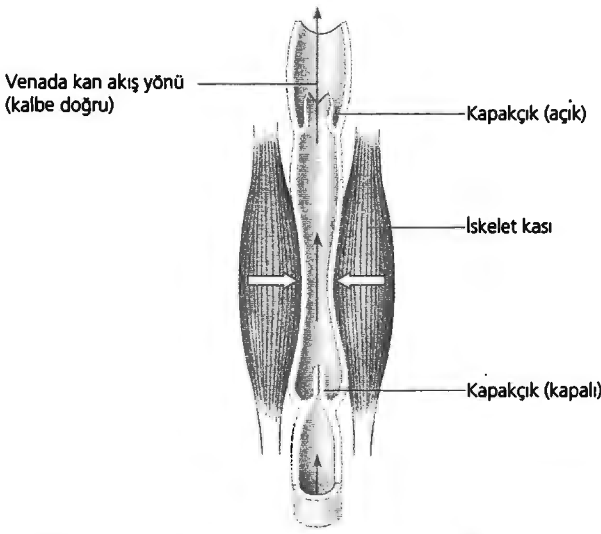
Yer çekiminin kan basıncı üzerinde önemli etkisi vardır. Örneğin, ayakta dururken başınız göğsünüzden yaklaşık 0.35 m daha yüksektedir ve beyninizdeki arteriyel kan basıncı, kalbinizdekinden yaklaşık 27 mm Hg daha düşüktür. Eğer beyninizdeki kan basıncı, yeterli kan akışını sağlayamayacak kadar düşük olursa, büyük olasılıkla bayılırsınız. Vücudunuzun yere yıkılmasıyla, başınız göğsünüzle aynı düzeye geleceğinden, beyne kısa sürede yeterli kan gidecektir.

Yer çekimine karşı kan pompalanmasının başarılması, özellikle uzun boyunlu hayvanlar için büyük bir iştir. Örneğin, bir zürafa, kanı başına gönderebilmek için kalp düzeyinde en az 250 mm Hg sistolik basınca gereksinim duymaktadır. Su içmek için başını aşağıya eğen bir zürafanın beynini bu yüksek basınçtan korumak için, tek yönlü kapakçıklar ve sinüslerin yanı sıra, kalp debisini azaltan geri bildirim mekanizmaları bulunmaktadır. Buna göre, boyun uzunluğu 10 m kadar olan bir dinozorun, başı havadayken beynine kan gitmesi için çok daha fazla -yaklaşık 760 mm Hg- sistolik basınca gereksinim duyacağı hesaplanabilir. Bununla birlikte, anatomik yapıyla ve ilgili metabolik hızla ilgili araştırmalar, dinozorların bu denli yüksek basınç üretebilecek bir kalp yapısına sahip olmadıklarını ortaya koymuştur. Bu kanıtlar ışığında ve boyun kemiğinin yapısı ile ilgili çalışmalara göre, bazı biyologlar, dinozorların yükseklerdeki yapraklarla değil, yerdeki otlarla beslenmiş olmaları gerektiği sonucuna varmışlardır.

Yer çekimi, toplardamarlardaki, özellikle de bacak toplardamarlarındaki kan akışı için önem taşımaktadır. Toplardamarlardaki kan basıncının görece düşük olmasına karşın, bazı mekanizmalar kalbe geri dönüşü kolaylaştırmaktadır. Birincisi, venüllerin ve toplardamarların duvarlarındaki düz kasların ritmik kasılmaları kanın hareketine yardımcı olmaktadır. İkincisi ve daha önemli olanı, iskelet kaslarının



▲ **Şekil 42.12 Kan basıncının ölçülmesi.** Kan basıncı, birbirinden eğik çizgiyle ayrılan iki değer olarak gösterilir. Birinci sayı sistolik basıncı, ikinci ise diyastolik basıncı gösterir.



▲ **Şekil 42.13 Toplardamarlardaki kan akışı.** İskelet kaslarının kasılmaları, toplardamarları sıkıştırır. Toplardamar içerisindeki doku kanatçıkları, kanı sadece kalbe doğru tek yönde akmaya zorlayan kapakçıklar olarak işlev görürler. Eğer uzun süre oturur ya da ayakta durursanız, kas aktivitesinin azlığı, kanın toplardamarlarda göllenmesi nedeniyle ayaklarınızda şişmeye neden olabilir.

egzersiz sırasında toplardamarlardaki kanı sıkıştırarak kalbe doğru itmesidir (**Şekil 42.13**). Üçüncüsü, nefes alma boyunca göğüs boşluğu içerisindeki basınçtaki değişim, vena cava ve kalbe yakın diğer büyük toplardamarlarda genişlemeye neden olmakta ve kanla dolmalarına yol açmaktadır.

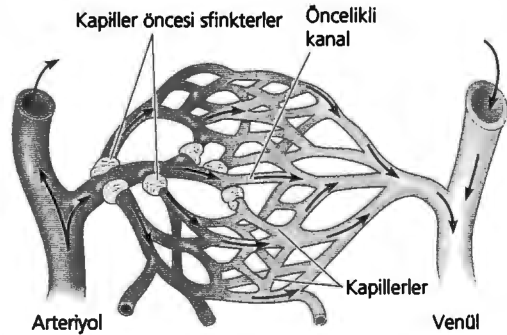
Seyrek görülen bazı durumlarda koşucular ve diğer atletler, eğer yoğun egzersizi aniden durduracak olurlarsa kalp yetmezliği ile karşılaşabilmektedirler. Bacak kasları kasılıp gevşemeyi aniden bırakacak olurlarsa, hızla çarpmayı sürdüren kalbe daha az kan dönmektedir. Eğer kalp zayıf ya da hasarlıysa, bu yetersiz kan akışı kalbin çalışmasına olumsuz etki yapabilmektedir. Kalbi aşırı baskı altına sokan bu riski azaltmak için, atletlerin, ağır bir egzersizden sonra kalp atışları normale dönünceye değin, yürümek gibi orta dereceli aktiviteyi devam ettirerek, "soğumayı" gerçekleştirmeleri önerilmektedir.

Kılcal Damarların İşlevi

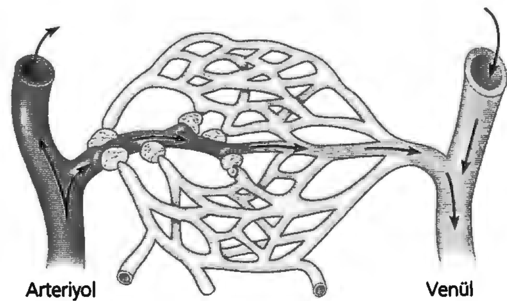
Herhangi bir zamanda, vücut kılcallarının ancak % 5-10 kadarından kan akışı olmaktadır. Ancak, her dokunun çok sayıda kılcal damarı olduğundan, vücudun her noktası sürekli kan almaktadır. Beyin, kalp, böbrekler ve karaciğerdeki kılcallar, genellikle hacimlerinin sonuna kadar doludurlar, fakat diğer birçok yerde, kan akışı bir bölgeden diğerine yönlendirildiğinde sağlanan kan zaman içinde farklılıklar gösterir. Örneğin, deriye olan kan akışı, vücut sıcaklığını kontrol etmek için ayarlanır. Yemek yedikten sonra sindirim sistemine kan akışı, artar. Yoğun egzersiz sırasında kan, sindirim kanalından çekilerek iskelet kaslarına ve deriye daha fazla yönlendirilir. Bu nedenle, yemekten hemen sonra ağır egzersiz yapmak, sindirim bozukluklarına yol açabilir.

Kılcal damarlar düz kas içermediklerine göre, kılcal damar yataklardaki kan akışı nasıl değiştirilmektedir? Burada, her ikisi de kılcallardaki kan akışını düzenleyen uyarılara bağlı iki mekanizma söz konusudur. Bir mekanizma, arteriyolun duvarındaki düz kasın kasılmasını sağlayarak damarın çapının daralmasına ve böylece komşu kılcal damar yataklarına kan akışının azalmasına yol açmaktadır. Düz kas gevşediğinde, arteriyoller genişlemekte, kılcallara daha çok kan gitmektedir. Akışı düzenleyen diğer mekanizma, **Şekil 42.14** de gösterildiği gibi, kılcal damar yataklarının girişinde yer alan düz kas halkalarından oluşmuş *prekapiller sfinkterlerin* işleviyle gerçekleşmektedir. Kan akışını düzenleyen sinyaller arasında sinir impulsları, kanda bulunan hormonlar ve bölgesel olarak salgılanan kimyasallar yer alır. Örneğin, bir yara bölgesindeki hücrelerden salgılanan bir kimyasal madde olan histamin, düz kasların gevşemesine yol açarak, kan damarlarının genişlemesini ve bölgeye kan akışının artmasını sağlamaktadır. Genişlemiş damarlar aynı zamanda, hastalıklarla savaşan akyuvarlara, vücuda girmiş mikroorganizmalara ulaşma kolaylığı tanımaktadır.

Gördüğünüz gibi, kan ile doku sıvısı arasında önemli olan madde alış verişi, kılcalların ince endotel duvarları ara-

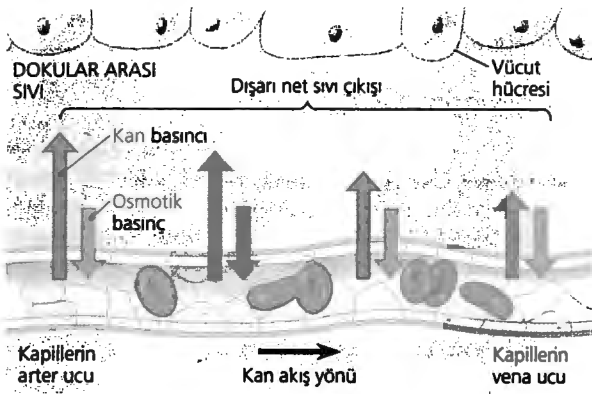


(a) Sfinkterler gevşek



(b) Sfinkterler kasılı

▲ **Şekil 42.14 Kılcal damar yataklardaki kan akışı.** Kılcallar öncesi sfinkterler, kanın kılcal damar yataklarına geçişini düzenler. Kanın bir kısmı, arteriyollerden venüllere, geçit kanalları denen ve sürekli açık olan kılcallar içinden doğrudan geçer.



▲ **Şekil 42.15 Kılçal damarlar ve doku sıvısı arasında sıvı alış verişi.** Şekildeki varsayılan kılcal damardaki kan basıncı, tüm kılcal damar boyunca ozmotik basıncın üzerindedir. Diğer kılcal damarlarda, kan basıncı, tüm kılcal damar boyunca ya da bir kısmında ozmotik basınçtan daha düşük olabilir.

cılığıyla olmaktadır. Bazı maddeler endoteli, bir tarafta endositozla oluşan kesecikler içinde geçmekte, diğer tarafta da ekzositozla içeriklerini boşaltmaktadırlar. O_2 ve CO_2 gibi küçük moleküller, endotel hücrelerinden basit difüzyonla ya da bazı dokularda kılcal damar duvarındaki mikroskobik deliklerden geçmektedirler. Bu geçitler, şekerler, tuzlar ve üre gibi maddelerin taşınması yanı sıra, kılcal damar içindeki kan basıncıyla dokulara toplu halde sıvı aktarımına da yardımcı olmaktadır.

Kılcal damarlar ve onları çevreleyen dokular arasındaki sıvı hareketlerini, birbirine zıt iki güç kontrol etmektedir: Kan basıncı, sıvının kılcal damarlardan dışarı çıkmasına yol açar; kan proteinleri de sıvıyı içeri çeker (**Şekil 42.15**). Birçok kan proteini (ve kan hücreleri) endotelden geçemeyecek kadar büyüktür ve bu nedenle kılcal damarlar içinde kalırlar. Bu çözünmüş proteinler, kanın *ozmotik basıncının* (bir zarın iki tarafındaki çözünmüş madde konsantrasyonlarının farklılığından ortaya çıkan basınç) oluşmasında önemli görev yaparlar. Kanla, doku sıvısı arasındaki ozmotik basınç farkı, sıvının kılcal damarlardan dışarı çıkmasına engel olur. Genelde, kan basıncı bu engelleyici güçlerden daha baskın çıktığından, kılcal damarlardan sıvı kaybı gerçekleşir. Net kayıp, genellikle bu damarların kan basıncının en yüksek olduğu arter ucunda en fazla olur.

Lenfatik Sistemle Sıvı Geri Dönüşü

Her gün, erişkin bir insanın kılcal damarlarından komşu dokulara geçen sıvı miktarı yaklaşık olarak 4-8 L dir. Kılcal damarların duvarı büyük moleküllere çok geçirgen olmamasına karşın, bir miktar kan proteini de geçmektedir. Yitirilen sıvı ve proteinler, **lenf sistemi** yoluyla kana karışır; lenf sistemi, kardiyovasküler sistemin kılcal damarıyla iç içe girmiş ince damar ağına sahiptir.

Kılcal damarlar tarafından kaybedilen sıvı, difüzyonla lenfatik sisteme girdikten sonra **lenf** olarak adlandırılır; lenfin bileşimi, doku sıvısıyla hemen hemen aynıdır. Lenf sistem, boynun kaidesinde (bakınız Şekil 43.7) dolaşım sisteminin büyük toplardamarlarına boşalır. Bölüm 41'de gördüğünüz gibi, lenf ve dolaşım sistemlerinin bu şekilde birleşmesi, ince bağırsaktan yağların kana aktarımında işlev görür. Lenfin yüzeysel dokulardan kalbe doğru hareketi, kanın damarlardaki hareketiyle aynı mekanizmaya dayanır. Lenf damarları da toplardamarlarda olduğu gibi sıvının geriye dönmesini engelleyen kapakçıklara sahiptir. Damar duvarlarının ritmik kasılmaları, sıvının ince lenf damarlarına girmesini sağlar. Buna ek olarak, iskelet kası kasılmaları da lenfin hareketinde rol oynar.

Lenf sisteminin çalışmasına engelleyen bozukluklar, bu sistemin vücutta sıvıların gerektiği gibi dağıtılmasında oynadığı rolü ortaya çıkarır. Lenf hareketindeki duraklamalar, dokularda çok miktarda sıvı toplanmasına yol açarak ödeme neden olur. Bazen, belli parazitlerin lenf damarlarında birikmesiyle oluşan tıkanmalar, kollarda, bacaklarda ya da vücudun diğer kısımlarında aşırı şişmelere yol açar; bu durum fil hastalığı (elefantiyazis) olarak bilinir.

Bir lenf damarı boyunca, **lenf düğümü** olarak adlandırılan organlar (**Şekil 42.16**) yer alır. Lenf düğümleri lenfi süzerek ve bakteri ve virüslere saldıran hücrelere ev sahipliği yapmak suretiyle, vücut savunmasında önemli rol oynar. Her lenf düğümünün içinde, boşlukları akyuvarlarla dolu olan petek yapısında bağ dokusu yer alır. Vücut bir enfeksiyonla savaşırken, bu hücreler hızla çoğaldıklarından, lenf düğümleri şişer ve hassas hale gelir (hasta olduğunuzda doktorun boynunuzda, koltuk altlarınızda ya da kasıklarınızdaki lenf düğümlerinde şişme olup olmadığını kontrol etmesi bu yüzdendir). Lenf düğümlerinin süzme ve gözetim işlevi olduğundan, doktorlar kanser hastalarında hastalıklı hücrelerin vücuda yayılıp yayılmadığını lenf düğümlerini izleyerek anlayabilirler.

Son yıllarda, lenf sisteminin zararlı bağışık cevapların oluşmasında da rol aldığına ilişkin kanıtlar elde edilmiştir; örneğin bu cevaplar astımdan sorumlu olabilir. 1990'lara değin fazla önemsenmeyen lenf sistemi, bunlar ve diğer buluşlar nedeniyle, biyomedikal araştırmaların çok etkin ve ümit veren bir alanı haline gelmiştir.



▶ **Şekil 42.16 İnsan lenf düğümleri ve damarları.** Bu renklendirilmiş röntgen filminde, uyluk kemiğinin (femur) yakınındaki kasık lenf düğümleri ve damarları (sarı) görülmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 42.3

1. Kılcal damarlardaki yavaş kan akımının en önemli nedeni nedir?
2. Bir hayvanın tehlikeli bir durumdan kaçması için iskelet kaslarının hayvana en iyi şekilde yardımcı olmasında, kardiyovasküler fonksiyonlarda ortaya çıkan kısa-süreli değişiklikler nelerdir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer vücudunuza dağılmış durumda fazladan kalpleriniz olsaydı, bunun bir avantajı ve bir dezavantajı ne olurdu?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 42.4

Kanı oluşturan elemanlar, alış verişte, taşımada ve savunmada işlev görür

Daha önce tartışıldığı gibi, açık bir dolaşım sistemindeki sıvı ile tüm vücut hücrelerini saran sıvı aynı olduğundan, içerikleri de farklı değildir. Bunun aksine, omurgalıların kanında olduğu gibi, kapalı dolaşım sistemindeki sıvı, oldukça fazla özelleşmiş olabilir.

Kanın Bileşimi ve İşlevi

Omurgalı kanı, **plazma** adı verilen sıvı bir ortamda asılı durumdaki hücrelerden oluşan bir bağ dokudur. Plazma içinde çözünmüş durumdaki iyonlar ve proteinler, kan hücreleri ile birlikte ozmotik düzenleme, taşıma ve savunma işlevlerini yürütürler. Bir santrifüj kullanarak kanın elemanlarının ayrılması sonucu, kan hacminin %45 kadarını hücresel elemanların (hücreler ve hücre parçacıkları) oluşturduğu gözlenir **(Şekil 42.17)**. Geriye kalan plazmadır.

Plazma

Plazmadaki birçok çözünmüş madde arasında, çözünmüş durumdaki inorganik tuzlar yer alır; bunlar bazen kan elektrolitleri olarak adlandırılırlar (bakınız Şekil 42.17). Plazmanın yaklaşık %90'ı su olmasına karşın, çözünmüş tuzlar kanın önemli elemanlarıdır. Bu iyonlardan bazıları, kanı tamponlar; insandaki kanın pH'sı normal olarak 7.4'dür. Tuzlar, kanın ozmotik dengesinin korunmasında da önemlidirler. Ayrıca, plazmadaki iyonların konsantrasyonu, doku sıvısının bileşimini doğrudan etkiler; doku sıvısındaki bu

Plazma % 55	
İçerik	**Temel Görevleri**
Su	Diğer maddeleri taşıyan çözücü
İyonlar (kan elektrolitleri) Sodyum Potasyum Kalsiyum Magnezyum Klor Bikarbonat	Ozmotik denge, pH tamponlanması ve zar geçirgenliğinin düzenlenmesi
Plazma proteinleri	
Albümin	Ozmotik denge, pH tamponlanması
Fibrinojen	Pıhtılaşma
İmmünoglobulinler (Antikorlar)	Savunma
Kan tarafından taşınan maddeler Besin maddeleri (glukoz, yağ asitleri, vitaminler gibi) Metabolizmanın atık maddeleri Solunum gazları (O_2 ve CO_2) Hormonlar	

Ayrılmış kan öğeleri

Hücresel elemanlar % 45		
Hücre tipi	**Sayı** her µL (mm^3) kanda	**İşlevleri**
Lökositler (Akyuvarlar) Bazofiller, Lenfositler, Eozinofiller, Nötrofiller, Monositler	5,000–10,000	Savunma ve bağışıklık
Trombositler	250,000–400,000	Kan pıhtılaşması
Eritrositler (Alyuvarlar)	5–6 million	O_2 ve bir miktar CO_2 taşınması

▲ **Şekil 42.17 Memeli kanının bileşimi.**

iyonların birçoğu kas ve sinir aktivitesinde yaşamsal öneme sahiptir. Bütün bu işlevleri yerine getirmek için, plazma elektrolitlerinin konsantrasyonları dar bir aralık içerisinde tutulması gereklidir; bu homeostatik işlevi, Bölüm 44'de inceleyeceğiz.

Plazma proteinleri, pH değişikliklerine karşı tampon olarak iş görür, kan ve doku sıvısı arasındaki dengenin korunmasına yardım eder ve kanın viskozitesine katkı yaparlar. Belirli plazma proteinlerinin ilave işlevleri vardır. İmmünoglobulinler ya da antikorlar, vücuda giren virüslere ya da yabancı maddelerle savaşırlar (bakınız Bölüm 43). Diğerleri, suda çözünmeyip kanda sadece proteinlere bağlıyken taşınabilen lipidlere eşlik ederler. Üçüncü bir grup plazma proteini, kan damarları hasar gördüğünde deliği tıkama görevi yapan pıhtılaşma faktörleridir. (*Serum* terimi, pıhtılaşma faktörleri ayrılmış plazmaya verilen isimdir.)

Plazmada aynı zamanda, vücudun bir bölgesinden diğerine taşınan besin maddeleri, metabolik atıklar, solunum gazları ve hormonlar gibi çok çeşitli maddeler bulunur. Plazma, doku sıvısından çok daha fazla protein konsantrasyonuna sahiptir; bunun dışında, bu iki sıvı birbirine benzerdir. (Kılcal damar duvarlarının proteinlere karşı çok geçirgen olmadığını hatırlayınız.)

Hücresel Elemanlar

Kan, iki hücre grubunu içerir: O_2 taşıyan alyuvarlar ve savunmada görev yapan akyuvarlar (bakınız Şekil 42.17). Ayrıca, plazmada asılı durumda, pıhtılaşmada görev yapan hücre parçacıkları, yani **kan pulcukları** bulunur.

Eritrositler Alyuvarlar ya da **eritrositler** en fazla sayıda olan kan hücreleridir. İnsan kanının her mikro litresinde (µL, ya da mm^3) 5-6 milyon alyuvar, tüm vücuttaki 5 L kanda ise 25 trilyon kadar alyuvar bulunur. Onların ana işlevi O_2 taşımak olup, yapıları da bu işlevlerine uygundur. İnsan alyuvarları, bikonkav olan küçük diskler (7-8 µm çapta) şeklindedir -yani merkezde kenarlara oranla daha ince. Bu şekil, yüzey alanını artırarak, plazma zarlarından O_2 difüzyonunu artırır. Olgun memeli alyuvarları çekirdekten yoksundur. Bu alışılmadık özellik, bu küçük hücrelerin bünyesinde **hemoglobin** için daha çok alan bırakır; hemoglobin, O_2 taşıyıcı demir içeren pigmenttir (bakınız Şekil 5.20). Alyuvarlarda mitokondri de bulunmadığından, ATP anaerobik yolla elde edilir. Eğer alyuvarlar aerobik olup, taşıdıkları oksijenin bir kısmını kullansalardı, O_2 taşınması daha az verimli olacaktı.

Küçük boyutlarına karşın, bir alyuvar yaklaşık 250 milyon hemoglobin molekülü içerir. Her hemoglobin molekülü de dört molekül O_2 bağlayabildiğinden, bir alyuvar yaklaşık bir milyar O_2 molekülü taşıyabilir. Alyuvarlar, akciğerlerin, solungaçların ya da diğer solunum organlarının kılcal damar yataklarından geçerken, O_2, alyuvarlara difüze olarak hemoglobine bağlanır. Oksijen, sistemik kılcal damarlarda hemoglobinden ayrılır ve difüzyonla vücut hücrelerine girer.

Orak-hücre hastalığında, hemoglobinin bir anormal formu (Hb^S), kümeler şeklinde polimerize olur. Alyuvarlardaki hemoglobin miktarı fazla olduğundan, bu kümeler alyuvarın yapısını bozarak, orağa benzeyen, uzun ve kıvrık bir şekil almasına yol açar. Bölüm 5'de gördüğünüz gibi, bu anormallik, hemoglobindeki amino asit sekansının tek bir pozisyonundaki değişiklikten kaynaklanmaktadır (bakınız Şekil 5.21).

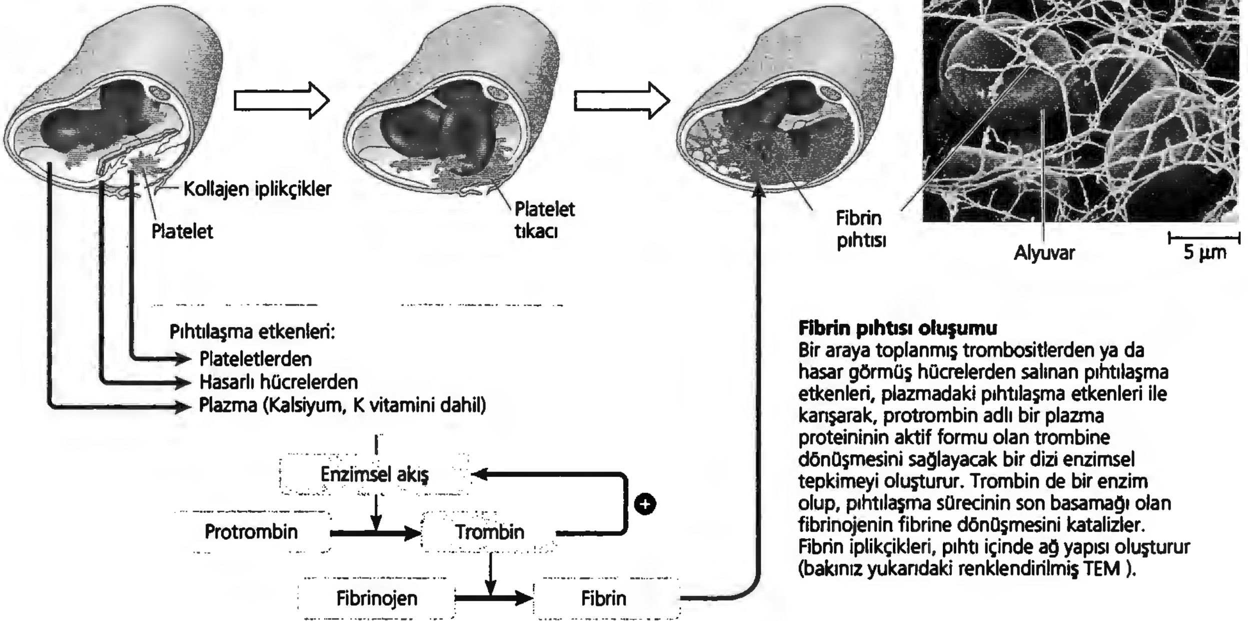
Orak-hücre hastalığı, dolaşım sisteminin işlevini önemli ölçüde engeller. Orak şeklini almış hücreler, çoğunlukla arteriyol ve kılcal damarlarda tıkanıklıklar oluşturarak, O_2 ve besin maddelerinin ulaştırılmasını, CO_2 ve artıkların uzaklaştırılmasını engeller. Kan damarı tıkanmaları, organlarda şişmeye ve çoğunlukla şiddetli ağrılara neden olur. Buna ek olarak, orak hücrelerin sıklıkla yırtılması, O_2 taşıyan alyuvarların sayısının da azalmasına yol açar. Orak şeklini almış bir alyuvarın ortalama ömrü sadece 20 gündür -bu süre, normal bir alyuvar ömrünün altıda biridir. Alyuvar kaybı hızına, kemik iliğindeki yapım hızı yetişemez. Kısa dönem tedavilerde kan nakli ile alyuvarlar artırılır; uzun süreli tedavilerde ise, Hb^S moleküllerinin kümeleşmesine engel olma amaçlanır.

Lökositler Kan, akyuvarların ya da **lökositlerin** beş ana tipini içerir. Görevleri enfeksiyonlarla savaşmaktır. Bazıları fagositoz yapar; mikroorganizmaları ve vücudun kendi ölü hücrelerinden gelen döküntüleri yutarak sindirirler. Bölüm 43'de göreceğimiz gibi, lenfosit olarak adlandırılan diğer akyuvarlar, özelleşmiş B hücrelerine ve T hücrelerine dönüşerek, yabancı maddelere karşı immün yanıtı düzenlerler. Normalde, 1 µL insan kanında 5.000-10.000 akyuvar bulunur; vücut bir enfeksiyonla savaşıyorsa, sayıları geçici olarak artar. Alyuvarların aksine akyuvarlar, dolaşım sisteminin dışında, hem doku sıvısında hem de lenf sisteminde devriye gezerler.

Trombositler Kan pulcukları (plateletler), özelleşmiş kemik iliği hücrelerinin kopmuş sitoplazmik parçacıklarıdır. Kan pulcukları, 2-3 µm çapa sahiptirler ve çekirdekleri yoktur. Trombositler, kan pıhtılaşmasında hem yapısal hem de moleküler işlevlere sahiptirler.

Kanın Pıhtılaşması

Ara sıra oluşan kesikler ya da sıyrıklar yaşamı tehlikeye sokmaz; çünkü, kan elemanları zarar görmüş kan damarlarındaki yarayı kapatır. Damar duvarındaki bir hasar, trombositleri oraya çeken proteinleri açığa çıkarır ve pıhtılaşmayı başlatır; pıhtılaşma, kanın sıvı durumdaki elemanlarının katı olan pıhtıya dönüştürülmesi olayıdır. Pıhtılaştırıcı madde, *fibrinojen* denen inaktif şekliyle dolaşımda dolaşır. Bir damarın hasar görmesine cevap olarak kan pulcukları, *trombin* oluşmasına yol açacak reaksiyonları tetikleyen pıhtılaşma faktörlerini salar; trombin, fibrinojeni *fibrine* dönüştüren bir enzimdir. Yeni oluşan fibrin, iplikçikler halinde yumaklaşarak pıhtının çatısını oluşturur. Trombin, aynı zamanda, pıhtının tamamlanmasını sağlayacak pozitif geri bildirimle, daha fazla trombin oluşmasını katalizleyen bir faktörü uyarır (bakınız Bölüm 40). Pıhtı oluşum aşamaları,



▲ **Şekil 42.18 Kan pıhtılaşması.**

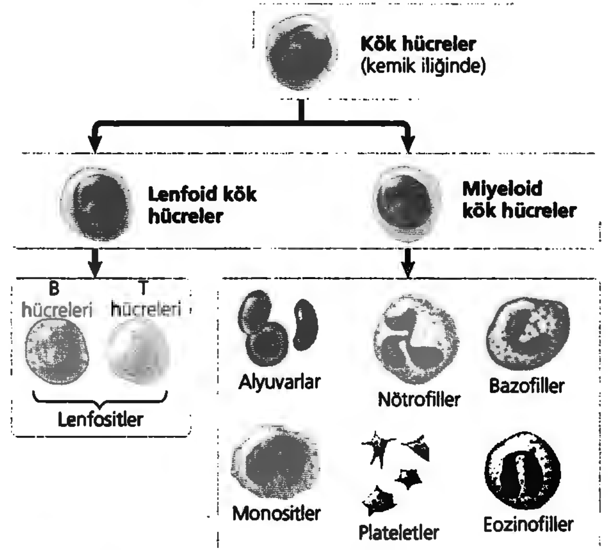
Şekil 42.18'de gösterilmiştir. Pıhtılaşma sürecindeki bir aşamayı engelleyen herhangi bir genetik mutasyon, hemofiliye neden olabilir; hemofili, çok küçük kesik ya da çarpmalarda bile aşırı kanamayla tanımlanmış olan bir hastalıktır (bakınız Bölüm 15).

Kandaki pıhtılaşmayı önleyici faktörler, yaralanma olmadığında, normal olarak kendiliğinden pıhtılaşmayı engeller. Ancak bazen, damarlarda pıhtılar oluşarak kan akımını durdurabilir. Bu pıhtılara **thrombus** denir. Bir thrombusun nasıl oluştuğunu ve tehlikelerini bu bölümde ileride inceleyeceğiz.

Kök Hücreler ve Hücresel Elemanların Yenilenmesi

Alyuvar, akyuvar ve kan pulcuklarının hepsi ortak bir kaynaktan gelişir: bu hücreler, vücuttaki kan hücrelerinin yenilenmesi görevini üstlenmiş olan multipotent **kök hücrelerdir (Şekil 42.19)**. Kan hücrelerini üreten kök hücreler, özellikle kaburgaların, omurganın, göğüs kemiğinin ve leğen kemiğinin kırmızı kemik iliğinde yer alır. Multipotent hücrelere bu ismin verilme nedeni, onların farklı tiplerde hücre oluşturabilme yeteneğine sahip olmalarıdır -bu durumda, miyeloid ve lenfoid hücre soy hatlarını oluşturmaktadırlar. Bir kök hücre bölündüğünde, yavru hücrelerden biri kök hücre olarak kalırken, diğeri özelleşmiş işlevini üstlenir.

Bir bireyin yaşamı boyunca, kök hücrelerin bölünmesi sayesinde oluşan alyuvarlar, akyuvarlar ve kan pulcukları, kan-



▲ **Şekil 42.19 Kan hücrelerinin farklılaşması.** Multipotent kök hücrelerden bazıları, daha sonra bağışıklıkta işlev görecek iki tip lenfosit olan, B ve T hücrelerini oluşturacak lenfoid kök hücrelere dönüşür (bakınız Bölüm 43). Diğer tüm kan hücreleri ve trombositler, miyeloid kök hücrelerden köken alırlar.

da eskimiş olan hücrelerin yerini alır. Örneğin, alyuvarlar değiştirilmeden önce dolaşımda ortalama olarak 120 gün kalırlar; yaşlanmış hücreler karaciğer ve dalaktaki fagositik hücreler tarafından parçalanırlar. Yeni alyuvarların üretilmesi, maddelerin döngüde yeniden kullanılmasını gerektirir; örneğin, parçalanmış eski eritrositlerden açığa çıkan demir, yeni hemoglobin moleküllerine yerleştirilir.

Kan yoluyla vücut dokularına ulaşan O_2 miktarına duyarlı bir negatif geri bildirim mekanizması, alyuvar üretimini kontrol eder. Eğer dokular yeterli miktarda O_2 alamazsa, böbrekler, eritrosit üretimini uyaran bir hormon olan **eritropoietini (EPO)** sentezler ve salgılar. Eğer kan, dokuların kullanabileceğinden daha fazla O_2 taşıyorsa, EPO düzeyi azalır ve alyuvar üretimi düşer. Doktorlar, *anemi* gibi sağlık problemlerini tedavi etmede sentetik EPO kullanır; anemi, alyuvar ya da hemoglobin miktarının normalden düşük düzeyde olması nedeniyle kanın oksijen taşıma kapasitesinin düşük olması durumudur. Bazı atletler, alyuvar düzeylerini yükseltmek amacıyla kendilerine EPO enjekte etmektedir; bu uygulama, doping olarak kabul edildiğinden Uluslar Arası Olimpiyat Komitesi ve diğer spor organizasyonları tarafından yasaklanmıştır. Yakın yıllarda, tanınmış bazı koşucular ve bisikletçiler, testlerde EPO bağlantılı ilaçlar bakımından pozitif çıktığı için, hem rekorları geçersiz kılınmış hem de ilerideki yarışmalara katılma hakları iptal edilerek cezalandırılmıştır.

Kardiyovasküler Hastalık

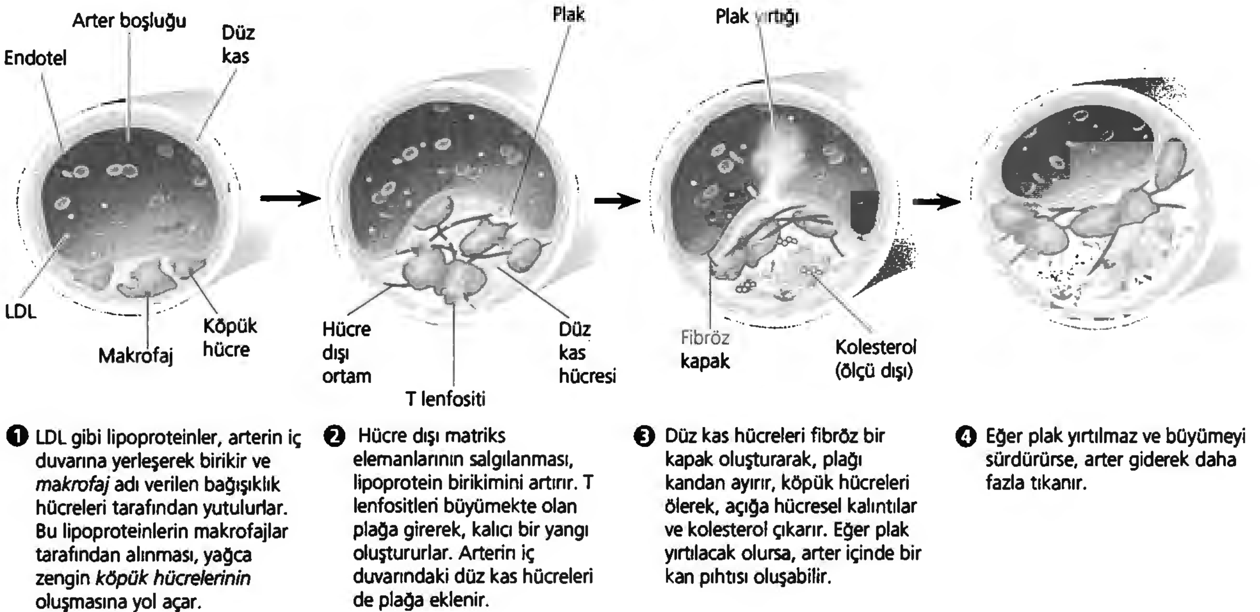
Birleşik Devletlerde insan ölümlerinin yarıdan fazlasına, kalp-damar hastalıkları neden olmaktadır. Kardiyovasküler hastalıklar, toplardamar ya da kalp kapakçığındaki ufak bir işlev bozukluğundan başlayıp kalbe ya da beyne kan akışını engelleyip hayatı tehlikeye sokan bozukluklara kadar değişir.

Kardiyovasküler hastalıklarda kolesterol metabolizması temel rolü oynamaktadır. Bölüm 7'de gördüğünüz gibi, bu steroidin hayvan hücre zarlarında bulunması, normal zar akışkanlığının korunmasına yardım etmektedir. Kolesterol kan plazmasında, binlerce kolesterol molekülünün oluşturduğu partiküller halinde ve proteine bağlı diğer lipidler halinde taşınır. Bu parçacıklardan biri olan **düşük yoğunluklu lipoprotein (LDL)**, kolesterolü zar yapımı için hücrelere taşır. Diğer bir tip olan **yüksek yoğunluklu lipoprotein (HDL)** ise, fazla kolesterolü karaciğere götürür. LDL'nin HDL'ye oranı yüksek olan bireylerde, kalp hastalığı riski büyük ölçüde artmış demektir.

Kalp-damar hastalıklarında diğer bir faktör, vücudun zedelenmeye karşı verdiği tepki olan *inflamasyon*dur (yangı). Gelecek bölümde göreceğiniz gibi, doku hasarının olması, dolaşımdaki iki tip hücrenin takviye edilmesine yol açar; bunlar makrofajlar ve akyuvarlardır. Bu hücreler tarafından salınan sinyaller, zedelenme bölgesinde kan damarlarından dışarıya sıvı akışını tetikler ve bunun sonucu olarak da, yangının tipik belirtisi olan dokuda şişme gözlenir (bakınız Şekil 43.8). Aslında yangı, yaralanmaya karşı oluşan normal ve sağlıklı bir tepki olmasına karşın, bir sonraki kısımda da açıklandığı gibi dolaşımı önemli ölçüde engelleyebilmektedir.

Ateroskleroz, Kalp Krizleri ve Felç

Dolaşımdaki kolesterol ve enflamasyon; **ateroskleroz** denen kalp-damar hastalığının ortaya çıkmasına birlikte etki edebilir; ateroskleroz, damarların yağ birikimi sonucu sert-



▲ **Şekil 42.20 Ateroskleroz.** Aterosklerozda, arter duvarının plak oluşumu sonucunda kalınlaşması nedeniyle kan akımı kısıtlanabilir. Parçalanmış bir plağın parçaları, kan yoluyla taşınarak başka arterleri tıkayabilir. Eğer bu arterler kalbi ya da beyni besleyenlerse, bunların tıkanması kalp krizi ya da felçle sonuçlanabilir.

leşmesidir (**Şekil 42.20**). Sağlıklı arterler, kan akışına karşı direnci azaltan düzgün iç yüzeylere sahiptir. Hasarlar ya da enfeksiyonlar, bu yüzeyin yapısını bozarak iltihaplanmalara neden olabilirler. Hasarlı bölgeye cezp edilerek gelen akyuvarlar, lipid ve kolesterolü biriktirmeye başlarlar. Plak olarak adlandırılan yağlı bir birikim, giderek büyür ve bağ dokunun içine katılarak daha fazla kolesterol alır. Plak büyümeyi sürdürürken, arter duvarları kalınlaşarak sertleşir ve damardaki daralma artar.

Tedavi edilmeyen aterosklerozun sonucu, çoğunlukla kalp krizi ya da felçtir (inme). *Miyokardiyal enfarktüs* olarak da adlandırılan **kalp krizi**, kalp kasına oksijence zengin kanı taşıyan bir koroner arter ya da arterlerin tıkanması sonucunda, kalp kası dokusunun zarar görmesi ya da ölmesidir. Koroner damarların çapları küçük olduğundan, tıkanmaya karşı özellikle eğilimlidirler. Bu tip bir tıkanma, kalp kasını kısa sürede hasara uğratabilir; çünkü sürekli kasılma yapan bu kasın uzun zaman oksijensiz kalması olası değildir. Kalp atışları durduğunda, eğer kalp atışları birkaç dakika içerisinde kardiyopulmoner canlandırma (CPR) ya da başka bir acil yardım işlemi ile geri getirilirse, hasta yaşamını yine de sürdürebilir. **İnme**, O_2 yokluğuna uygun olarak beyindeki sinir dokusunun ölmesidir. İnme, çoğunlukla, başta bulunan arterlerin yırtılması ya da tıkanması sonucu oluşurlar. İnmenin etkileri ve bireyin yaşama şansı, hasarlı beyin dokusunun büyüklüğüne ve yerine bağlıdır. Pıhtı çözücü ilaçların kısa sürede kullanılması, kalp krizi ya da inmenin etkilerini azaltabilir.

Ateroskleroz çoğunlukla kan akışı önemli ölçüde engellenmeden fark edilmemekle birlikte, bazı uyarıcı işaretler olabilir. Koroner arterlerin kısmi tıkanması, angina pektoris olarak adlandırılan göğüs ağrılarına yol açabilir. Ağrı çoğunlukla kalbin hızlı attığı fiziksel egzersiz ya da duygusal stres durumlarında ortaya çıkar; ve kalbin belli bir bölgesinin yeterli O_2 almadığını bildirir. Tıkanmış bir koroner arter, stent adı verilen metal ağdan oluşmuş bir tüpün yerleştirilmesiyle genişletilebilir; ya da bacaklardan veya göğüsten alınan sağlıklı bir damarın transplantasyonu yapılarak tıkanıklık bypass edilmek suretiyle, cerrahi tedavi gerçekleştirilir.

Kardiyovasküler Hastalıkların Risk Faktörleri ve Tedavisi

Bazı kalp-damar hastalıklarına yatkınlık kalıtsal olsa da, yaşam tarzı ile de çok yakından ilişkilidir. Sigara içme ve *trans yağlar* olarak adlandırılan (bakınız Bölüm 5) işlenmiş bazı bitkisel yağların tüketilmesi, LDL'nin HDL'ye oranını artırarak kalp damar hastalığı riskini yükseltmektedir. Buna zıt olarak egzersiz, LDL/HDL oranını azaltmaktadır.

Son on yılda, kardiyovasküler hastalıkları önleme konusunda önemli ölçüde ilerleme kaydedilmiştir. Yüksek risk grubundaki birçok birey, şimdi, statin denen ilaçlarla tedavi edilmektedir; bu ilaçlar LDL düzeyini düşürerek kalp krizi riskini azaltmaktadır. **Şekil 42.21**'de belirtilen yakın zamandaki bir keşif, kandaki LDL düzeyini düşürmede yardımcı olabilecek etkili ilaçların geliştirilmesine yol açabilir.

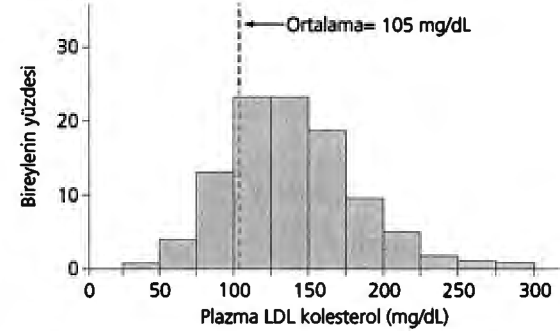
Aterosklerozda ve pıhtı oluşumunda inflamasyonun temel rol oynadığının fark edilmesi, kardiyovasküler hastalık-

▼ **Şekil 42.21** **SORGULAMA**

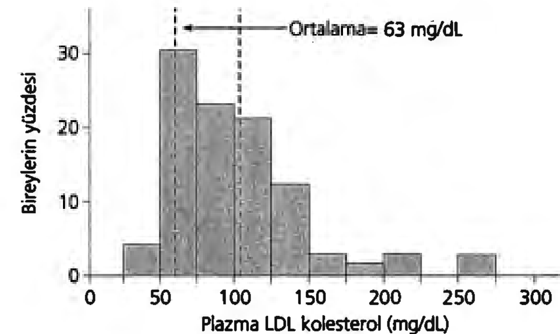
Bir karaciğer enziminin etkisiz duruma getirilmesi, plazma LDL düzeylerini düşürür mü?

DENEY 2003 yılında Fransız araştırıcılar, insanlarda PCSK9 olarak tanımlanan bir karaciğer enziminin etkinliğini artıran mutasyona sahip bireylerde plazma LDL düzeylerinin yüksek olduğunu buldular. Dallas, Teksas'da, Helen Hobbs ve arkadaşları, PCSK9 u *etkisiz* kılan mutasyonların LDL düzeylerini de düşürebileceğini sorguladılar. Kardiyovasküler hastalığı olan 15,000 kişiyi 15 yıl boyunca tarayarak, Afrika kökenli bireylerin % 2 sinde, PCSK9 geninin bir kopyasını etkisiz kılan bir mutasyonu keşfettiler. Daha sonra, bu mutasyona sahip bireylerdeki ve kontrol grubundaki plazma LDL düzeylerini ölçtüler.

BULGULAR



***PCSK9* geninin iki kopyasının da etkin olduğu bireyler (kontrol grubu)**



***PCSK9* geninin bir kopyasını etkisiz kılan mutasyona sahip bireyler**

SONUÇ PCSK9 geninin bir kopyasını etkisiz kılma, plazma LDL düzeyini ortalama % 40 oranında düşürmektedir. Bu sonuca dayanarak Hobbs ve arkadaşları, PCSK9 aktivitesini azaltmanın kalp hastalığı riskini düşürdüğü hipotezini ileri sürdüler. Bu 15 yıllık çalışmanın sağladığı verilerin incelenmesi, şunu destekledi: PCSK9 mutasyonlarını taşıyan bireyler, kontrol grubuyla karşılaştırıldığında, kalp hastalıklarına yakalanma açısından % 88 oranında daha az risk altındadırlar. Kalp hastalıklarını önlemek açısından, PCSK9 genini engelleyen molekülleri ilaç olarak kullanmak amacıyla halen çalışmalar yürütülmektedir.

KAYNAK J. Cohen, A. Pertsemlidis, I. Kotowski, R. Graham, C. Garcia, and H. Hobbs, Low LDL cholesterol in individuals of African descent resulting from frequent nonsense mutations in PCSK9, Nature Genetics 37: 161-165 (2005).

EĞER ÖYLE İSE? PCSK9 aktivitesini kan örneklerinde ölçebildiğinizi varsayınız. Fransız araştırıcıların çalıştığı deneklerden ve Dr. Hobbs'un ekibinin deneklerinden elde ettiğiniz aktivite sonuçlarını karşılaştırdığınızda ne bulmayı beklersiniz?

ların tedavisinde değişikliklere yol açmıştır. Örneğin, yangısal cevabı engelleyen aspirin, kalp krizlerinin ve felcin tekrarlanmasının önlenmesinde yardımcı olmaktadır. Ayrıca, araştırıcılar, akut yangı olaylarında karaciğer tarafından sentezlenen ve kanda bulunan C-reaktif proteini (CRP), üzerine odaklanmıştır. Yüksek LDL kolesterolü gibi, kanda CRP'nin önemli miktarlarda bulunması, kardiyovasküler hastalığın tespitinde kullanışlı bir risk göstergesidir.

Hipertansiyon (yüksek kan basıncı), kalp krizi ve inme için olduğu kadar diğer bazı sağlık sorunlarının da hazırlayıcısıdır. Bir hipoteze göre, kronik yüksek kan basıncı, arter duvarlarındaki endoteli hasara uğratarak plak oluşumuna yol açmaktadır. Yetişkinlerdeki yüksek kan basıncının alışılmış tanımı, sistolik basıncın 140 mm Hg ya da diastolik basıncın 90 mmHg üzerinde olmasıdır. Neyse ki, hipertansiyonun tanısı kolaydır, ve beslenme alışkanlıklarındaki değişikliklerle, egzersiz yaparak, ilaç tedavisiyle ya da bunların birlikte uygulanmasıyla kontrol edilebilir.

KAVRAM KONTROLÜ 42.4

1. Enfeksiyon belirtileri olan bir hasta için doktorun neden akyuvar sayımı isteyeceğini açıklayınız.
2. Arterlerdeki pıhtılar kalp krizi ya da inmeye neden olabilmektedir. O zaman hemofili hastalarının tedavisinde pıhtılaştırıcı etkenlerin kana verilmesinin anlamı nedir?
3. EĞER ÖYLE İSE? Dinamitin başlıca bileşeni olan nitrogliserin bazen kalp hastalıklarında ilaç olarak verilmektedir. Nitrogliserin vücutta nitrik okside dönüşmektedir. Bu hastalarda nitrogliserinin neden göğüs ağrılarını hafiflettiğini açıklayınız.
4. BAĞLANTI KUR Hb^s proteinini kodlayan allel, normal hemoglobini (Hb) kodlayanla kodominanttır (bakınız Kavram 14.4, s. 277-278). Küme oluşturma ve oraklaşmayla ilgili olarak Hb ve Hb^s proteinlerinin özellikleri hakkında nasıl bir yorum yaparsınız?
5. BAĞLANTI KUR Yetişkin bir bireyin kemik iliğindeki kök hücrelerin embriyonik kök hücrelerden farkı nedir (bakınız Kavram 20.3, s. 415-416)?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 42.5

Gaz alış verişi özelleşmiş solunum yüzeylerinden gerçekleşir

Bu bölümün geri kalan kısmında, **gaz alış veriş** işlemi üzerinde yoğunlaşacağız. Bu süreçten genelde solunum olarak söz edilmesine karşın, bu, hücresel solunumun enerji dönüşümleriyle karıştırılmamalıdır. Gaz alış verişi, çevreden O_2 molekülünün alınması ve çevreye CO_2'nin verilmesidir.

Gaz Alış Verişinde Kısmi Basınç Farklılıkları

Gaz alış verişini sağlayan güçleri anlayabilmek için önce, karışım halindeki gazların içinde belirli bir gazın oluşturduğu basınç anlamına gelen **kısmi basıncı** hesaplamalıyız. Bunu yapabilmek için, karışımın oluşturduğu basıncı ve belirli gazın karışımdaki oranını bilmeliyiz. Örnek olarak oksijeni ele alalım. Deniz düzeyinde atmosfer, 760 mm cıva (Hg) sütununun ağırlığına eşit düzeyde aşağıya doğru bir güç uygular. Bu nedenle, deniz düzeyinde atmosferik basınç 760 mm Hg'dır. Oksijenin atmosferdeki hacmi % 21 olduğuna göre, kısmi basıncı da 0.21 x 760, ya da yaklaşık 160 mm Hg'dir. Bu değer, O_2'nin *kısmi basıncı* (P_{O_2} olarak kısaltılır) olarak adlandırılır; çünkü bu, atmosferik basınca oksijenin yaptığı katkıdır. CO_2'nin kısmi basıncı (P_{CO_2} olarak kısaltılır), çok daha az olup, deniz düzeyinde sadece 0.29 mm Hg'dır.

Kısmi basınçlar, su gibi sıvılar içerisinde çözünmüş gazlar için de geçerlidir. Su havaya maruz kaldığı zaman, sudaki her bir gazın kısmı basıncı, havadaki o gazın kısmi basıncıyla eşitlenerek dengeye ulaşılır. Bu nedenle, deniz düzeyinde havayla temas eden sudaki P_{O_2}, atmosferdeki gibi160 mm Hg'dır. Ancak, havadaki ve sudaki O_2'nin *konsantrasyonları* önemli ölçüde farklılık gösterir; çünkü, O_2'nin sudaki çözünürlüğü havadakine oranla çok daha düşüktür.

Kısmi basınçları hesapladıktan sonra, artık gaz alış veriş yüzeylerindeki difüzyonun net sonucunu belirleyebiliriz: Bir gaz, her zaman, kısmi basıncı yüksek olduğu bölgeden kısmi basıncı düşük olduğu bölgeye difüzyon yapar.

Solunum Ortamı

Gaz alış veriş koşulları, solunum ortamının -O_2'nin kaynağı- hava ya da su olmasına bağlı olarak çok farklılık gösterebilir. Daha önce de belirtildiği gibi, O_2, oldukça bol olup Dünya atmosferinin % 21'ini oluşturur. Suya oranla, hava çok daha az yoğun ve az viskoz olduğundan, küçük geçit yollarından geçmesi ve hareketi daha kolay olur. Bunun sonucu olarak, hava solumak görece olarak daha kolaydır ve özel bir verimlilik istemez. Örneğin insanlar, soludukları havadaki O_2'nin sadece % 25 kadarını kullanırlar.

Solunum ortamı olarak suyu kullanıp gaz alış verişi yapmak daha zordur. Belirli bir hacimdeki suda çözünmüş olan O_2 miktarı, değişebilir fakat aynı hacimdeki havadakinden daima daha azdır: Deniz ya da tatlısu ortamlarında litre başına çözünmüş O_2 miktarı sadece 4-8 mL olup, havadakinden yaklaşık 40 kat daha azdır. Su ne denli tuzlu ve ne denli sıcaksa, tutabileceği çözünmüş O_2 miktarı, o denli az olacaktır. Suyun daha düşük O_2 içeriğine, daha yüksek yoğunluğu ve daha büyük viskoziteye sahip olması, balıklar ve ıstakozlar gibi sucul canlıların gaz alış verişi için önemli ölçüde enerji harcamalarını gerektirir. Bu zorluklar çerçevesinde, sucul hayvanlarda onların etkin bir şekilde gaz alış verişi yapmalarını sağlayan adaptasyonlar evrimleşmiştir. Bu adaptasyonların birçoğu, gaz alış verişine ayrılmış yüzeylerin organizasyonu ile ilgilidir.

Solunum Yüzeyleri

Gaz alış verişi için gerçekleşmiş olan özelleşmeler, hayvan vücudunda gaz değişiminin gerçekleştiği yer olan solunum yüzeylerinin yapısında belirgin olarak görülür. Canlı tüm hücreler gibi, gaz alış verişini üstlenen hücreler de su ortamı ile temasta bulunan bir plazma zarına sahiptirler. Bu nedenle solunum yüzeyleri daima nemlidir.

O_2 ve CO_2'in nemli yüzeylerden geçişi, tamamıyla difüzyonla gerçekleşir. Difüzyonun oranı, geçilen yüzey alanı ile doğru orantılı, moleküllerin aşması gereken mesafenin karesi ile de ters orantılıdır. Diğer bir deyişle, difüzyon alanı geniş, aşılması gereken mesafe kısa ise, gaz alış verişi de hızlı olur. Sonuç olarak, solunum yüzeyleri geniş ve ince olma eğilimindedir.

Süngerler, Cnidaria üyeleri ve yassı solucanlar gibi görece basit yapılı hayvanlarda, vücudun her hücresi, gaz alış verişi yapılacak dış ortama yeterince yakın olduğundan, gazlar tüm hücreler ve dış ortam arasında difüzyonla hızlıca değiştirilebilir. Ancak çoğu hayvanda, vücut hücrelerinin büyük bir bölümü, dış ortamla doğrudan temasta değildir. Bu hayvanlardaki solunum yüzeyi, solunum organlarını oluşturan ince ve nemli epiteldir.

Deri, toprak solucanları ve bazı amfibilerin de içinde olduğu bazı hayvanlarda, solunum organı olarak işlev görür. Derinin hemen altında yer alan yoğun bir kılcal damar ağı, dolaşım sistemiyle dış ortam arasındaki gaz alış verişini kolaylaştırır. Solunum yüzeyinin nemli kalması gerektiğinden, toprak solucanları ve deri ile solunum yapan diğer hayvanlar, yaşamlarını ancak nemli ortamlarda sürdürebilirler.

Çoğu hayvanın genel vücut yüzeyi, tüm organizmanın gaz alış verişini sağlayacak kadar yeterli büyüklükte değildir. Bu sınırlandırmaya karşı geliştirilmiş evrimsel bir çözüm, oldukça fazla katlanmış ya da dallanmış bir solunum organının gelişmesidir; böylece, gaz alış verişi için uygun olan yüzey alanı genişletilmiştir. Solungaçlar, trakeler ve akciğerler, böyle üç organdır.

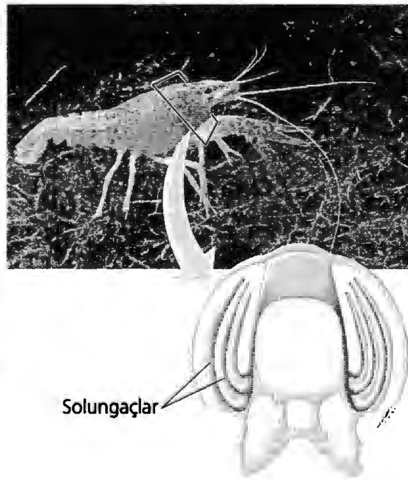
Sucul Hayvanlardaki Solungaçlar

Solungaçlar, vücut yüzeyinin dışarıya doğru kıvrım yapmasıyla oluşmuş, su içerisinde askıda kalan organlardır. **Şekil 42.22**'de gösterildiği gibi, solungaçların vücuttaki dağılımı, çok farklılık gösterebilir. Yerleşimleri dikkate alınmazsa, hepsinin toplam yüzey alanlarının vücudun geri kalan dış yüzeyinden çok daha geniş olduğu söylenebilir.

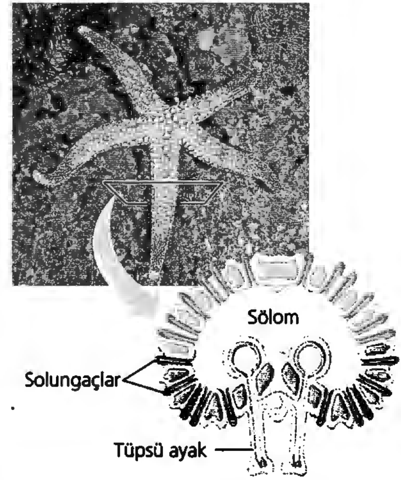
Solunum ortamının solunum yüzeyi üzerindeki hareketi, **ventilasyon** (havalandırma) olarak adlandırılır; ventilasyon, O_2 ve CO_2'nin solungaçlardan geçişinde gaz değişimi için gerekli olan kısmi basınç farklarının korunmasını sağlar. Solungaçlı hayvanlar, ventilasyonu hızlandırmak için ya solungaçlarını suyun içinde hareket ettiririler ya da



(a) Deniz solucanı. Çoğu poliket (Annelida şubesine ait deniz solucanları), her vücut segmentinde, parapod olarak adlandırılan bir çift yassılaşmış üye içerir. Parapodlar, solungaç olarak görev yaparken aynı zamanda da yüzme ve sürünme amaçlı da kullanılır.



(b) Kerevit. Kerevit ve diğer kabukluların, dış iskelet tarafından örtülü uzun ve tüylü solungaçları vardır. Özelleşmiş vücut üyeleri, suyu solungaç yüzeyleri üzerine sevk eder.



(c) Denizyıldızı. Denizyıldızının solungaçları, deriden çıkan tüp şeklinde basit çıkıntılardır. Her solungacın boş olan orta kısmı, sölomun (vücut boşluğu) devamıdır. Gaz alış verişi, solungaç yüzeylerinde difüzyonla gerçekleşir ve sölomdaki sıvı, gaz değişimine yardımcı olmak üzere solungaçlardan içeri ve dışarı hareket eder. Denizyıldızının tüp ayakları aynı zamanda gaz alış verişinde de işlev görür.

▲ **Şekil 42.22 Gaz alış verişinde işlev gören dış vücut yüzeyleri olan solungaçların yapısındaki çeşitlilik.**

BAĞLANTI KUR Şekil 32.11'de gösterildiği gibi, bilateral simetriye sahip hayvanlar üç ana soy hattına ayrılır. Bu soy hatları hangileridir? Kaç tanesi yukarıda gösterilen solungaçlı hayvanlar tarafından temsil edilmektedir?

suyun solungaçlarının üzerinden geçmesini sağlarlar. Örneğin karides ve ıstakozlar, kürek benzeri üyeleriyle suyu solungaçlarına yönlendirirlerken, midye ve deniztarakları, suyu siller aracılığıyla hareket ettirirler. Ahtapot ve mürekkepbalıkları, suyu içeriye alıp dışarıya fışkırtmak suretiyle solungaçlarını havalandırırlar; bu olayın diğer bir faydası ise hayvanları hareket ettirmesidir. Balıklar, solungaçlarının ventilasyonunu sağlamak için yüzme hareketini ya da ağzın ve solungaç kapaklarının eşgüdümlü hareketlerini kullanır. Her iki durumda da, ağza giren su, farinksteki yarıklardan geçerek solungaçların üzerinden akar ve daha sonra vücuttan dışarıya çıkar (**Şekil 42.23**).

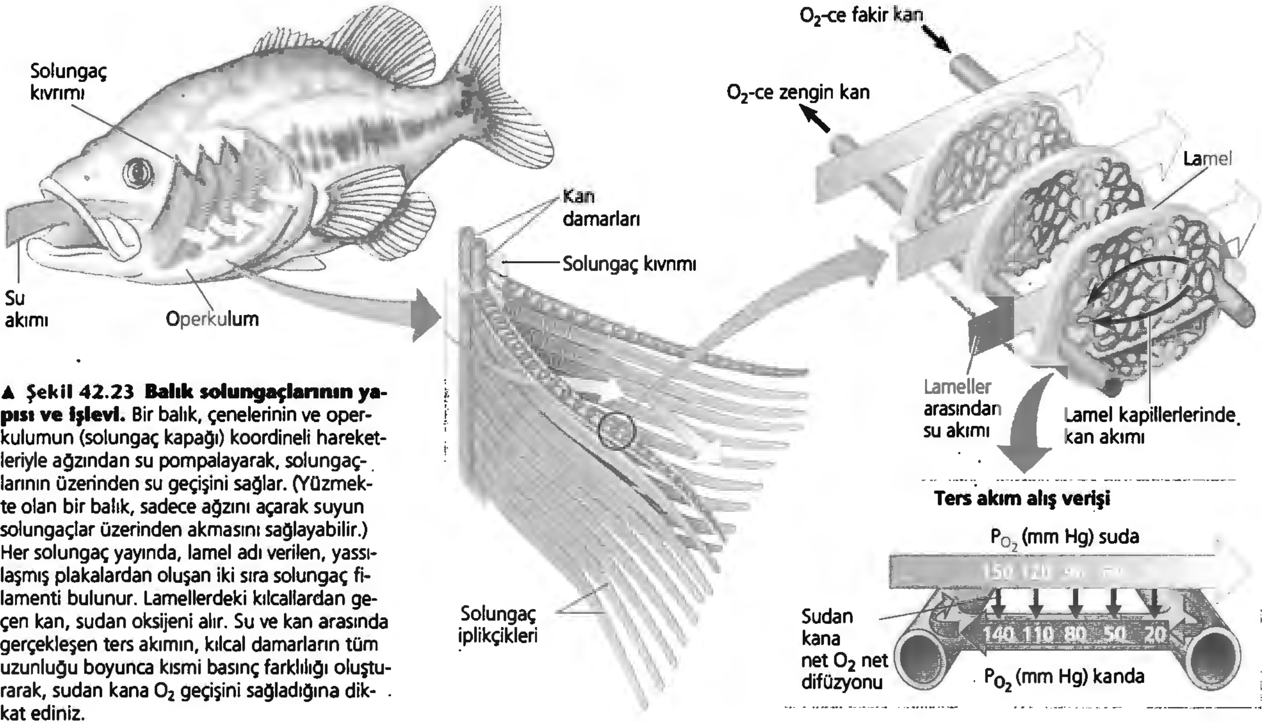
Bir balığın solungaçlarındaki kılcal damarların düzenlenişi, **ters akımla alış verişe** izin verecek şekildedir; ters akımla alış veriş, birbirine zıt yönlerde akan iki sıvının arasındaki ısı ya da madde alış verişi demektir. Bu işlem, balık solungacındaki gaz alış verişi verimliliğini maksimuma çıkarır. Kan akışı, solungaçların üzerinden geçen suyun akışına ters yönde olduğundan, yolu boyunca suyla karşılaştığı her noktada, suya göre O_2 bakımından daha az doygundur (bakınız Şekil 42.23). Kan bir solungaç kılcal damarına girdiğinde, solungaç üzerindeki geçişini tamamlamakta olan suyla karşılaşır. Çözünmüş oksijeninin büyük bir kısmını yitirmiş olan bu suyun yine de gelen kana oranla daha yüksek bir PO_2 si olduğundan, kana O_2 geçişi gerçekleşir. Kan yoluna devam ettiği sürece, giderek artar, ancak karşılaştığı suyun PO_2'si de artmaktadır; zira, kan kılcal içerisinde hareket ederken geçtiği her ardıl pozisyonu, suyun solungaçlar üzerinden geçerken daha önceki bir pozisyonuyla çakışmaktadır. Böylece, sudan kana oksijenin geçişine olanak sağlayan bir kısmi basınç farkı, tüm kılcal damar boyunca mevcuttur.

Ters akım alış veriş mekanizmaları, dikkat çekecek derecede verimlidir. Balık solungacında, sudaki çözünmüş oksijenin % 80'ninden fazlası solunum yüzeyinden geçerken alınmaktadır. Ters akımla alış veriş, sıcaklığın düzenlenmesinde (bakınız Bölüm 40) ve Bölüm 44'de göreceğimiz memeli böbreğinin işlevini gerçekleştirmesinde de kullanılmaktadır.

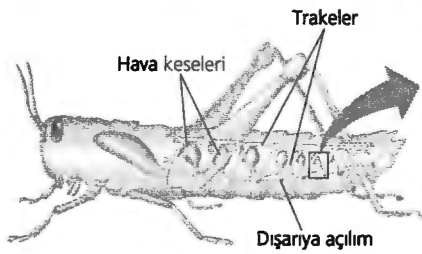
Solungaçlar, karada yaşayan hayvanlar için uygun değildir. Hava akımlarına doğrudan açık olan geniş bir nemli yüzey, buharlaşma ile çok su yitirecektir. Ayrıca, solungaçların ince filamentleri artık su tarafından desteklenmeyecek olursa, büzülerek birbirine yapışırlar. Çoğu karasal hayvanda, solunum yüzeyleri vücut içerisine hapsedilmiştir; bunlar, atmosfere sadece ince borucuklarla açılırlar.

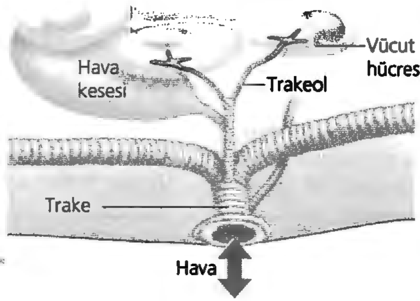
Böceklerdeki Trake Sistemleri

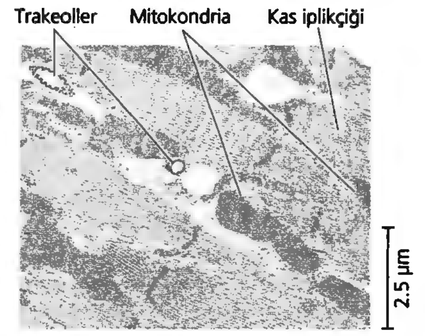
Karasal hayvanlar arasında en fazla bilinen solunum organı akciğer olmasına karşın, en yaygın olanı, aslında, böceklerin **trake sistemidir**. Tüm vücut boyunca dallanmış olan hava borucuklarından meydana gelen bu sistem, iç solunum yüzeyinin değişik bir tipidir. Trake denen en büyük borucuklar,



▲ **Şekil 42.23 Balık solungaçlarının yapısı ve işlevi.** Bir balık, çenelerinin ve operkulumun (solungaç kapağı) koordineli hareketleriyle ağzından su pompalayarak, solungaçlarının üzerinden su geçişini sağlar. (Yüzmekte olan bir balık, sadece ağzını açarak suyun solungaçlar üzerinden akmasını sağlayabilir.) Her solungaç yayında, lamel adı verilen, yassılaşmış plakalardan oluşan iki sıra solungaç filamenti bulunur. Lamellerdeki kılcallardan geçen kan, sudan oksijeni alır. Su ve kan arasında gerçekleşen ters akımın, kılcal damarların tüm uzunluğu boyunca kısmi basınç farklılığı oluşturarak, sudan kana O_2 geçişini sağladığına dikkat ediniz.







(a) Bir böceğin solunum sistemi, vücut içinde dallanmalar gösteren borucuklardan oluşur. Trake olarak adlandırılan en büyük boru, böceğin vücudunun yüzeyinde aralıklarla sıralanmış dıştaki deliklerle bağlantılıdır. Trakelerin genişlemiş kısımlarından oluşmuş olan hava keseleri, fazla oksijen gereksinimi olan organların yakınında bulunur.

(b) Kitinden oluşan halkalar trakeyi açık tutarak, trakeol olarak adlandırılan daha küçük borucuklara havanın girişini kolaylaştırır. Dallanmış trakeoller, tüm vücuttaki hücrelere doğrudan hava iletir. Trakeollerin uç kısımları kapalı olup, sıvı ile (mavi-gri) doludur. Hayvan aktif ve fazla O_2 kullanırken, sıvının çoğu vücut içine çekilir. Bu, hava ile dolu trakeollerin hücrelerle temas yüzeyini artırır.

(c) Yukandaki TEM görüntüsünde, bir böceğin uçuş kasının küçük bir parçasındaki trakeollerin enine kesiti yer almaktadır. Kas hücrelerindeki çok sayıdaki mitokondrinin her biri, bir trakeole yaklaşık 5 µm uzaklıkta bulunmaktadır.

▲ **Şekil 42.24 Trake sistemleri.**

dışarıya açılırlar (**Şekil 42.24a**). Hemen hemen her hücrenin yüzeyine yaklaşan en ince dallar, uçlarındaki nemli epitel aracılığıyla gaz değişimini gerçekleştirir (**Şekil 42.24b**). Trake sistemi, böcekteki hemen her hücrenin çok yakınına havayı getirdiğinden, bu sistem, açık dolaşım sisteminin katkısı olmaksızın O_2 ve CO_2 taşınmasını gerçekleştirebilmektedir.

Küçük böceklerde, trakeler sayesinde gerçekleştirilen difüzyon, hücresel solunumu gerçekleştirmek için yeterli miktarda O_2'ni getirip, CO_2'ti götürmektedir. Daha iri olan böcekler, daha yüksek olan enerji gereksinimlerini karşılamak için, trake sistemlerindeki borucukları bir körük gibi sıkıştırıp genişleten ritmik vücut hareketleriyle ventilasyonu gerçekleştirmektedir. Örneğin, uçmakta olan bir böceğin uçuş sırasındaki metabolik hızı çok yüksektir ve dinlenme durumundakine oranla 10 ile 200 kez daha fazla O_2 kullanmaktadır. Çoğu uçucu böcekte kasılıp gevşeyen uçuş kasları, havayı trake sistemine hızla pompalamaktadır. Uçma kaslarındaki hücreler, yüksek metabolik hızı karşılayacak sayıda mitokondri ile dolu olup, trake borucukları da bu ATP üreten organellere yeterli oksijeni sağlamaktadır (**Şekil 42.24c**). Böylece, trake sistemlerinin adaptasyonları, biyoenerjetikle doğrudan ilişkilidir.

Akciğerler

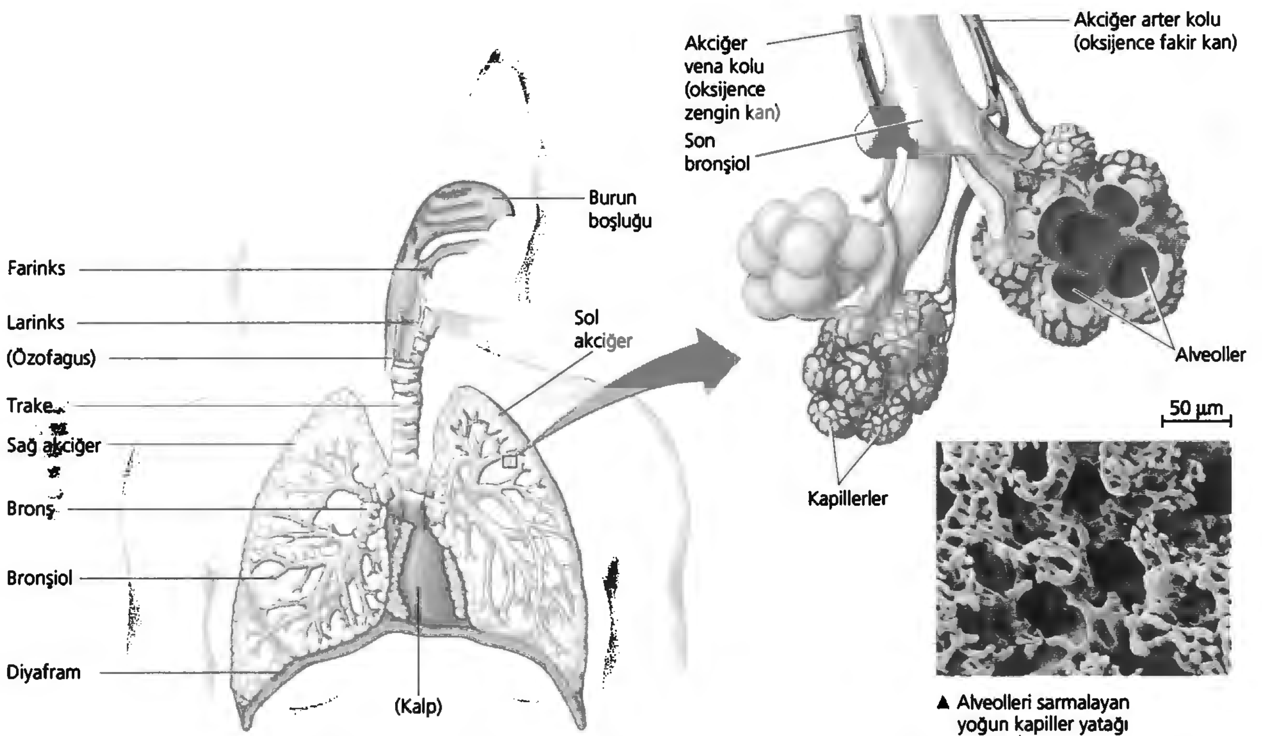
Böcek vücuduna bir baştan bir başa yayılan trake sistemlerinin aksine **akciğerler**, bir alana yerleşmiş olan solunum organlardır. Vücut yüzeyinin içeriye doğru kıvrımlaşmasına örnek oluşturmakta ve tipik olarak çok sayıda cepten oluşmaktadır. Akciğerin solunum yüzeyi, vücudun diğer kısımlarıyla doğrudan temasta olmadığından, aradaki boşluk, gazları akciğerlerle vücudun diğer kısımları arasında taşıyacak olan dolaşım sistemi tarafından kapatılmalıdır. Akciğerler, omurgalılarda olduğu kadar, örümcekler ve kara salyangozları gibi açık dolaşım sistemine sahip organizmalarda gelişmiştir.

Solungaçlardan yoksun olan omurgalılar arasında, gaz alış verişi için akciğerlerin kullanılması farklılıklar göstermektedir. Amfibilerde akciğerler mevcut olduğunda, akciğerler görece küçüktür ve geniş bir gaz değişim alanından yoksundur. Amfibiler bunun yerine, gaz alış verişi için, deri gibi diğer vücut yüzeylerinden yapılacak difüzyona sıkıca bel bağlarlar. Bunun aksine, çoğu sürüngen (kuşlar tümü dahil) ve tüm memeliler, gaz alış verişi için tamamen akciğerlere bağımlıdırlar. Kaplumbağalar bir istisnadır; bunlar, akciğer solunumuna ilave olarak, ağız ve anüsteki nemli epitelden de gaz alış verişi yapabilmektedir. Akciğerler ve hava soluma, oksijence fakir sularda ya da su dışında belli bir süre (örneğin, su birikintisindeki su düzeyi alçalınca) yaşamaya uyum sağlamak için birkaç sucul omurgalıda (akciğerli balıklar dahil) evrimleşmiştir.

Memeli Solunum Sistemleri: Yakından Bakış

Memelilerde, dallanan borucuklar sistemi havayı, göğüs boşluğunda yer alan akciğerlere taşır (**Şekil 42.25**). Hava, burun deliklerinden girdikten sonra ısıtılır, nemlendirilir, kıllarla filtre edilir; ve burun boşluğundaki karmaşık tünellerden geçerken kokular bakımından kontrol edilir. Burun boşluğu, hava ve yiyeceklerin geçiş yollarının kesiştiği yer olan farinkse açılır. Besin yutulduğunda, **larinks** (solunum sisteminin üst kısmı) yukarıya doğru hareket eder; epiglottis, glottisin (**trakenin** başlangıcı, ya da nefes borusu) üzerine doğru yatarak bu deliği kapatır. Bu, besinin özofagus yoluyla mideye inmesini sağlar (bakınız Şekil 41.11). Diğer zamanlarda glottis, nefes alabilmeyi sağlamak için açıktır.

Hava, larinksten nefes borusuna geçer. Hem larinksin, hem de nefes borusunun duvarlarını güçlendiren kıkırdak



▲ Alveolleri sarmalayan yoğun kapiller yatağı

▲ **Şekil 42.25 Memelilerin solunum sistemi.** Burun boşluğu ve farinks yoluyla alınan hava, larinks, nefes borusu ve bronşlardan geçerek bronşiollere ulaşır; bronşioller, ince ve nemli epitelle astarlanmış mikroskobik alveollerle sonlanır. Akciğer atardamarının dalları, oksijence fakir kanı alveollere iletir; akciğer toplardamarlarının dalları ise, oksijence zengin kanı alveollerden kalbe geri götürür.

yapı, bu yolları açık tutar. Çoğu memelinin larinksinde, havanın geçiş yolu üzerinde *vokal kıvrımlar* denen bir çift esnek kas bandı, ya da insanlarda *ses telleri* bulunur. Larinksteki kaslar kasıldığında, telleri gererek titreşmelerini sağlar ve ses oluşur. Tiz sesler, gergin tellerin hızlı titreşmesi, pes sesler ise gevşek tellerin yavaş titreşimi sonucunda oluşur.

Trake, her biri bir akciğere giden iki **bronşa** (çoğulu, *bronchi*) ayrılır. Bronşlar, akciğer içerisinde, giderek daha incelen dallara ayrılarak **bronşiol** denilen borucukları oluştururlar. Hava kanallarının oluşturduğu tüm sistem, gövdesini nefes borusunun temsil ettiği tersine çevrilmiş bir ağaç görünümündedir. Bu solunum ağacının ana dallarının içini döşeyen epitel, siller ve mukusla kaplıdır. Mukus, tozları, polenleri ve diğer partikülleri tutar; hareketli siller bu mukusu, yukarıya doğru hareket ettirerek farinkse getirir; ve orada mukus yutularak yemek borusuna geçebilir. Bazen "mukus yürüyen merdiveni" olarak adlandırılan bu süreç, solunum sisteminin temizlenmesinde yaşamsal öneme sahiptir.

Memelilerde gaz alış verişi, **alveollerde** (tekili, *alveolus*; bakınız Şekil 42.25) gerçekleşir, alveoller en ince bronşiollerin uçlarında kümelenmiş olan hava kesecikleridir. İnsan akciğerleri, milyonlarca alveol içerir ve bunların toplam yüzey alanı yaklaşık100 m^2 dir; bu değer, derinin yüzey alanının 50 katıdır. Havanın oksijeni alveollere girdiğinde, onların nemli iç duvarda çözünür ve epitelden hızla difüze olarak, her alveolü sarmalayan kılcal damar ağına geçer. Karbon dioksitin net difüzyonu ise aksi yönde gerçekleşir, yani kılcal damardan ve alveol epitelinden geçerek alveol içerisindeki havaya girer.

Sillerin ya da onların yüzeyindeki partikülleri uzaklaştıracak yeterli hava akımlarının olmaması, alveolleri kontaminasyona karşı oldukça duyarlı hale getirir. Alveollerde devriye gezen akyuvarlar, yabancı cisimleri fagosite ederler. Ancak, alveollere çok miktarda partikül gelecek olursa, savunma yetersiz kalır, sonuçta enflamasyon gelişir ve geri dönmeyecek hasarlar ortaya çıkabilir. Örneğin, alveole giren sigara dumanındaki partikül şeklindeki maddeler akciğer kapasitesinde kalıcı indirgemelere yol açabilir. Kömür madencilerinde yüksek oranda kömür tozu solumak, sakatlayıcı, bazen de öldürücü olan silikozis adlı akciğer hastalığına neden olabilmektedir.

Alveolü kaplayan sıvı katmanı, bir sıvının yüzey alanını daraltma eğiliminde olan, yüzey gerilimi kuvvetinin etkisindedir (bakınız Bölüm 3). Onların küçük çapları (yaklaşık 0.25 mm) göz önüne alındığında, alveoller bu yüksek yüzey gerilimin etkisiyle neden sönmemektedirler? Araştırmacılara göre, alveollerin bu gerilimi azaltan bir madde ile kaplanmış olmaları gerekmektedir. 1955'de, bir İngiliz biyofizikçi, Richard Pattle, böyle bir madde ile ilgili veriler elde etti. Şimdi bu tip maddelere *yüzey aktif* ajan anlamında olmak üzere **sürfektan** denmektedir. Ayrıca, bu maddenin eksik-

liğinin, normal süresinden 6 hafta ya da daha önce doğmuş olan bebeklerde sıklıkla görülen, *respiratuar distres sendromu* (RDS) adlı bir hastalığa da neden olduğunu belirlemiştir. Bu hastalık, 1950'lerde sadece A.B.D. de yılda 10.000 bebeğin ölümüne neden olmuştur.

1950'lerin sonlarında, Mary Ellen Avery, RDS ile sürfektan eksikliğinin bağlantısını kuran deneyini gerçekleştirdi (**Şekil 42.26**). İzleyen çalışmalar, sürfektanın protein ve fosfolipid karışımından oluştuğunu ve akciğer gelişiminin tipik olarak 33. haftasında ortaya çıktığını belirlemiştir. (İnsanlarda tüm gebelik süresi ortalama 38 haftadır.) Günümüzde, yapay sürfektanlar erken doğan bebeklerde düzenli olarak kullanılmaktadır. Doğumda vücut kütlesi 900 gramın (2 pound) üzerinde olup tedavi edilmiş olan bebekler, genellikle uzun vadeli sağlık sorunları olmaksızın yaşamlarını sürdürmektedirler. Avery, katkıları için, 1991 yılında Ulusal Bilim Madalyası almıştır.

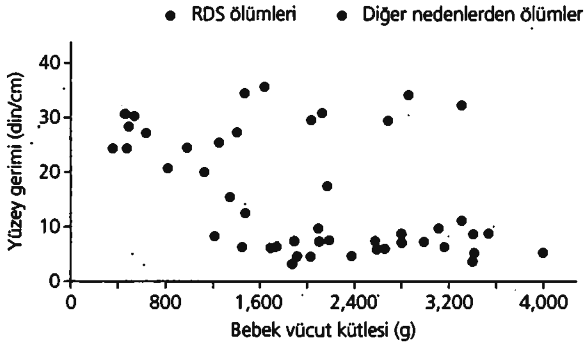
Nefes aldığımızda havanın izlediği yolu incelemiş durumdayız, şimdi, nefes alıp verme sürecinin kendisini inceleyeceğiz.

▼ **Şekil 42.26** **SORGULAMA**

Respiratuar distres sendromuna ne neden olur?

DENEY Harvard Üniversitesi Tıp Fakültesinde, Jere Mead ile çalışan bir araştırmacı olan Mary Ellen Avery, erken doğan bebeklerde görülen solunum zorluğu sendromuna (RDS) sürfektan azlığının neden olabileceğini düşündü. Bu sendromdan ölmüş olan bebeklerin akciğer otopsi örneklerini ve diğer nedenlerden ölmüş başka bebeklerin örneklerini topladı. Bunlardan elde ettiği hücre süzüntülerini su yüzeyinde ince bir katman oluşturacak şekilde yerleştirdi. Dr Avery daha sonra su yüzeyindeki gerilimi (din/cm^2 olarak) ölçerek, her örnekteki en düşük değeri kaydetti.

BULGULAR



SONUÇ Vücut kütlesi 1.200 g (2.7 lb) den fazla olan bebeklerin akciğerleri, yüzey gerilimini azaltan bir madde içermektedir. RDS hastalığına sahip olan bebeklerin akciğerlerinde bu madde yoktur.

KAYNAK M. E. Avery and J. Mead, Surface properties in relation to atelectasis and hyaline membrane disease, *American Journal of Diseases of Children* 97: 517-523 (1959).

EĞER ÖYLE İSE? *Bu deneyi yeniden yaptığınızı, ancak akciğer örneklerinde sürfektan miktarını ölçtüğünüzü varsayın. Eğer grafikte bebek ağırlığına karşı sürfektanı çizecek olursanız, bu eğrinin nasıl*

KAVRAM KONTROLÜ 42.5

1. Karasal hayvanlar için akciğer dokularının vücudun içinde yer almasının avantajı nedir?
2. Yoğun bir yağmurdan sonra toprak solucanları yüzeye çıkarlar. Bu davranışı, bir solucanın gaz alış verişi yönünden nasıl açıklarsınız?
3. **BAĞLANTI KUR** Ters akım alış verişinin hem sıcaklık düzenlenmesini (bakınız Kavram 40.3, s. 865) hem de alış verişi nasıl kolaylaştırdığını tanımlayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM **42.6**

Solunum akciğerlerin havalanmasını sağlar

Balıklar gibi, karasal hayvanlar da gaz değişim yüzeylerinde yüksek O_2 ve düşük CO_2 konsantrasyonunu korumak için havalandırılmasına (ventilasyona) güvenirler. Akciğerlerin havalanmasını sağlayan, birbirini izleyen nefes alma ve verme sürecine **solunum** denir. Havanın akciğerlere girip çıkışını sağlayan birçok mekanizma evrimleşmiş olup, bunları amfibilerde, memelilerde ve kuşlarda inceleyeceğiz.

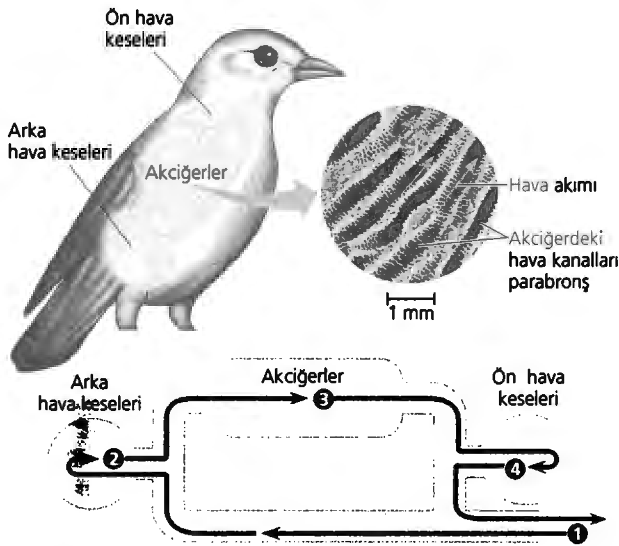
Bir Amfibi Nasıl Solunum Yapar

Kurbağa gibi bir amfibi, akciğerlerini **pozitif basınçla nefes alma** sayesinde havalandırır. Nefes almanın ilk aşamasında kaslar, amfibinin ağız boşluğunun tabanını alçaltarak havayı burun deliklerinden ağız boşluğuna çeker. Daha sonra ağız ve burun delikleri kapalı olarak, ağız boşluğunun tabanı yukarı doğru kaldırılarak, havanın nefes borusundan aşağıya gitmesi sağlanır. Soluk vermede ise, hava, akciğerlerin elastiki büzüşmesi ve vücut duvarındaki kasların kasılması ile dışarıya atılır. Erkek kurbağalar, çiftleşme öncesi ya da korkutma amaçlı şişme davranışına girdiklerinde, bu solunum döngüsüne ara vererek, soluk vermeden üst üste birkaç kez nefes alırlar.

Bir Kuş Nasıl Solunum Yapar

Kuşlardaki havalandırma olayının iki özelliği, onu çok etkin kılar. Birincisi, kuşlar solunum yaptığı zaman havayı gaz alış veriş yüzeyinden sadece tek yönde geçirirler. İkinci olarak, içeri giren temiz hava, daha önce gaz alış verişini gerçekleştirmiş olan havayla karışmaz.

Kuşlar, akciğerlerine temiz hava almak için, akciğerlerin her iki yanında yer alan sekiz ya da dokuz tane hava kesesini kullanırlar (**Şekil 42.27**). Hava keseleri gaz alış verişinde doğrudan işlev görmezler, fakat akciğerlerden hava akışını sağlayan körükler gibi işlev görürler. Sonu kapalı olan alveollerin yerine, kuş akciğerlerinde *parabronş* adı verilen ince kanalcıklar bulunur. Havanın tüm sistemden -akciğerler ve hava keseleri- geçişi, nefes alma ve nefes verme olmak üzere



Tek bir nefes alındığında, bunun sistemden geçmesi için iki nefes alma ve iki nefes verme döngüsü gerekmektedir

1. İlk nefes alma: Hava arkadaki hava keselerini doldurur.
2. İlk nefes verme: Arkadaki hava keseleri kasılarak havayı akciğerlere iter.
3. İkinci nefes alma: Hava akciğerlerden geçerek öndeki hava keselerini doldurur.
4. İkinci nefes verme: Öndeki hava keseleri kasılınca, vücuda ilk nefes alılırken giren hava sistemden geçerek dışarı atılır.

▲ **Şekil 42.27 Kuşların solunum sistemi.** Bu diyagramda, soluyarak alınan havanın bir kuşun solunum sisteminde izlediği yol gösterilmiştir. Görüldüğü gibi, havanın sistemden tümüyle geçip dışarı atılması için iki nefes alma ve iki nefes verme döngüsü gerekmektedir.

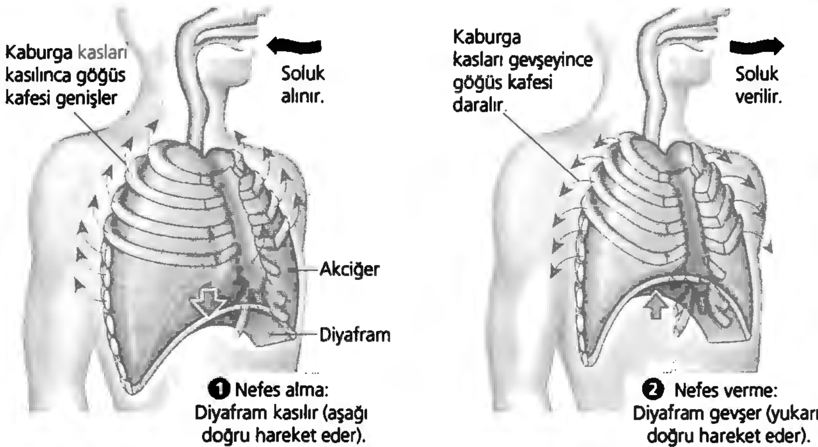
iki döngü gerektirir. Bazı hava geçitlerinde havanın hareket yönü değişir (bakınız Şekil 42.27). Bununla birlikte, hava parabronş içerisinde daima aynı yönde akar.

Bir Memeli Nasıl Solunum Yapar

Amfibi ve kuşların aksine memeliler, **negatif basınçla nefes alma** yolunu kullanırlar; yani havayı akciğerlere itmek yerine içeriye çekerler (**Şekil 42.28**). Memeliler, kas kasılmalarını kullanmak suretiyle göğüs boşluğunu aktif olarak genişleterek, akciğerlerindeki hava basıncını dışarıdaki hava basıncının altına düşürürler. Gazlar yüksek basınçlı bölgeden düşük basınçlı bölgeye aktığından, hava, burun delikleri ve ağızdan girerek, hava borucuklarından alveollere kadar ulaşır. Soluk vermede, göğüs boşluğunu kontrol eden kaslar gevşeyerek, boşluğun hacmini daraltır. Alveollerdeki hava basıncının yükselmesi, havanın solunum borucuklarına girmesi için kuvvet uygulayarak vücuttan dışarı çıkarılmasını sağlar. Böylece, nefes alma daima aktif bir işlem olup, çalışma gerektirir; oysa nefes verme ekseriyetle pasiftir.

Nefes alma sırasında göğüs boşluğunu genişletmek, hayvanın kaburga kaslarını ve **diyaframı** kullanmasını gerektirir; diyafram, iskelet kasından oluşmuş bir tabaka olup göğüs boşluğunun alt duvarını oluşturur. Kaburga kaslarının kasılması, göğüs boşluğunun ön duvarı olan göğüs kafesini genişletir; bu sırada, kaburgalar yukarıya doğru ve sternum dışarıya doğru çekilir. Aynı zamanda, diyafram da kasılarak göğüs boşluğunu aşağıya doğru genişletir. Aşağıya doğru inen diyaframın etkisi, bir şırınganın içinden dışarıya doğru çekilen pistonun etkisine benzerdir.

Göğüs boşluğunda, iki tabakalı zar akciğerleri sarmalar. Bu zarın içteki tabakası, akciğerlerin dışına, dıştaki tabakası ise göğüs boşluğunun duvarına yapışmıştır. Bu iki tabaka arasındaki dar boşluk bir sıvı ile doludur. Sıvının yüzey gerilimi, bu iki tabakayı, iki cam arasındaki su gibi birbirine yapıştırır: Tabakalar birbiri üzerinde kayabilir ancak birbirlerinden kolaylıkla ayrılamazlar. Sonuçta, göğüs boşluğunun ve akciğerlerin hacmi birlikte değişir.



▲ **Şekil 42.28 Negatif basınçlı solunum.** Bir memeli akciğerlerindeki hava basıncını, dışarıdaki hava basıncına görece değiştirerek solunum yapar.

EĞER ÖYLE İSE? *Alveollerin duvarları, her solukta genişleyip daralan esnek lifler içerir. Eğer alveoller esnekliklerini yitirselerdi, bu durum akciğerlerdeki gaz alış verişini nasıl etkilerdi?*

Aktivitenin düzeyine bağlı olarak, solunuma yardımcı olmak amacıyla ek kaslar da kullanılabilir. Memeli dinlenme durumunda olduğu zaman, kaburga kasları ve diyafram akciğer hacmini değiştirmek için yeterlidir. Egzersiz sırasında, boyun, sırt ve göğüsteki diğer kaslar, kaburgaları kaldırarak göğüs boşluğunun hacmini genişletir. Kangurularda ve diğer bazı türlerde, yer değiştirme hareketi, mide ve karaciğerin de yer aldığı karın boşluğundaki organların ritmik hareketine yol açar. Sonuçta, diyaframı çekip iten piston benzeri pompalama hareketi, akciğerlere giriş ve çıkış yapan havanın hacmini daha da artırır.

Her nefes alış verişte içeri alınan ve dışarı verilen havanın hacmi, **tidal volüm** olarak adlandırılır. Dinlenme halindeki insanlarda bu ortalama 500 mL kadardır. Maksimum düzeyde nefes alma ve nefes verme sırasındaki tidal volüm, **vital kapasite** olarak adlandırılır; vital kapasite, üniversite çağındaki kadın ve erkeklerde sırasıyla yaklaşık olarak 3.4 L ve 4.8 L dir. Kuvvetli nefes verdikten sonra geride kalan hava **rezidüel volüm** olarak tanımlanır. Yaşlandıkça, akciğerlerimiz esnekliklerini yitirir ve vital kapasite azalırken, rezidüel volüm artar.

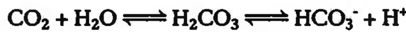
Memelilerin akciğerleri her solukta tümüyle boşalmadığından ve nefes alıp-verme aynı yolu kullandığından, temiz hava ile oksijeni azalmış rezidüel hava birbirine karışır. Sonuç olarak, alveollerdeki en yüksek PO_2 değeri, atmosferdekinden her zaman önemli ölçüde daha düşüktür. Ayrıca, memelilerin akciğerlerdeki maksimum PO_2 değeri, kuşlarınkinden daha düşüktür; kuşlar, her nefes vermede akciğerlerindeki havayı yenilerler. Bu, yüksek irtifalarda, memelilerin kuşlara oranla daha az faal olmasının nedenlerinden biridir. Örneğin, insanlar, Himalyalardaki Everest Dağı gibi (8.850 m) Dünya'nın en yüksek zirvelerine tırmanırken O_2 almada büyük zorluklar yaşarlar. Ancak, bar-başlı kazlar ve bazı diğer kuş türleri, göçleri sırasında Himalayaların üzerinden rahatlıkla uçabilmektedirler.

İnsanlarda Solunumun Kontrolü

Nefesinizi istemli olarak tutabilir ya da derin ve hızlı soluk alıp verebilirsiniz; ancak, çoğu zaman solunumunuz istemsiz mekanizmalar tarafından kontrol edilir. Bu kontrol mekanizmaları, gaz alış verişinin kan dolaşımı ve metabolik gereksinmelerinizle uyumlu olarak çalışmasını garantiler.

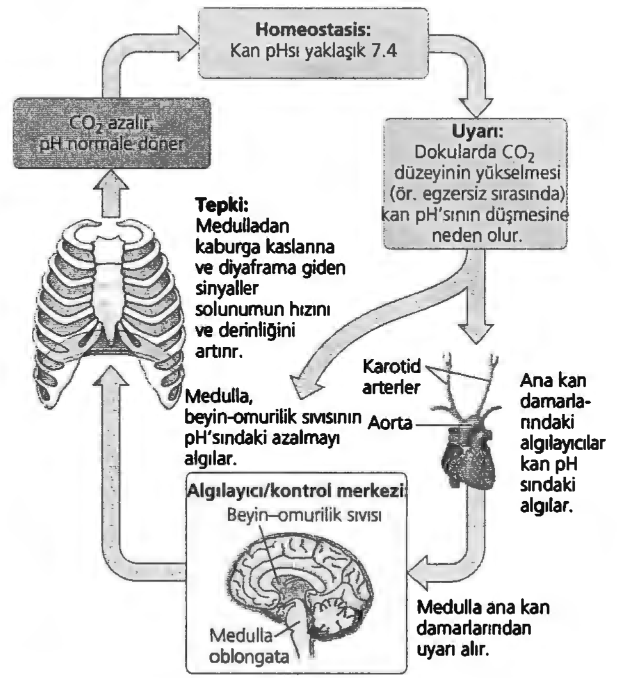
Solunumun düzenlenmesinden esas sorumlu olan nöronlar, beynin kökünde, medulla oblongatada yer alır (**Şekil 42.29**). Medulladaki sinirsel devreler, solunum ritmini tesis eden *solunum kontrol merkezini* oluştururlar. Derin nefes aldığınızda, negatif bir geri bildirim mekanizması akciğerlerin aşırı genişlemesini önler: Nefes alma sırasında, akciğer dokusundaki gerilmeyi saptayan algılayıcılar, medulladaki kontrol devrelerine sinir uyarıları göndererek, daha fazla nefes almayı engellerler.

Solunumun düzenlenmesinde medulla, çevresindeki doku sıvısının pH'sını, kandaki çözünmüş CO_2 düzeyinin iridikatörü olarak kullanır. pH'nın bu amaçla kullanılmasının nedeni, beyni ve omuriliği çevreleyen sıvı olan *beyin-omurilik sıvısının* pH'sının ana belirleyicisinin, kandaki CO_2 olmasıdır. CO_2, kandan beyin-omurilik sıvısına difüze olur ve orada suyla tepkimeye girerek karbonik asidi (H_2CO_3) oluşturur. H_2CO_3, daha sonra bikarbonat iyonu (HCO_3^-) ve hidrojen iyonuna (H^+) ayrışır:



$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+$$

Egzersiz sırasında olduğu gibi, hızlanmış olan metabolik aktivite, kandaki CO_2 derişimini artırarak pH'yı düşürür. Kan damarlarındaki ve medulladaki algılayıcılar, bu pH değişikliğini algılar. Cevap olarak, medullanın kontrol devreleri solunumun derinliğini ve hızını artırır. Bunların her ikisi de, fazla CO_2 solunumla uzaklaştırılıp pH normale dönünceye kadar, yüksek kalmaya devam eder.



▲ **Şekil 42.29 Solunumun homeostatik kontrolü.**

EĞER ÖYLE İSE? Dinlenmekte olan bir kişinin hızla nefes alıp vermeye başladığını varsayınız. Bunun, bu şekildeki negatif geri bildirim devresinin homeostasisi yeniden sağlamak için atacağı adımlara ve kan CO_2 düzeyine olacak etkilerini açıklayınız.

Kandaki O_2 düzeyinin solunum kontrol merkezleri üzerinde pek bir etkisi yoktur. Ancak, O_2 düzeyi çok azalırsa (örneğin, yükseklerde), aort ve boyundaki karotid arterlerde bulunan O_2 algılayıcıları, solunum kontrol merkezlerine uyarı gönderir; bu merkezler buna, solunum hızını artırarak cevap verir.

Beynin bir kısmı olan ve medullanın yakınında yer alan pons da solunumu düzenler; ancak ponsun tam rolünün ne olduğu açık bir soru olarak kalmaktadır. Düzenleyici devrede medulla ile birlikte görev alarak, çıkan uyarıları ayarlaması olasıdır.

Eğer ventilasyon, alveol kılcallarındaki kan akışı ile uyumlu ise solunumun kontrolü etkili demektir. Örneğin, egzersiz sırasında bu koordinasyon, O_2 alınmasını ve CO_2 uzaklaştırılmasını artıran solunum hızında artış ve kalp debisindeki artış sayesinde sağlanır.

KAVRAM KONTROLÜ 42.6

1. Kandaki CO_2 konsantrasyonundaki artış, beyin-omurilik sıvısındaki pH'yı nasıl etkiler?
2. Kan pH'sındaki düşüş, kalp atış hızını artırmaktadır. Bu kontrol mekanizmasının işlevi nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir yaralanma sonucu akciğerlerinizi saran zar delinecek olursa, akciğerin işlevi üzerinde nasıl bir etki yapacağını beklersiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 42.7

Gaz alış verişiyle ilgili adaptasyonlar arasında gazları bağlayıp taşıyan pigmentler yer alır

Çoğu hayvanın yüksek metabolik gereksinimleri, fazla miktarda O_2 ve CO_2 değişimini gerektirir. Burada, solunum pigmentleri olarak adlandırılan kandaki moleküllerin bu alış verişi nasıl kolaylaştırdığını O_2 ve CO_2 ile etkileşimleri yönünden inceleyeceğiz. Ayrıca, hayvanların yüksek metabolik yük altında ya da PO_2'nin çok sınırlı olduğu koşullarda, aktif olmalarını sağlayan fizyolojik adaptasyonlardan söz edeceğiz. Bu konuları incelemeye temel teşkil etmesi amacıyla, önce insanlardaki temel gaz alış veriş döngüsünü özetleyelim.

Dolaşım ve Gaz Alış Verişinin Koordinasyonu

Kandaki O_2 ve CO_2'in kısmi basınçları, dolaşım sisteminin farklı noktalarında, **Şekil 42.30**'da gösterildiği gibi, değişiklik gösterir. Alveol kılcallarından akan kan, alveol içerisindeki havadakine göre daha düşük PO_2 ve daha yüksek CO_2 değerlerine sahiptir. Sonuç olarak, CO_2, kısmi basınç farkına göre daha yüksek kısmi basınçta olduğu kandan, alveol içindeki havaya difüze olur. Bu sırada, havadaki O_2, alveol epitelini çevreleyen sıvı içinde çözünerek kana difüze olur. Akciğer toplardamarındaki kan, akciğeri terk ettiğinde, PO_2si yükselmiş, PCO_2'si ise azalmış durumdadır. Kalbe döndükten sonra bu kan, sistemik dolaşıma pompalanır.

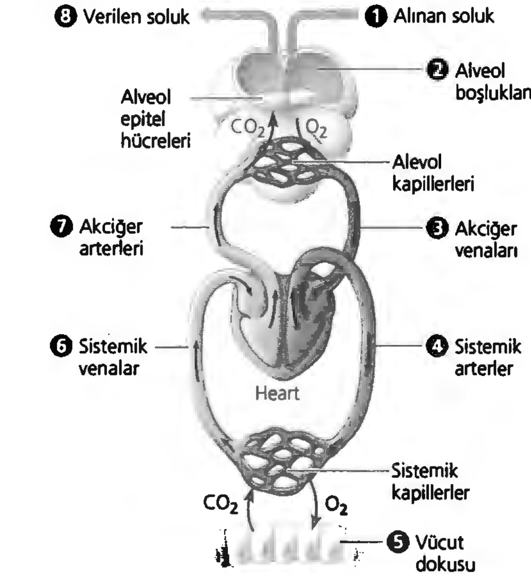
Doku kılcallarında, kısmi basınç farklılıkları, O_2'nin kandan ayrılmasına, CO_2'nin de kana girmesine yol açar. Bu kısmi basınç farklılığı mevcuttur; çünkü her kılcal damarın yakınındaki hücreler, mitokondrilerinde gerçekleşen hücre solunum için doku sıvısından O_2 alır ve doku sıvısına CO_2 verir. Kan oksijenini verip CO_2 yüklendikten sonra, kalbe döner ve yeniden akciğerlere pompalanır.

Bu tanım, değişik dokulardaki gaz alış verişini sağlayan güçlerin çalışma ilkesini temelde açıklıyorsa da, özelleşmiş taşıyıcı proteinlerin üstlendiği şimdi tartışacağımız kritik rolden söz etmemektedir.

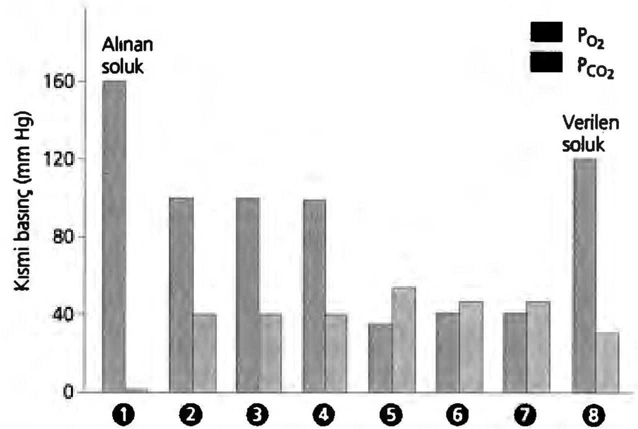
Solunum Pigmentleri

Oksijenin sudaki (ve böylece kandaki) düşük çözünürlüğü, O_2 taşınmasında dolaşım sistemine bağımlı olan hayvanlar için bir sorundur. Örneğin, bir insan yoğun egzersiz sırasında dakikada 2 litreye yakın oksijene gereksinim duyar; ve bunun tümü, kanla akciğerlerden aktif dokulara taşınmalıdır. Ancak, normal vücut sıcaklığı ve hava basıncında, akciğerlerdeki kanın bir litresinde sadece 4.5 ml O_2 çözünebilir. Çözünmüş oksijenin % 80'ninin (gerçekçi olmayacak kadar yüksek bir yüzde) dokulara taşındığını kabul etsek bile, kalbin dakikada 555 L kan pompalaması gerekecekti!

Aslında, hayvanlar O_2'nin çoğunu **solunum pigmentleri** adı verilen proteinlere bağlanmış durumda taşımaktadır. Bu pigmentler, kanla ya da hemolenfle birlikte dolaşır ve genellikle özelleşmiş hücrelerin içerisinde yer alırlar. Bu pigmentler, dolaşım sıvısında taşınabilecek O_2 miktarını önemli ölçüde artırırlar (memeli kanının litresinde yaklaşık 200 mL O_2).



(a) Dolaşım sisteminde solunum gazlarının izlediği yol.



(b) Dolaşım sisteminin (a)'da numaralandırılmış değişik noktalarındaki O_2 ve CO_2 kısmi basınçları

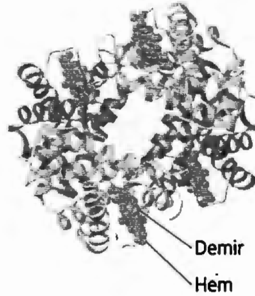
▲ **Şekil 42.30 Solunum gazlarının dolup boşalması.**

EĞER ÖYLE İSE? *Her nefes verişinizde bilinçli olarak akciğerlerinizden zorlayarak daha fazla hava çıkardıysanız, bu (b) deki değerleri nasıl etkileyecektir?*

Egzersiz yapan insan örneğimizde % 80'lik O_2 teslimat hızı öngörülmesine karşın solunum pigmentlerin varlığı sayesinde oksijeni taşımak için gerekli kalp debisi gerçekleştirilebilir bir değer olan dakikada 12.5 L kana indirgenir.

Hayvan taksonlarında çeşitli solunum pigmentleri ortaya çıkmıştır. Birkaç istisna dışında, bu moleküller belirgin renklere sahiptir (*pigment* teriminin nedeni) ve proteine bağlı metalden oluşmaktadırlar. Bir örnek, mavi renkli *hemosiyanin* olup, oksijen bağlayan elemanı bakırdır; bu pigment, eklembacaklılarda ve birçok yumuşakçada bulunur. Hemen tüm omurgalıların ve çoğu omurgasızın solunum pigmenti hemoglobindir. Hemoglobin, omurgalılarda, alyuvarların içerisinde yer alır.

Hemoglobin

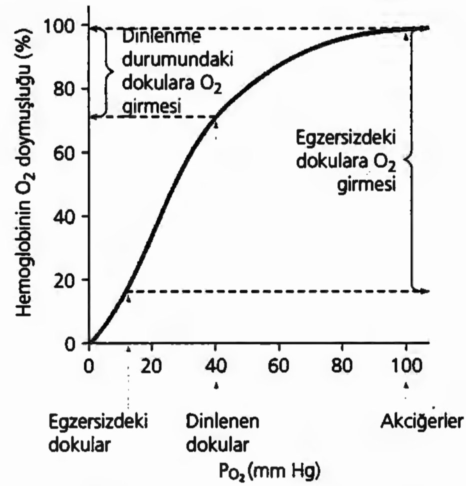


Hemoglobin

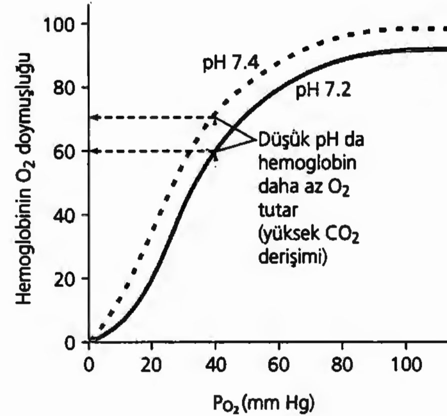
Omurgalı hemoglobini, her biri merkezinde bir demir atomu taşıyan hem adlı bir kofaktöre sahip, dört alt birimden (polipeptid zincirleri) oluşur. Her demir atomu bir molekül O_2 bağlar; böylece, bir hemoglobin molekülü dört molekül O_2 taşıyabilmektedir. Tüm solunum proteinleri gibi, hemoglobin de oksijeni tersinir olarak bağladığından, akciğerlerde ya da solungaçlarda aldığı O_2'yi vücudun diğer yerlerinde bırakabilmektedir. Bu süreç, hemoglobin alt birimlerinin işbirliğine bağlıdır (bakınız s. 158-159). O_2, bir alt birime bağlandığında, diğerleri biçimlerini hafifçe değiştirerek O_2'ye karşı ilgilerini artırırlar. Dört alt birim doluyken ve biri oksijenini bıraktığında, buna bağlı gelişen biçim değişikliği nedeniyle ilgileri azaldığından, diğer üç alt birim de taşıdıkları oksijeni hızla bırakmaktadırlar.

O_2 bağlama ve bırakmadaki işbirlik, hemoglobinin ayrılma eğrisinde çok belirgindir (**Şekil 43.31a**). Ayrılma eğrisinin PO_2 bölgesinde, dik bir yükselme olup, PO_2'deki en küçük bir değişiklikte bile, hemoglobin önemli oranda O_2 bağlamakta ya da bırakmaktadır. Eğrinin dik olan bölümünün, vücut dokularında bulunan PO_2'ye karşılık geldiğine dikkat ediniz. Belli bir bölgedeki hücreler daha hızlı çalışmaya başladığında -örneğin, egzersiz sırasında- hücresel solunumla O_2 kullanıldığından, çevrelerindeki PO_2 hızla düşmektedir. Alt birim işbirliği nedeniyle, PO_2'deki hafif düşüş, kandan bırakılan O_2 miktarında önemli bir artışa yol açar.

Hücresel solunum sırasında CO_2 üretilmesi, aktif olan dokularda O_2'nin hemoglobinden ayrılmasını teşvik eder. Görmüş olduğunuz gibi, CO_2 suyla tepkimeye girerek karbonik asit oluşturmakta ve bu da kendi çevresindeki pH'yı düşürmektedir. Düşük pH, hemoglobinin oksijene karşı ilgisini azaltmakta ve **Bohr kayması** denilen etkiyi ortaya çıkarmaktadır (**Şekil 42.31b**). Böylece, CO_2 üretiminin fazla olduğu yerde, hemoglobin daha fazla O_2 salar; bu oksijen ise daha fazla hücre solunumunu desteklemede kullanılabilir.



(a) pH 7.4 de P_{O_2} ve hemoglobin ayrılması. Eğri, farklı P_{O_2} değerlerine sahip çözeltilere maruz kalan hemoglobine bağlanmış durumda olan görece O_2 miktarlarını göstermektedir. Tipik olarak akciğerlerdeki 100 mm Hg'deki P_{O_2} de, hemoglobin yaklaşık olarak % 98 oranında doymuş durumdadır. Dinlenme durumundaki dokular için tipik olan 40 mm Hg'deki P_{O_2} de, hemoglobin yaklaşık % 70 oranında doymuştur. Egzersiz sırasındaki aktif dokularda, hemoglobin metabolik olarak daha fazla O_2 serbest bırakabilir.



(b) pH ve hemoglobin ayrılması. Hidrojen iyonları hemoglobinin yapısını etkilediğinden, pH'daki bir düşüş, O_2 ayrılma eğrisini sağa doğru kaydırır (Bohr kayması). Örneğin, 40 mm Hg gibi bilinen bir PO_2 de hemoglobin, pH 7.2'de kanın normal pH'sı olan 7.4'dekine oranla daha fazla O_2 serbest bırakır. Aktif dokularda pH azalır; çünkü, hücresel solunumla oluşan CO_2, suyla tepkimeye girerek karbonik asit oluşturur. Hemoglobin de, aktif dokuları desteklemek üzere daha fazla O_2 serbest bırakır.

▲ Şekil 42.31 Hemoglobin için 37°C'deki ayrılma eğrileri

Karbon Dioksit Taşınması

Hemoglobin O_2 taşınmasındaki rolüne ek olarak, CO_2'nin taşınmasına ve kanın tamponlanmasına da -yani, pH'daki zararlı değişiklikleri önlemeye- yardım eder. Solunum ya-

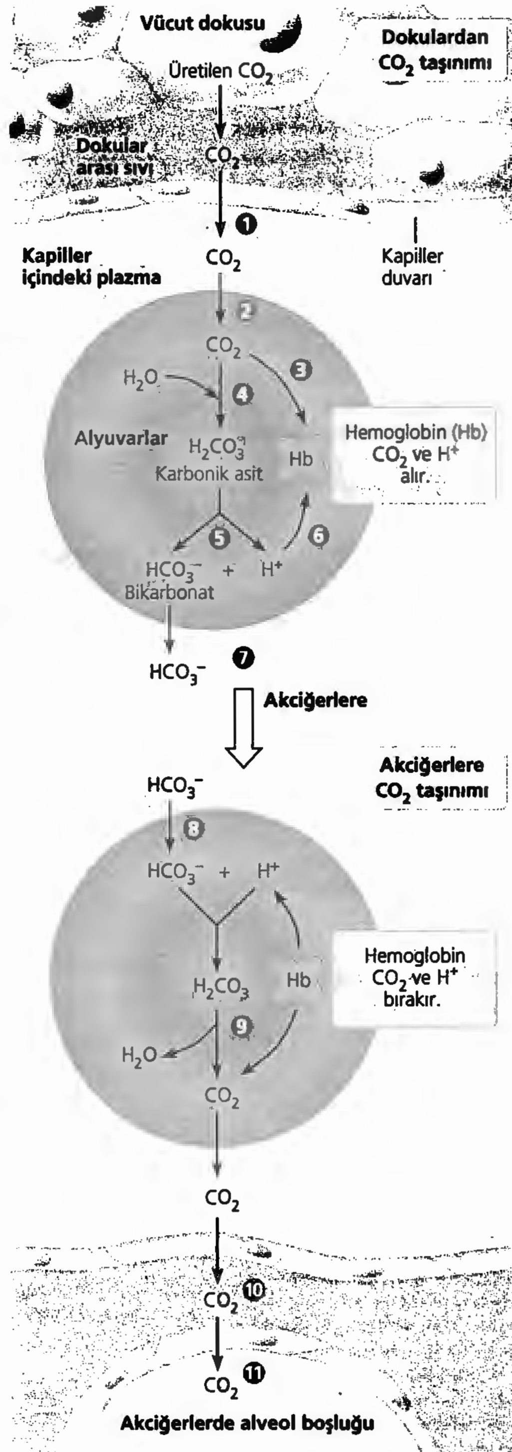
pan hücrelerden salınan CO_2'nin sadece yaklaşık % 7 kadarı kan plazmasında çözünmüş olarak taşınır. Kalanın % 23'ü, hemoglobin polipeptid zincirlerinin amino uçlarına bağlanır ve % 70 kadarı da kanda bikarbonat iyonları (HCO_3^-) şeklinde taşınır.

Şekil 42.32'de gösterildiği gibi, solunum yapan hücrelerden salınan karbon dioksit, kan plazmasına, daha sonra da alyuvarlara difüze olur. Burada, CO_2 suyla tepkimeye girerek (karbonik anhidraz enziminin katalizlemesi ile) H_2CO_3'ü oluşturur; karbonik asit daha sonra H^+ ve HCO_3^- iyonlarına ayrılır. H^+ iyonlarının çoğu hemoglobine ve diğer proteinlere bağlanarak, kan pH'sındaki değişikliği en aza indirger. HCO_3^-, plazmaya difüze olur.

Kan akciğerlerden akarken, CO_2'nin görece kısmi basınçları, karbon dioksitin kandan difüzyonunu destekler. CO_2, alveole difüze olunca, kandaki oranı azalır. Bu azalma, kimyasal dengeyi HCO_3^- iyonun CO_2'ye dönüştürülmesi yönünde kaydırır; ve daha fazla CO_2'nin alveole difüzyonunu sağlar. Sonuçta, P_{CO_2}'lerdeki farklılık, akciğerlerden kan geçişi sırasında P_{CO_2} de kabaca % 15'lik bir azalmaya yol açacak düzeydedir.

Dalan Memelilerde Solunum Adaptasyonları

EVRİM Hayvanlarda, normal solunum ortamları olmayan çevrelerde – örneğin, hava soluyan bir memelinin su altına dalması gibi- geçici olarak yaşayabilmek için farklı yetenekler gelişmiştir. Ancak, insanlar, hatta deneyimli dalgıçlar bile nefeslerini 2-3 dakikadan fazla tutamaz ya da 20 m den daha derine dalamazken, Antarktika'daki Weddell foku, alışılagelmiş olarak 200-500 m ye dalabilmekte ve orada 20 dakika (bazen bir saatten fazla) kalabilmektedir. (İnsanlar da su içinde aynı sürelerde kalabilmekte ancak bunu özel giysiler ve hava tanklarıyla yapabilmektedirler.) Bazı balinalar ve diğer bazı fok türleri, daha da şaşırtıcı dalışlar başarmaktadırlar. Deniz filleri, 1500 m ye -yaklaşık 1 mil- dalabilmekte ve o derinlikte 2 saat kalabilmektedir! Kayıt cihazı taşıyan bir deniz fili, denizde



1. Vücut dokuları tarafından üretilen CO_2 doku sıvısına ve plazmaya difüze olur.
2. CO_2'in % 90'ından fazlası alyuvarlara difüze olarak, sadece % 7'si çözünmüş olarak plazmada kalır.
3. Bir kısım CO_2 hemoglobin tarafından alınarak taşınır.
4. Ancak, CO_2'nin çoğu alyuvarlarda suyla, yine alyuvarlardaki karbonik anhidraz enziminin katalizlediği tepkimeye girerek, karbonik asit (H_2CO_3) oluşturur.
5. Karbonik asit, bikarbonat (HCO_3^-) ve H^+ iyonlarına ayrışır.
6. Hemoglobin, karbonik asitten gelen H^+ iyonlarının çoğunu bağlayarak, kanın asitleşmesini yani Bohr kaymasını engeller.
7. HCO_3^- iyonunun çoğu, kanla akciğerlere gitmek üzere plazmaya difüze olur.
8. Akciğerlerde, HCO_3^- plazmadan alyuvarlara difüze olur ve hemoglobinden ayrılan H+ iyonu ile birleşerek H_2CO_3 oluşturur.
9. Karbonik asit yeniden CO_2 ve suya dönüşür. CO_2 ayrıca hemoglobinden de serbest bırakılır.
10. CO_2, doku sıvısına ve plazmaya difüze olur.
11. CO_2, alveol boşluğuna, oradan da nefes vermeyle dışarı atılır. Plazmadaki CO_2 derişiminin azalması, yakın dokulardaki tepkimenin (Bkz. 4) tersi olan, H_2CO_3'ün alyuvarlarda CO_2 ve suya parçalanmasına yol açar (Bkz. 9).

▲ **Şekil 42.32 Kanda CO_2 taşınması.**

? *CO_2, kanda hangi üç formda taşınır?*

ANİMASYON ***BioFlix*** Gaz Alışverişi üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

40 gün süreyle sürekli olarak dalarak ve yüzeyde en fazla 6 dakika geçirerek kalabilmiştir. Hangi evrimsel adaptasyonlar, bu hayvanların söz konusu işleri gerçekleştirebilmelerine olanak sağlamıştır?

Dalan memelilerin suyun altında uzun süreler kalabilmelerini sağlayan bir adaptasyon, yüksek oranda O_2 depolayabilmeleridir. İnsanlarla karşılaştırıldığında Weddell foku, vücut kütlesinin her kilogramı için iki kat daha fazla O_2 depolamaktadır. Bizim toplam oksijenimizin % 36 kadarı akciğerlerimizde, % 51 kadarı da kanımızdadır. Buna zıt olarak, Weddell foku, oksijeninin sadece % 5'ini görece küçük olan akciğerlerinde tutmakta (belki bunu da batabilmek için dışarı vermekte), % 70'ini ise kanında depolamaktadır. Fokun kan miktarı da vücut kütlesinin kilogramı başına insanınkinin iki katıdır. Ayrıca, dalan memelilerin kaslarında yüksek miktarda, O_2 depolayan **miyoglobin** proteini bulunmaktadır. Weddell foku, oksijeninin % 25 kadarını kaslarında depolayabilmektedir; oysa bu değer, insanlar için sadece % 13'tür.

Dalan memeliler sadece O_2 depolamak için değil, onu az kullanacak adaptasyonlara da sahiptirler. Çok az kas gücü harcayarak yüzmekte, yukarı ve aşağıya doğru hareketlerini de özgül ağırlıklarını değiştirerek sağlamaktadırlar. Dalış sırasında kalp atış hızları ve O_2 kullanımları azalmaktadır. Bu sırada da, ayarlayıcı mekanizmalar kanın çoğunu beyne, omuriliğe, gözlere, adrenal bezlere ve gebe foklarda, plasentaya yönlendirmektedir. Kaslara kan akışı ya kısıtlanmış, ya da uzun dalışlarda tümüyle kapatılmıştır. Bir Weddell fokunun kasları, 20 dakikadan uzun süren dalışlarda miyoglobine bağlı oksijeni tüketmekte, gerekli ATP'yi daha sonra solunum yerine fermantasyonla sağlamaktadır (bakınız Bölüm 9).

Weddell foku ve havayla solunum yapan diğer dalan memelilerin bu alışılmadık yeteneklerinin, uzun süreli dalışlarda onların vücutlarına güç sağlaması, incelediğimiz organizmalardaki birbiriyle ilgili iki temayı sergilemektedir -çevresel zorluklara kısa dönemde fizyolojik düzenlemelerle cevap verme ve uzun dönemde ise doğal seçilimle karşı koyabilme.

KAVRAM KONTROLÜ 42.7

1. Dokulardaki ve alveol yakınındaki kapillerlerden O_2 ya da CO_2in içeri ya da dışarı difüze olmasını ne belirler? Açıklayınız.
2. Bohr kayması çok etkin dokulara O_2 taşınmasını nasıl sağlar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir doktor, çok hızlı soluyan bir hastaya bikarbonat (HCO_3^-) verebilir. Doktor, hastanın kan kimyası ile ilgili olarak nasıl bir öngörüde bulunmaktadır ?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

42 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 42.1

Dolaşım sistemleri, tüm vücutta alış veriş yüzeyleriyle hücreler arasında bağlantı kurar (s. 897-902)

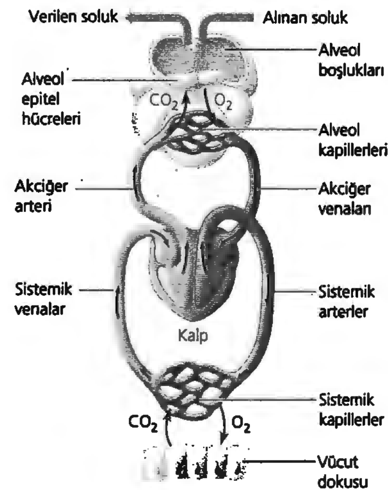
- Basit vücut yapı planına sahip olan hayvanlarda, gastrovasküler boşluklar, dış ortamla difüzyonla ulaşılabilen hücreler arasında alış verişe aracılık edebilir. Difüzyonun uzun mesafelerde yavaş olması nedeniyle, çoğu karmaşık yapıya sahip hayvanın, çevreyle alış verişi sağlayan organlara ve hücrelere sıvı ulaştıran dolaşım sistemleri bulunur. Eklembacaklılar ve çoğu yumuşakçanın **açık dolaşım sistemleri** vardır; açık dolaşım sistemlerinde **hemolenf** organları doğrudan yıkar. Omurgalılar ise **kapalı dolaşım sistemine** sahiptir; kapalı dolaşım sisteminde kan, pompalar ve damarlardan oluşmuş ağ içerisinde dolaşır.
- Omurgalıların kapalı dolaşım sistemi, kan, **kan damarları** ve iki ile dört odacıktan oluşmuş **kalpten** meydana gelmiştir. Kalbin **karıncığı** tarafından pompalanan kan, **arterlere** geçerek, buradan da kan ve doku sıvısı arasında kimyasal alış verişin yapıldığı **kılcal damarlara** ulaşır. **Toplardamarlar**, kanı kılcal damarlardan alıp bir **kulakçığa**, o da bir karıncığa iletir. Balıklar, vatozlar ve köpek balıkları, dolaşımlarında tek bir pompaya sahiptirler. Havayla solunum yapan omurgalılar, tek bir kalpte birleşmiş iki pompa içerir. Karıncık sayısı ve bölmeyle ayrılmasındaki farklılıklar, değişik çevre koşulları ve metabolik gereksinimlere olan adaptasyonları yansıtır.

? *Kapalı dolaşım sistemindeki sıvının akışı, aşılan mesafe, gidilen yön ve itici güce göre, hücreler ve çevreleri arasında molekülerin hareketi bakımından hangi yönden farklıdır?*

KAVRAM 42.2

Kalp kasılmasının eşgüdümlü döngüleri, memelilerdeki ikili dolaşımı yürütür (s. 902-904)

- Sağ karıncık, kanı; O_2 yüklediği ve CO_2 boşalttığı akciğerlere pompalar. Oksijence zengin kan, akciğerlerden kalbin sol kulakçığına gelerek, vücut dokularına sol karıncıktan pompalanır. Kanın kalbe dönüşü sağ kulakçıktan olur.



- Kalbin pompalaması ve kanla dolmasının oluşturduğu **kalp döngüsü**, sistol adı verilen bir kasılma ve **diyastol** denen bir gevşeme döneminden oluşur. Kalbin fonksiyonu, **nabız** (kalbin dakikadaki atış sayısı) ve **kalp debisi** (her karıncık tarafından dakikada pompalanan kan hacmi) ölçerek saptanabilir.
- Kalp atışlarının çıkış noktası, sağ kulakçıktaki **sinoatrial (SA) düğümdür** (peysmeyker). Uyarılar, geçici olarak geciktirilen **atrioventriküler (AV) düğüme** geçmeden önce, her iki kulakçığın da kasılmasını tetikler. Daha sonra His demetleri ve Purkinje lifleri boyunca iletilerek, karıncıkların kasılmaları sağlanır. Sinir sistemi, hormonlar ve vücut sıcaklığı, peysmeyker aktivitesini etkiler.

? *Arızalı bir kalp kapakçığının cerrahi yolla değiştirilmesi sonucunda, kalp işlevinde hangi değişiklikleri beklersiniz?*

KAVRAM 42.3

Kan basıncı ve kan akış tarzları, kan damarlarının yapısını ve düzenlenmesini yansıtır (s. 905-910)

- Kan damarlarının işlevlerine son derece uyumlu yapıları vardır. Kılcal damarların küçük çapları ve ince duvarları, alış verişi kolaylaştırır. Arterlerin kalın ve esnek duvarları, kan basıncını korur. Toplardamarların tek yönlü kapakçıkları, kanın kalbe dönüşünü kolaylaştırır.
- Sıvıların borular içindeki hareketini kontrol eden fizik kuralları, kan akışı ve basıncını da etkiler. Dolaşım sistemindeki kanın akış hızı değişiklik göstererek, çok geniş enine kesit yüzey alanına sahip olmaları nedeniyle kılcal damar yataklarında en düşük düzeydedir. Kan basıncı, kalp debisindeki değişiklikler ve arteriyollerin değişken kasılma özellikleri nedeniyle farklılıklar gösterir.
- Sıvı, kılcal damarlardan dışarı sızar ve **lenfatik sistem** tarafından kana geri döndürülür. Bu sistem, kapsam olarak ve düşük hidrostatik basınç altında sıvı akışını sağlayan mekanizması yönünden dolaşım sistemine paraleldir. Ayrıca, enfeksiyona karşı savaşta da yaşamsal role sahiptir.

? *Eğer elinizi başınızın üzerine koyarsanız, kolunuzdaki kan basıncı değişir mi? Açıklayınız.*

KAVRAM 42.4.

Kanı oluşturan elemanlar, alış verişte, taşımada ve savunmada işlev görür (s. 910-915)

- Tüm kan, **plazma** adı verilen sıvı bir ortamda asılı durumdaki hücreler ve hücre parçacıklarından (**platelet ya da trombosit**) oluşur. Plazma proteinleri, kan pH'sını, ozmotik basıncı ve akışkanlığı etkiler; proteinler, ayrıca yağ taşınması, bağışıklık (antikorlar) ve kan pıhtılaşmasında işlev görürler. **Alyuvarlar**, O_2 taşırlar. Kandaki yabancı maddelere ve mikroorganizmalara karşı savunma işlevi gören beş çeşit **akyuvar** vardır. Trombositler, plazma fibrinojenini fibrine dönüştüren çeşitli tepkime aşamaları sonucu kanın pıhtılaşmasında görev yaparlar.
- Bazı hastalıklar, dolaşım sisteminin işlevini bozar. Farklı yapıda bir **hemoglobin** oluşumuna yol açan **orak hücre anemisinde**, alyuvarların yapısı ve işlevi bozulduğundan, kılcal damarlarda tıkanmalar ve kanın O_2 taşıma kapasitesinde azalmalar oluşur. Kardiyovasküler hastalıkta, arterlerin iç duvarlarındaki yangı nedeniyle, sorunlu bölgelere yağ ve hücrelerin birikmesi sonucu, kalp ya da beyne zarar verecek yaşamsal öneme sahip tıkanmalar oluşabilir.

? *Bir enfeksiyon yokken, insan kanındaki hücrelerin yüzde kaçını akyuvarlar oluşturur?*

KAVRAM 42.5

Gaz alış verişi özelleşmiş solunum yüzeylerinden gerçekleşir (s. 915-920)

- Tüm **gaz alış veriş** bölgelerinde, gazlar, **kısmi basınçları** yüksek olan yerden alçağa doğru difüze olurlar. Havanın gazların alış verişine yardımcılığı, suya oranla daha fazladır; çünkü, havanın O_2 içeriği daha fazla, yoğunluğu ve akışkanlığı daha azdır. Solunum ortamının hava ya da su olduğuna bakılmaksızın, bir ortamla hayvan hücreleri arasında O_2 ve CO_2 difüzyonu olabilmesi için geniş ve nemli yüzeylere gereksinim vardır.
- Solunum yüzeylerinin organizasyonu ve yapısı, hayvan türleri arasında farklılık gösterir. Solungaçlar, dışarıya doğru kıvrımlar oluşturmuş vücut yüzeyleri olup su içerisinde gaz alış verişi için özelleşmişlerdir. Balıklardakiler de dahil olmak üzere, bazı solungaçlardaki gaz alış verişinin etkinliği, kanla su arasındaki **ventilasyon** ve **ters akım alış veriş sistemi** ile artırılır. Böceklerdeki gaz alış verişi, vücuda yayılmış, hücrelere doğrudan O_2 taşıyan, ince dallanmış tüplerden oluşan **trake sistemine** dayanır. Örümcekler, karasal salyangozlar ve çoğu karasal omurgalı, içte yer alan **akciğerlere** sahiptir. Memelilerde, hava burun deliklerinden alınır, farinksten geçerek, nefes borusu, **bronşlar**, **bronşioller** yoluyla gaz alış verişinin gerçekleştiği son çıkmaz nokta olan **alveollere** gelir.

? *Bir hayvanın gaz alış verişi yoluyla karbon dioksiti uzaklaştırabilmesinde yüksekliğin neden hemen hiçbir etkisi yoktur?*

KAVRAM 42.6

Solunum akciğerlerin havalanmasını sağlar (s. 920-922)

- Solunum mekanizmaları, omurgalılar arasında önemli farklılıklar gösterir. Bir amfibi, akciğerlerini, havayı nefes borusundan içeri basınçla iten **pozitif basınçlı solunum** ile havalandırır. Kuşlar, havanın akciğerlerden sadece tek yönde akmasını sağlayan körük benzeri hava keselerini kullanırlar. Her soluk verme, akciğerlerdeki havayı tümüyle yeniler. Memeliler, akciğerlerini, havayı içeri emen **negatif basınçlı solunum** ile havalandırır. Kaburga kasları ve **diyafram** kasılınca, akciğer hacmi genişler. İçeri giren ve çıkan hava birbirine karışarak, ventilasyon (havalandırma) verimini azaltır.
- İnsan beyninin pons ve medulla oblongata kısmındaki kontrol merkezleri, solunumun hızını ve derinliğini ayarlar. Algılayıcılar, beyin-omurilik sıvısının pH'sını (kandaki CO_2 derişimini yansıtır) algılar, ve medulla, metabolik gereksinimleri karşılayacak şekilde solunum hızını ve derinliğini ayarlar. Solunum üzerindeki ikinci kontrol, aort ve karotid arterlerin bünyesinde yer alıp O_2 ve CO_2 düzeylerini izleyen (kan pH'sı yoluyla) algılayıcılar tarafından gerçekleştirilir.

? *Tidal volümün, nefes alma sırasında vücuda giren temiz hava hacminden farkı nedir?*

KAVRAM 42.7

Gaz alış verişiyle ilgili adaptasyonlar arasında gazları bağlayıp taşıyan pigmentler yer alır (s. 923-926)

- Akciğerlerde, kısmi basınç farklılıkları, O_2'nin kana, CO_2'nin de kandan dışarıya difüzyonunu sağlar. Vücudun diğer kısımlarında, bunun tam tersi olur. **Solunum pigmentleri**, kanın ya da hemolenfin taşıyabileceği O_2 oranını önemli ölçüde artırır. Birçok eklembacaklı ve yumuşakçada, bakır taşıyan hemolenf bulunur; omurgalılarda ve birçok omurgasızda hemoglobin vardır. Hemoglobin ayrıca, CO_2 taşınmasında ve kanın tamponlanmasında da görev üstlenmiştir.

Bağışıklık Sistemi



▲ **Şekil 43.1 Bir hayvanın bağışıklık hücreleri yabancı hücreleri nasıl tanır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

43.1 Doğal bağışıklıkta tanıma ve verilen tepki, patojen gruplarının ortak özelliklerine dayanmaktadır

43.2 Sonradan kazanılan bağışıklıkta, reseptörler patojene özgü tanımayı sağlarlar

43.3 Sonradan kazanılan bağışıklık, vücut sıvılarının ve vücut hücrelerinin enfeksiyonlarına karşı savunma yapar

43.4 Bağışıklık sistemi işlevindeki aksamalar, hastalıkların ortaya çıkmasına ya da şiddetlenmesine yol açabilir

GENEL BAKIŞ

Tanıma ve Tepki

Patojenler, yani hastalık oluşturucu etkenler, geniş bir hayvan kitlesini enfekte eder. Bir hayvanın iç ortamı, bir virüs, bakteri, fungus ya da başka bir patojen için hemen hemen ideal bir yaşam alanıdır. Hayvan vücudu, hazır besin maddelerini, üreme ve gelişme için korunaklı bir ortamı ve yeni ortamlara taşınma olanaklarını sunar. Biz, bir nezle ya da grip virüsü açısından kusursuz ev sahipleriyiz. Bizim açımızdan ise her şey o denli harika değildir. Neyse ki, evrimsel süreçte hayvanları istilacılara karşı koruyan adaptasyonlar gelişmiştir.

Çoğu hayvanın vücut sıvılarında ve dokularında bulunan görevli bağışıklık hücreleri, özgül olarak patojenlerle karşılaşıp onları yok etmektedir. **Şekil 43.1**'de gösterildiği gibi (renklendirilmiş taramalı elektron mikrografı), makrofaj olarak adlandırılan bir bağışıklık hücresi (mavi), bir maya hücresini (yeşil) içine alabilir. Enfeksiyona karşı ek tepkiler birçok şekilde olabilmektedir; bunlar arasında bakteri zarlarını delmek ya da virüslerin vücut hücrelerine girişlerinin engellenmesi gibi yöntemler bulunmaktadır. Bunlar ve diğer savunmalar, **bağışıklık sistemini** oluşturur; bu sistem, hayvanın çoğu enfeksiyonu engellemesine ya da sınırlamasına olanak tanır. Bir yabancı molekülün ya da hücrenin bağışıklık tepkisi ortaya çıkarması için mutlaka patojen olması gerekli değildir; ancak biz burada bağışıklık sisteminin patojenlere karşı savunmadaki rolü üzerinde odaklanacağız.

Tüm hayvanlar, doğuştan gelen **doğal bağışıklığa** sahiptir; bu, bir enfeksiyon durumunda hemen aktif duruma geçen savunmadır ve daha önce patojenle karşılaşıp karşılaşmama onu etkilemez. Doğal bağışıklık içerisinde, mikropların içeriye girmelerine karşı önemli engel oluşturan deri ya da kabuk gibi dış vücut örtüleri de yer alır. Tüm vücut yüzeyindeki açıklıkları kapatmak, gaz alış verişi, beslenme ve çoğalma faaliyetleri gibi nedenlerle olanaksızdır. Mikropları yakalayan ya da öldüren kimyasal salgılar vücut giriş ve çıkış bölgelerini korumaktadır; diğer taraftan sindirim sistemi ve solunum siteminin astarları ile diğer alış veriş yüzeyleri, enfeksiyona karşı ilave engeller oluşturmaktadır.

Eğer bir patojen savunma engellerini aşarak vücuda girecek olursa, bu saldırının nasıl savuşturulacağı önemli ölçüde farklılık gösterir. Vücut sıvıları ve dokularının içine yerleşmiş olan bu istilacı artık dışarıya ait değildir. Bir hayvanın bağışıklık sisteminin enfeksiyonlarla savaşabilmesi için vücut içindeki yabancı cisimleri ve hücreleri fark etmesi gereklidir. Diğer bir deyişle, gerektiği gibi çalışan bir bağışıklık sistemi, kendinden olanla olmayanı ayırt edebilmelidir. Kendinden olmayanı belirlemek, *moleküler tanımayla* başarılabilir; moleküler tanıma olayında reseptör molekülleri, yabancı hücrelerin ya da virüslerin moleküllerine özgül olarak bağlanır.

Doğal bağışıklıkta, önceden belirlenmiş bir reseptör protein grubu, hayvan vücudunda bulunmayan, ancak bazı virüsler, bakteriler ya da diğer mikroplarda yaygın olarak rastlanan molekül ya da yapılara bağlanmaktadır. Doğal bağışıklık molekülünün yabancı bir moleküle bağlanması, iç savunma sistemlerini harekete geçirmekte ve patojenlere karşı geniş çapta bir tepki oluşmasına yol açmaktadır.

Moleküler tanımanın farklı bir tipi, **kazanılmış bağışıklığın** temelini oluşturur; bu savunma şekli, sadece omurgalılarda bulunur. Bu tip bağışıklığa sahip hayvanlar, her biri belirli bir patojenin belirli bir molekülünün özel bir bölümünü tanıyabilen geniş bir reseptör yelpazesi meydana getirir. Sonuç olarak, kazanılmış bağışıklıkta tanıma ve tepki son derece özgül bir şekilde gerçekleşir.

Edinilmiş bağışık cevap olarak da bilinen kazanılmış bağışık tepki, doğal bağışıklıktan sonra harekete geçirilir ve daha



▲ **Şekil 43.2 Hayvan bağışıklığına genel bir bakış.** Hayvanlardaki bağışık cevaplar doğal ve sonradan kazanılmış olarak ayrılırlar. Doğal bağışıklığın bazı elemanları, kazanılmış bağışık savunmaya katkıda bulunur.

yavaş gelişir. *Edinilmiş* ve *kazanılmış* terimleri, bu bağışıklık tepkisinin enfeksiyon oluşturan patojene önceden maruz kalmayla geliştirildiğini yansıtmaktadır. Kazanılmış tepkilere örnek olarak, bakteriyel toksini inaktif eden proteinlerin sentezi ve virüsle enfekte olmuş vücut hücrelerinin hedeflenmiş yok edilişleri verilebilir.

Şekil 43.2, doğal ve kazanılmış bağışıklıklara genel bir bakışı sergilemektedir. Bu bölümde, her tip bağışıklığın hayvanları hastalıklardan nasıl koruduğunu öğreneceksiniz. Buna ek olarak, patojenlerin bağışıklık sistemini nasıl atlattığını ya da yok ettiğini de inceleyecek ve bağışıklık sistemindeki kusurların bir hayvanın yaşamını nasıl tehlikeye attığını göreceksiniz.

KAVRAM **43.1**

Doğal bağışıklıkta tanıma ve verilen tepki, patojen gruplarının ortak özelliklerine dayanmaktadır

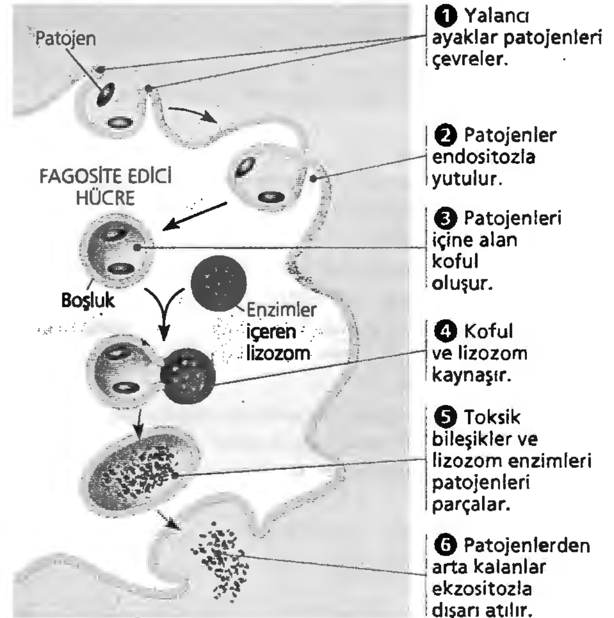
Doğal bağışıklık, tüm hayvanlarda (bitkilerde de) bulunur. Doğal bağışıklığı incelemeye, enfeksiyonla savaşı sadece bu tip bağışıklıkla yapan omurgasızlarla başlayacağız. Daha sonra, omurgalılara döneceğiz; omurgalılardaki doğal bağışıklık, hem enfeksiyona karşı ani savunma yapar hem de kazanılmış bağışıklık savunması için bir temel oluşturur.

Omurgasızlarda Doğal Bağışıklık

Böceklerin, çok çeşitli mikroplarla dolu olan karasal ve sucul yaşam ortamlarındaki büyük başarıları, omurgasız doğal bağışıklığının etkisini ortaya koymaktadır. Bu her iki ortamda da böcekler, enfeksiyona karşı ilk savunma hattını oluşturan dış iskeletlerine güvenirler. Büyük ölçüde bir polisakkarit olan kitinden oluşmuş dış iskelet, çoğu patojene karşı etkili bir engel oluşturur. Kitin kökenli diğer bir bariyer aynı zamanda böceklerin bağırsaklarında bulunmaktadır; bu bariyer, yenen yiyeceklerle alınan birçok patojenin enfeksiyonunu engeller. Bakteri hücre duvarlarını parçalayan bir enzim olan **lizozim** de böcek bağırsaklarını koruyan diğer bir unsurdur.

Bir böceğin savunma hatlarını aşan patojen, bazı iç bağışıklık engelleriyle karşılaşır. Böceğin dolaşım sıvısı olan hemolenfte, *hemosit* olarak adlandırılan bağışıklık hücreleri bulunur. Bazı hemositler, **fagositoz** denen bir savunma olayını gerçekleştirirler; fagositoz, bir hücresel sindirim olayı olup bakteriler ve diğer yabancı maddeler bu olayla sindirilebilir (**Şekil 43.3**). Diğer hemositler, patojenleri öldüren ve *Plasmodium* gibi büyük parazitlerin yakalanmasına yardım eden kimyasalların üretilmesini tetikler; *Plasmodium*, sivrisineklerde parazit olup sıtmaya yol açar. Ayrıca hemolenfteki patojenlerle karşılaşmak, hemositlerin ve diğer bazı hücrelerin *antimikrobiyal peptidler* salgılamalarına yol açar; bunlar, kısa zincirli amino asitlerdir. Bu peptidler, bir böceğin vücudunda dolaşarak bakteri ya da fungusları, plazma zarlarını parçalamak suretiyle öldürür ya da etkisiz kılarlar (**Şekil 43.4**).

Böceklerin bağışıklık hücreleri, bakteri ya da fungusların sadece dış tabakalarında yer alan moleküllere bağlanırlar. Fungus hücre duvarları belirli ve özgün polisakkaritler içerirken, bakteri hücre duvarlarında şeker ve amino asit karışımından oluşan ve hayvan hücrelerinde bulunmayan poli-



▲ **Şekil 43.3 Fagositoz.** Şekil 43.3 Fagositoz. Bu şema, bir mikrobun tipik bir fagositik hücre tarafından içeri alınıp parçalanmasını göstermektedir.



▲ **Şekil 43.4 Uyarılabilir bir doğal bağışıklık cevabı .** Bu meyve sineklerinin, doğal bağışıklık cevapları etkinleştiğinde, yeşil flüoresan proteininin (GFP) ifade edilmesi için genleri düzenlenmiştir. Yukandaki sineğe bakteri enjekte edilmiştir; alttaki sineğe bir işlem uygulanmamıştır. Sadece enfekte sinek, mikroplara karşı peptid genlerini etkinleştireceğinden, GFP üretilecek ve flüoresan ışık altında parlak yeşil renkli görülecektir.

merler yer alır. Bu tip makromoleküller, patojenin kimliğinin belirlenmesinde rol oynar. Böcek bağışıklık hücreleri özel tanıma proteinleri salgılayarak, her birinin bir fungus ya da geniş bakteri gruplarına özgü makromoleküllere bağlanmasını sağlar.

Doğal bağışıklık tepkileri, değişik patojen grupları için farklılık gösterir. Örneğin, bir fungus olan *Neurospora crassa*; bir meyve sineğini enfekte ettiğinde, fungus hücre duvarının parçaları bir tanıma proteinine bağlanır. Bu yapı beraberce, hemositlerin üzerinde bulunan reseptör Toll proteinini aktifleştirir. Toll reseptöründen çıkan sinyalin hücrenin çekirdeğine iletilmesi, fungusa karşı bir dizi antimikrobiyal peptidin üretilmesine yol açar. Eğer sinek, *Micrococcus luteus* bakterisi tarafından enfekte edilmişse, bu kez farklı bir tanıma proteini aktifleştirilir ve sinek, *M. luteus* ve ilişkili birçok bakteriye karşı etkili olan bir dizi antimikrobiyal farklı peptidi üretir.

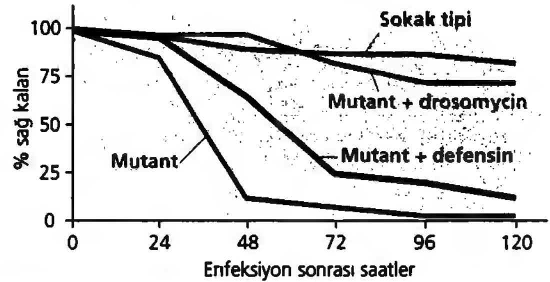
Meyve sinekleri tek bir enfeksiyona cevap olarak birbirinden farklı çok miktarda antimikrobiyal peptid salgıladığından, herhangi bir peptidin aktivitesini çalışmak oldukça zordur. Bu soruna çözüm sağlamak için, Bruno Lemaitre ve arkadaşları, sinek bağışıklık sistemini yeniden programlayacak modern genetik teknikler kullanmışlardır (**Şekil 43.5**). Sineğin vücudundaki tek bir tip antimikrobiyal peptid sentezinin, etkin bir bağışık savunma sağlayabildiğini göstermişlerdir. Ayrıca onlar, belirli antimikrobiyal peptidlerin, farklı patojen çeşitlerine karşı koyduğunu göstermiştir.

▼ **Şekil 43.5** **SORGULAMA**

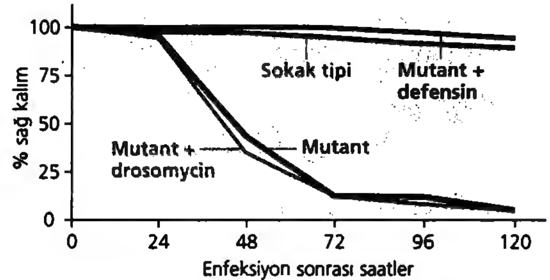
Tek bir antimikrobiyal peptid, meyve sineklerini enfeksiyona karşı korur mu?

DENEY 2002 yılında, Fransa'da Bruno Lemaitre ve arkadaşları, tek bir antimikrobiyal peptidin işlevini test etmek üzere yeni bir araştırma düşündüler. Patojenleri tanıyan, ancak normalde doğal bağışıklığı tetiklemesi gereken uyanları çalışmayan mutant bir meyve sineği ırkı ile işe başladılar. Sonuçta, mutant sinekler antimikrobiyal peptid oluşturmadılar. Araştırıcılar daha sonra, bazı mutant sineklerin genetiğini değiştirerek, drosomycin ya da defensin adlı tek bir peptidin yüksek oranda sentezlenmesini sağladılar. Bazı sinekleri *Neurospora crassa* fungusu ile enfekte eden araştırıcılar, beş günlük izleme sonundaki sağ kalma oranını saptadılar. Daha sonra, enfekte etme sürecini bir de *Micrococcus luteus* bakterisi ile denediler.

BULGULAR



***N. crassa* fungusu ile enfeksiyondan sonra sağ kalan meyve sinekleri**



***M. luteus* bakterisi ile enfeksiyondan sonra sağ kalan meyve sinekleri**

SONUÇ İki antimikrobiyal peptidin her biri, koruyucu bir bağışık tepki oluşturmuştur. Ayrıca, farklı peptidler farklı patojenlere karşı etkili olmuştur. Drosomycin, *N. crassa*'ya karşı, defensin ise *M. luteus*'a karşı etkilidir.

KAYNAK P. Tzou, J. Reichart, and B. Lemaitre, Constitutive expression of a single antimicrobial peptide can restore wild-type resistance to infection in immunodeficient *Drosophila* mutants, *Proceedings of the National Academy of Scinces USA* 99: 2152-2157 (2002).

EĞER ÖYLE İSE? Belli bir antimikrobiyal peptid, böyle bir deneyde etkili olmasaydı, yine de sineklere yararlı olabilir miydi?

Omurgalılarda Doğal Bağışıklık

Omurgalılarda, sonradan kazanılmış bağışıklık, daha önceden varolan doğal bağışıklıkla birlikte çalışır. Yakın zamanlardaki omurgalı doğal bağışıklığı üzerindeki buluşların çoğu, fareler ve insanlar üzerinde yapılan çalışmalardan ortaya çıktığından burada memeliler üzerinde yoğunlaşacağız. Omurgasızlarda rastlanan doğal savunma tipleriyle benzer olanları göz önüne alacak olursak, bunlar arasında bariyer şeklindeki savunmaları, fagositozu ve antimikrobiyal peptidleri sayabiliriz. Biz, ayrıca, doğal katil hücreler, interferonlar ve yangısal tepki gibi omurgalı doğal bağışıklığının bazı özgün yönlerini de inceleyeceğiz.

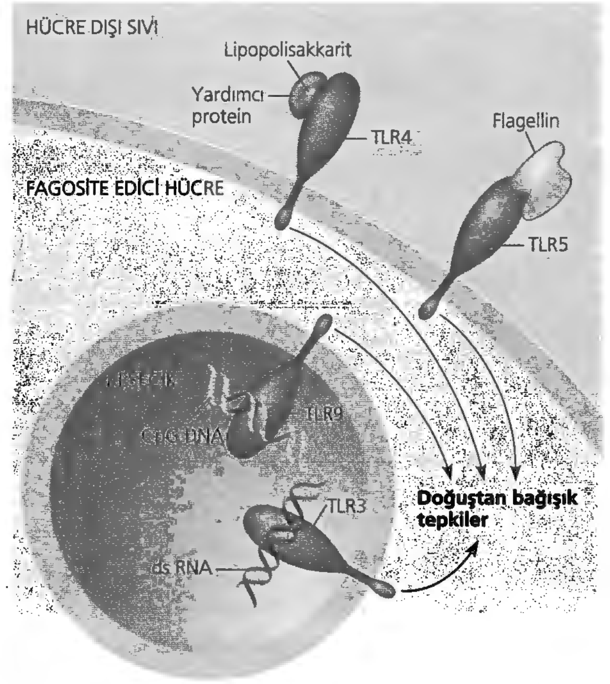
Engel Oluşturan Savunma

Memelilerde, epitel doku çoğu patojenin girişini engeller. Bu engelleyici savunmada sadece deri değil, sindirim, solunum, idrar ve üreme yollarını astarlayan müköz zarlar da rol oynamaktadır. Müköz zarların belirli hücreleri, mikroorganizmaları ve diğer partikülleri yakalayan *mukus* denen kıvamlı bir sıvı salgılarlar. Nefes borusundaki silli epitel hücreleri, mukusu ve mukusta yakalanmış mikropları yukarı doğru süpürerek akciğerleri enfeksiyondan korumaya yardım eder. Tükürük, gözyaşı ve dışarıya açık olan çeşitli epitelleri yıkayan mukus salgılar, yıkama işlemiyle fungus ve bakterilerin yerleşmesini engellerler.

Vücut salgılarının mikrop girişini fiziksel olarak engelleme işlevlerinin yanı sıra, çoğu mikroorganizma için düşman bir ortam oluşturmaları da söz konusudur. Tükürük, gözyaşı ve müköz salgılardaki lizozim, gözlerin çevresindeki ve üst solunum yollarındaki açıklıklardan girecek duyarlı mikropların hücre duvarlarını parçalar. Sudaki, besin içerisindeki ve yutulan mukustaki mikroplar, midenin asit ortamıyla da mücadele etmelidir; midenin asidik ortamı onların çoğunu daha bağırsaklara geçmeden önce öldürür. Benzer şekilde, yağ ve ter bezlerinden gelen salgılar, insan derisine pH'sı 3-5 aralığında değişen bir asitlik kazandırmaktadır; bu asitlik düzeyi, çoğu bakterinin üremesini önlemek için yeterlidir.

Hücresel Doğal Savunmalar

Memeli vücuduna giren patojenler, fagositozla karşı karşıyadır. Fagositoz yapan hücreler, böceklerdeki Toll reseptörlerine çok benzeyen bazı reseptör tiplerinin yardımıyla fungus ya da bakteri elemanlarını fark ederler. Her memeli **Toll-benzeri reseptör(TLR),** bir dizi patojen için tipik olan molekül parçacıklarına bağlanır (**Şekil 43.6**). Örneğin, endositozla oluşmuş keseciklerin iç yüzeyindeki TLR3, bazı virüsler için karakteristik bir nükleik asit olan çift zincirli RNA'nın reseptörüdür. Benzer şekilde, bağışıklık hücre plazma zarlarında bulunan TLR4, birçok bakterinin yüzeyinde bulunan bir molekül olan lipopolisakkariti tanımaktadır; ve TLR5, bakteri kamçısının temel proteini olan flagellini tanır. Tanınan makromolekül, her durumda, normal olarak omurgalı vücudunda bulunmaz ve belirli bazı grup patojenlerin elzem bileşenlerindendir.



▲ **Şekil 43.6 TLR sinyalleri.** Her memeli Toll-benzeri reseptörü (TLR), bir grup patojen için karakteristik olan moleküler yapıyı tanır. Lipopolisakkarit, flagellin, CpG DNA (metillenmemiş CG dizileri içeren DNA) ve çift zincirli (ds) RNA, bakteri fungus ve bakterilerde bulunurken, hayvan hücrelerinde yer almamaktadır. Diğer tanıma ve cevap verme faktörleriyle birlikte, TLR proteinleri vücut içi doğal bağışıklık savunmalarını tetikler.

? *Bazı TLR proteinleri hücre yüzeyindeyken, bazıları kesecikler içindedir. Bu dağılımın hangi yararı sağladığını tartışınız.*

Bir fagositoz yapan hücre, istilacı patojenler fark edildikten sonra, onları içindeki bir kofula alarak hapseder. Bu koful, daha sonra bir lizozomla kaynaşarak (bakınız Şekil 43.3), istilacıların iki şekilde yıkılmasına yol açar. Birincisinde lizozomda üretilen gazlar, yutulmuş olan patojenleri öldürür. İkincisinde ise lizozim ve lizozomdaki diğer enzimler, patojenlerin bileşenlerini parçalarlar.

Memeli vücudunda fagositoz yapan iki ana tip hücre, nötrofiller ve makrofajlardır. Kanda dolaşan **nötrofiller,** enfekte dokularda oluşan uyarıları algılayarak, enfeksiyon oluşturan patojenleri yutarak yok eder. **Makrofajlar** ("büyük yiyiciler"), Şekil 43.1'de gösterildiği gibi, fagositoz yapan daha büyük hücrelerdir. Bazıları tüm vücutta dolaşırlar, bazıları ise patojenlerle savaşmak üzere organ ve dokularda sürekli kalırlar. Örneğin, bazı makrofajlar dalakta yerleşmiştir ve dalakta, kandaki patojenler yakalanır.

Fagositoz yapan diğer iki tip hücre -dendritik hücreler ve eozinofiller-, doğal bağışıklıkta ek işlevler görürler. **Dendritik hücreler**, çoğunlukla deri gibi dış ortamla temasta olan dokularda bulunurlar. Onlar, ileride kısaca inceleyeceğimiz gibi, karşılaşıp fagosite ettikleri patojenlere karşı kazanılmış

bağışıklığın oluşmasını uyarırlar. Çoğunlukla müköz yüzeylerin altında yer alan *eozinofiller*, daha düşük fagositik aktiviteye sahip olmalarına karşın, parazitik solucanlar gibi çok hücreli istilacılara karşı savunmada önemlidirler. Bu tip parazitlerle karşılaştıklarında, parçalayıcı enzimler salarlar.

Omurgalılardaki hücresel doğal savunmalar, aynı zamanda, **doğal katil hücreleri** de içerir. Bu hücreler vücutta dolaşarak, virüsle enfekte olmuş ya da kanserleşmiş hücrelerin yüzey proteinlerindeki tipik anormal dizilimi fark ederler. Katil hücreler, bozulmuş hücreleri fagosite etmez, onun yerine hücreleri öldürecek kimyasallar salgılayarak, virüslerin ya da kanserin yayılmasını engellerler.

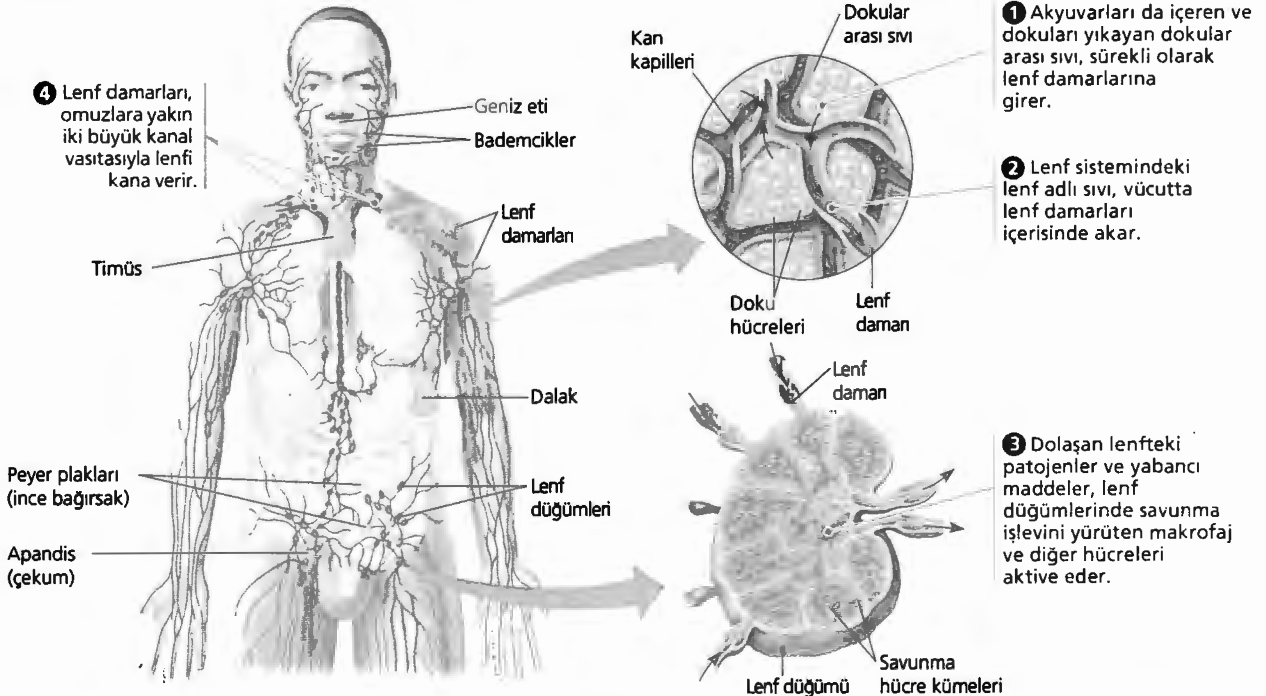
Omurgalılardaki hücresel birçok doğal savunma içinde, lenf adlı sıvıyı vücutta dolaştıran lenfatik sistem de yer alır (**Şekil 43.7**). Lenf düğümleri olarak adlandırılan yapılara yerleşmiş olarak bulunan bazı makrofajlar, doku sıvısından lenfe geçmiş olan patojenleri fagosite ederler. Dendritik hücreler lenf sisteminin dışında bulunur; fakat, patojenlerle karşılaştıklarında lenf düğümlerine göç ederler. Lenf düğümleri içerisinde, diğer bağışıklık hücreleri ile iletişime geçerek kazanılmış bağışıklığı uyarırlar.

Antimikrobiyal Peptidler ve Proteinler

Memelilerde patojenin tanınması, patojenlere saldıran ya da onların üremelerini durduran çeşitli peptid ve proteinlerin üretimini tetikler. Bu savunma moleküllerinin işlevi, böceklerin antimikrobiyal peptidleri gibi, hücre zarının yapısını bozma yoluyla olmaktadır. İnterferon ve kompleman proteinlerin de içinde bulunduğu diğerleri, sadece omurgalı bağışıklık sistemine özgüdür.

İnterferonlar, virüs enfeksiyonlarına karşı koyarak doğal savunma sağlayan proteinlerdir. Virüsle enfekte olmuş vücut hücreleri, interferon salgılar, interferonlar, enfekte olmamış komşu hücrelerin, virüslerin çoğalmasını inhibe eden maddeler üretmesini teşvik ederler. Bu yolla, interferonlar virüslerin hücreden hücreye yayılmalarını engelleyerek, nezle ya da grip gibi enfeksiyonları sınırlarlar. Bazı akyuvarlar, makrofajları aktive etmeye yardım eden farklı tipte interferon salgılayarak, onların fagositoz yapma yeteneklerini güçlendirir. İlaç firmaları artık, hepatit C gibi bazı virüs enfeksiyonlarını tedavi etmek amacıyla rekombinant DNA teknolojisini kullanarak interferonların seri üretimini gerçekleştirmektedir.

Enfeksiyonla savaşan **kompleman sistem**, kan plazmasındaki yaklaşık 30 proteinden oluşur. Bu proteinler, kanda dolaşırken inaktif durumdadırlar ve çoğu mikrobun yüzeyindeki maddeler tarafından aktive edilirler. Aktivasyon, içeriye sızan yabancı hücrelerin parçalanmasına (lizis) yol açabilen bir dizi zincirleme biyokimyasal reaksiyonla gerçekleşir. Kompleman sistem aynı zamanda, bir sonraki konumuz olan yangısal tepkide de işlev gördüğü gibi, ilerdeki bölümlerde tartışılacak olan kazanılmış savunmalarda da görev almaktadır.



▲ **Şekil 43.7 İnsan lenf sistemi.** Lenf sistemi, lenfin içinden aktığı lenf damarları (yeşil renkte gösterilmiş) ve yabancı maddeleri yakalayan yapılardan oluşur. Bu yapılar, lenf düğümleri (turuncu) ve lenfoid organlardır (sarı): adenoidler (geniz eti), tonsiller (bademcik), dalak, Peyer plakları ve apandistir. 1-4. basamaklar, lenf akışını göstermekte ve kazanılmış bağışıklıkta lenf düğümlerinin oynadığı kritik rolü belirtmektedir. (Lenf ve dolaşım sistemleri arasındaki ilişkinin tanımı için s. 909'a bakınız.)

Yangısal Tepki

Elinize batmış bir kıymığın sizi uyaran ağrısı ve şişkinliği, bölgesel bir **yangısal tepki** sonucu olup yaralanma ya da enfeksiyonlarda salınan uyarıcı moleküllerin oluşturduğu değişikliklerdir **(Şekil 43.8).** Önemli bir yangısal tepki sinyal molekülü **histamin**dir; histamin, bağ dokusunda bulunan **mast hücrelerinin** granüllerinde (keseciklerinde) depolanır. Yaralanma bölgelerinde salınan histamin, çevredeki kan damarlarının genişlemesine ve daha geçirgen olmasına yol açar. Aktive edilen nötrofiller ve makrofajlar, bağışık cevabın artmasını sağlayan sinyal molekülleri olan **sitokinleri** salarlar. Bu sitokinler, yara ya da enfeksiyon bölgesine kan akışını teşvik eder. Bölgesel olarak kan akışının artması, yangılardaki tipik kızarıklığa ve deri sıcaklığında yükselmeye neden olur (Latince *inflammare*, yakmak). Kanla fazla dolmuş durumdaki kılcal damarlar, yakın dokulara sıvı sızdırır ve şişmeye yol açar.

Yangı sırasında sinyalleşmeler ve tepkiler, bölgede bazı değişikliklere yol açar. Aktifleşmiş kompleman proteinleri, daha çok histamin salınmasına yol açarak, daha fazla sayıda fagositik hücrenin yaralanmış dokuya girmesini sağlarlar (bakınız Şekil 43.8) ve böylece ilave fagositoz olayları gerçekleşir. Aynı zamanda, dokuda artmış olan kan dolaşımı, bölgeye antimikrobiyal peptidlerin gelmesine yardım eder. Sonuçta akyuvarlar, ölü patojenler ve yaralı dokunun hücre kalıntıları bakımından zengin bir sıvı olan *irin*, yara bölgesinde birikir.

Küçük bir yaralanma ya da enfeksiyon, bölgesel yangıya yol açar; ancak ciddi doku yaralanmaları ya da enfeksiyonlarda sistemik bir tepki (tüm vücutta olan) görülür. Yaralı ya da enfekte olmuş doku hücreleri, çoğunlukla, kemik iliğinden ilave nötrofillerin salınmasını uyaran molekülleri salgılarlar. Menenjit ya da apandisit gibi önemli enfeksiyonlarda, kandaki akyuvar sayısı birkaç saat içinde birkaç katına çıkabilir.

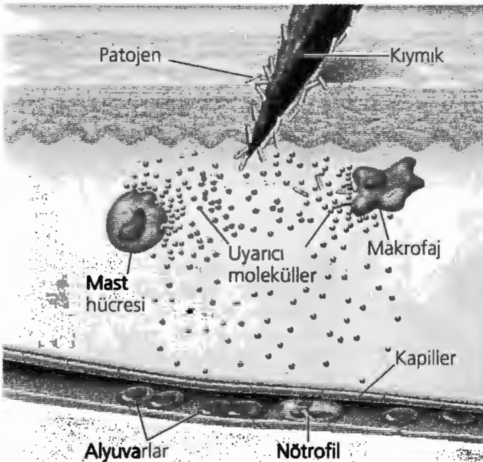
Diğer bir sistemik yangısal tepki, ateştir. Bazı patojenlere karşı aktive edilmiş makrofajların salgıladığı maddeler, vücudun termostatını daha yüksek bir sıcaklığa ayarlar (bakınız Bölüm 40). Çıkan ateşin yararları, halen tartışma konusu olmayı sürdürmektedir. İleri sürülen görüşlerden biri, yükselen vücut sıcaklığının fagositozu artırabileceği ve kimyasal reaksiyonların hızlanmasının doku tamirini hızlandıracağı şeklindedir.

Bazı bakteriyel enfeksiyonlar, sistemik aşırı yangısal tepkilere yol açarak, *septik şok* adı verilen ve yaşamı tehlikeye sokan durumlara neden olabilmektedir. Çok yüksek ateş, düşük kan basıncı ve kılcallarda zayıf kan akışı olması gibi belirtileri olan bu durum, çok yaşlılarda ve çok gençlerde sıklıkla görülmektedir. Vakaların üçte birinde ölümle sonuçlanan bu durum, sadece Amerika Birleşik Devletleri'nde her yıl 90.000'den fazla kişinin ölümüne yol açmaktadır.

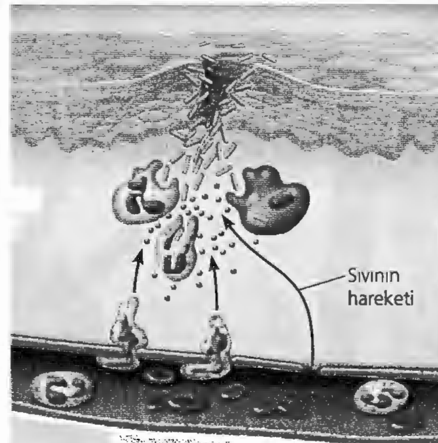
Kronik (süregelen) yangı da insan sağlığını tehdit edebilir. Örneğin dünya çapında milyonlarca insan, Crohn hastalığı ve ülserli kolitten muzdariptir; çoğunlukla bireyleri güçsüz bırakan bu hastalıklarda kontrol edilemeyen yangısal tepki, bağırsak fonksiyonlarını bozmaktadır.

Patojenlerin Doğal Bağışıklıktan Kaçınmaları

Bazı patojenlerde ortaya çıkmış olan bazı adaptasyonlar onlara, fagositoz yapan hücreler tarafından parçalanma olayından kurtulma yeteneği vermiştir. Örneğin, bazı bakterilerin dışındaki kapsül, onları moleküler tanınmadan ve fagositozdan korumaktadır. Bu tip bakterilerden olan *Streptococcus pneumoniae*, genetik bilgiyi DNA'nın taşıyabildiğini ortaya koyan buluşta (bakınız Şekil 16.2) çok önemli rol oynamıştır. Konakçı hücre tarafından fagosite edilen bazı bakteriler, lizozom içinde parçalanmaya direnmektedir. Bunlara örnek,



❶ Yaralanma bölgesinde, mast hücreleri histaminleri, makrofajlar da sitokinleri salgılarlar. Bu uyarıcı moleküller, çevredeki damarların genişlemesine yol açar.



❷ Kılcal damarlar genişleyerek daha geçirgen olurlar ve mikroplara karşı oluşan peptidleri içeren sıvının dokuya girmesini sağlarlar. Bağışıklık hücreleri tarafından salınan sinyaller nötrofilleri bölgeye çeker.



❸ Nötrofiller, bölgedeki patojenleri ve hücre kalıntılarını sindirirler ve doku iyileşir.

▲ **Şekil 43.8 Bölgesel bir yangıda yer alan temel olaylar.**

tüberküloza (TB) (verem) neden olan bakteridir. Bu bakteri, konakçı hücre içerisinde parçalanmak yerine, vücudun doğal bağışıklığından etkin bir şekilde saklanmakta ve üreyip gelişmektedir. Bunlar ve doğal bağışıklık sisteminden kaçmayı sağlayan diğer mekanizmalar, bazı fungus ve bakterileri önemli patojenik tehditler haline getirmektedir. Gerçektende TB, dünya çapında her yıl bir milyondan fazla insanın ölümüne yol açmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 43.1

1. İrinin genelde basit bir enfeksiyonun belirtisi olarak görülmesine karşın, aynı zamanda bağışıklık sisteminin etkin olduğunun da bir göstergesidir. Açıklayınız.
2. BAĞLANTI KUR Omurgalı TLR sinyal iletim yolunu aktive eden moleküller, Kavram 11.2'de (s. 210-214) gösterilen çoğu diğer yollardakilerden hangi farklılıkları gösterirler?
3. EĞER ÖYLE İSE? İnsanların bir bakteri türü için ana konak olduğunu varsayınız. Bu türün üremesi için en ideal sıcaklığın kaç derece olmasını beklersiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 43.2

Sonradan kazanılan bağışıklıkta, reseptörler patojene özgü tanımayı sağlarlar

Antijen reseptörleri

Olgun B hücresi

Olgun T hücresi

Doğal bağışıklığın yanı sıra kazanılmış bağışıklığa sahip olma sadece omurgalılara özgüdür. Kazanılmış bağışıklık, **lenfosit** denen akyuvar tiplerinden T ve B hücrelerine dayanır. Diğer tüm kan hücreleri gibi lenfositler de kemik iliğindeki kök hücrelerden köken alırlar. Bazı lenfositler, kemik iliğinden timüs bezine göç eder; bu bez kalbin yukarısında, göğüs boşluğunda yer alan bir organdır (bakınız Şekil 43.7). Bu lenfositler gelişerek **T hücrelerine** dönüşürler. Kemik iliğinde kalarak olgunlaşan lenfositler, **B hücrelerine** gelişirler. (Üçüncü bir lenfosit tipi, kanda kalarak, doğal bağışıklıkta etkin olan doğal katil hücreleri haline gelir.)

B ya da T hücrelerinin tepki vermesine yol açan herhangi bir madde, **antijen** olarak adlandırılır. Kazanılmış bağışıklıktaki tanıma olayı, bir B hücresi ya da T hücresi, bakteri ya da virüs proteini gibi bir antijene **antijen reseptörü** adı verilen bir protein ile bağlandığı zaman oluşur. Antijen reseptörü, bir bakteri türü ya da virüs suşu gibi, çok belirli bir patojenin bir molekülünün bir parçasına bağlanacak kadar özgüldür. Bağışıklık sistemi hücrelerinin milyonlarca farklı antijen reseptörü üretmelerine karşın, tek bir B ya da T hücresi tarafından yapılan antijen reseptörlerinin hepsi aynıdır. Bir virüs, bakteri ya da diğer bir patojenle enfekte olmak, o patojenin belli bölgeleri için özgül reseptörlere sahip olan B ve T hücrelerinin etkinleşmesini sağlar. Burada gösterilen B ve T hücrelerinin birkaç antijen reseptörü vardır, ancak aslında tek bir B ya da T hücresinin yüzeyinde 100.000 kadar antijen reseptörü bulunur.

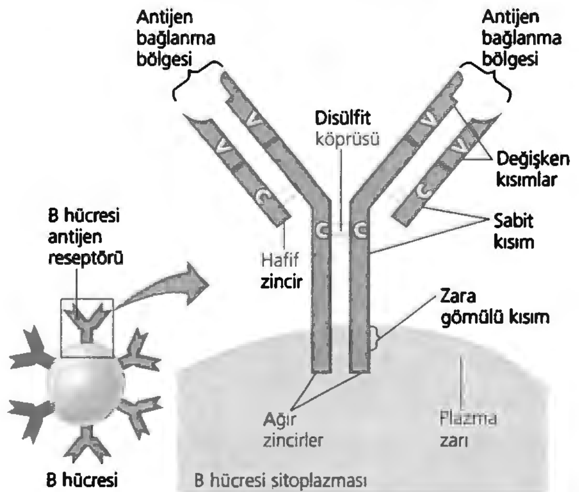
Antijenler çoğunlukla yabancıdır; ve tipik olarak ya protein ya da polisakkaritler gibi büyük moleküllerdir. Çoğu antijen, yabancı hücrelerin ya da virüslerin yüzeyinden dışarıya doğru çıkıntı yapmıştır. Bakteriler tarafından salgılanan toksinler gibi diğer antijenler ise, hücre dışı sıvıya salınırlar.

Bir antijenin, antijen reseptörüne bağlanan küçük ve ulaşılabilir kısmına **epitop** ya da *antijenik determinant* denir. Örnek olarak, belli bir proteinde yer alan bir grup amino asit verilebilir. Tek bir antijenin genelde, her biri farklı bir özgüllüğe sahip olan birkaç değişik epitopu bulunur. Tek bir B ya da T hücresi tarafından üretilen tüm antijen reseptörleri aynı olduğundan, hepsi aynı epitopa bağlanır. Böylece, her B ya da T hücresinin belirli bir epitop için *özgül* olması; bu hücrelere, aynı epitopu içeren molekülleri üreten herhangi bir patojene karşı cevap verebilme özelliği kazandırır.

B ve T hücrelerinin antijen reseptörleri benzer elemanlardan oluşmuştur; fakat, onlar antijenlerle farklı şekillerde ilişki kurarlar. Bu iki süreci sırasıyla inceleyeceğiz.

B Hücreleri ve Antikorlar Tarafından Antijenlerin Tanınması

Her B hücresi antijen reseptörü, Y şeklinde bir molekül olup dört polipeptid zincirinden oluşmuştur: bu oluşumda, özdeş iki **ağır zincir** ve özdeş iki **hafif zincir** ile bu zincirleri birbirine bağlayan disülfit köprüleri yer alır (**Şekil 43.9**). Her bir ağır zincirin bir ucunun yakınında yer alan zarı kat eden bölgesi, reseptörü plazma zarına sabitler. Ağır zincirin ucundaki kısa bir kuyruk bölümü, sitoplazmaya uzanır.



▲ **Şekil 43.9 Bir B hücresi antijen reseptörünün yapısı.**

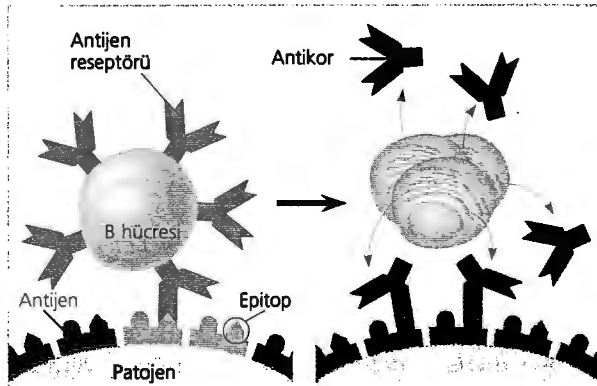
Hafif ve ağır zincirlerin her biri, *sabit (C) bölgesine* sahiptir; bu bölgedeki amino asit dizisi, farklı B hücreleri üzerindeki reseptörler arasında çok az değişiklik gösterir. C bölgesi, ağır zincirin sitoplazmik kuyruğunu ve zarı kat eden kısmıyla disülfit köprülerinin tümünü içerir. Hafif ve ağır zincirlerin her biri, Y biçimli iki uçta yer alan *değişken (V) bölgeye* sahiptir; bu ismi almasının nedeni, buradaki amino asit dizisinin bir B hücresinden diğerine önemli ölçüde farklılık göstermesidir. Ağır zincirin V bölgesi ve hafif zincirin V bölgesi birlikte, bir antijen için asimetrik bir bağlanma bölgesi oluşturur. Şekil 43.9'da gösterildiği gibi, her B hücresi antijen reseptörü, birbirine özdeş iki antijen bağlanma bölgesine sahiptir.

B hücresi antijen reseptörünün bir antijene bağlanması, B hücresi aktivasyonunda erken bir adımdır; bu olay, nihayetinde, reseptörün çözünür bir formunu salgılayan hücrelerin oluşumuna yol açar (**Şekil 43.10a**). Salgılanan bu protein **antikor** ya da **immünoglobulin (Ig)** olarak adlandırılır. Antikorlar, B hücresi antijen reseptörleri gibi aynı Y-biçimli organizasyona sahiptirler; fakat, bunlar zara bağlı olmaktan ziyade salgılanırlar. Aslında patojenlere karşı savunmaya yardım edenler, B hücrelerinin kendilerinden çok, antikorlardır. Daha sonra göreceğimiz gibi, antikorların farklı işlevleri bulunmaktadır.

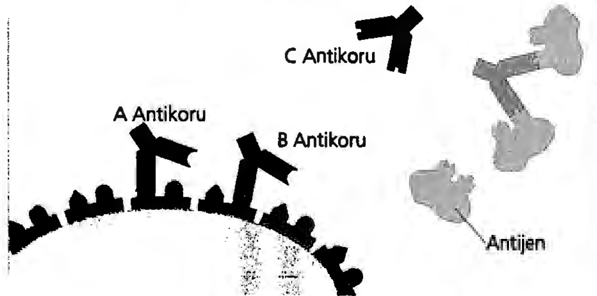
Zara bağlı reseptörün ya da antikorun antijen bağlayan bölgesi, belli bir epitopa anahtar-kilit gibi uyacak özgün bir biçime sahiptir. Bir epitopla bağlanma yüzeyi arasındaki kovalent olmayan birçok bağ, kararlı ve özgül bir etkileşim oluşturur. Değişken bölgelerin amino asit dizisindeki farklılıklar, bağlanma yüzeylerinde varyasyonların olmasını sağlar; bu varyasyonlar ise bağlanmanın özgüllüğünün çok yüksek olmasına yol açar.

B hücre antijen reseptörleri ve antikorları, kan ve lenfteki bozulmamış antijenlere bağlanırlar. **Şekil 43.10b**'de gösterildiği gibi antikorlar, patojenlerin yüzeylerindeki antijenlere ya da vücut sıvılarındaki serbest antijenlere bağlanabilmektedirler. T hücrelerinin antijen reseptörleri, birazdan göreceğimiz gibi oldukça farklı işlev görmektedirler.

▼ Şekil 43.10 B hücreleri ve antikorlar tarafından antijenin tanınması.



(a) B hücre antijen reseptörleri ve antikorlar. Bir B hücresi antijen reseptörü, antijenin belirli bir bölgesi olan epitopa bağlanır. Bağlanmanın ardından, B hücreleri bir antijen reseptörünün çözünebilir halini salgılayan hücreleri üretmeye başlar. Antikor olarak adlandırılan bu çözünür reseptör, orijinal B hücresi gibi aynı epitopa özgüldür.



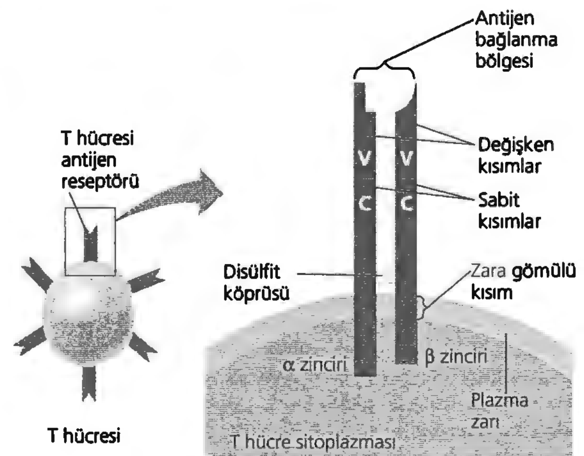
(b) Antijen reseptör özgüllüğü. Farklı antikorlar aynı antijen üzerindeki belirgin epitopları tanıyabilirler. Buna ek olarak, antikorlar bir patojenin yüzeyindeki antijenleri olduğu kadar serbest olanları da tanıyabilirler.

BAĞLANTI KUR *Burada şekillendirilmiş etkileşimler, Şekil 5.19'da (s. 81) gösterildiği gibi bir antijenle antikor arasındaki çok yüksek düzeyde özgül bir bağlanmayı ifade etmektedir. Bu, Şekil 8.14'de (s. 154) gösterilmiş enzim-substrat etkileşimiyle hangi yönden benzeşmektedir?*

Antijenlerin T Hücreleri Tarafından Tanınmaları

Bir T hücresi için antijen reseptörü, disülfit köprüsü ile bağlı α *zinciri* ve β *zinciri* olmak üzere farklı iki polipeptid zincirinden oluşur (**Şekil 43.11**). T hücresi antijen reseptörünün (kısaca T hücresi reseptörü olarak anılır) kaidesine yakın kısmında, molekülü hücrenin plazma zarına sabitleyen, zara gömülü bir bölüm bulunur. Molekülün dıştaki ucunda α ve β zincirlerinin değişken (V) bölgeleri, birlikte tek bir antijen bağlanma yeri meydana getirir. Molekülün geri kalan kısmı, sabit (C) bölgelerden oluşmuştur.

T ve B hücresi antijen reseptörleri, birçok ortak özelliğe sahip olmalarına karşın temel olarak farklı şekillerde işlev görürüler. B hücrelerinin antijen reseptörleri, vücut sıvılarında

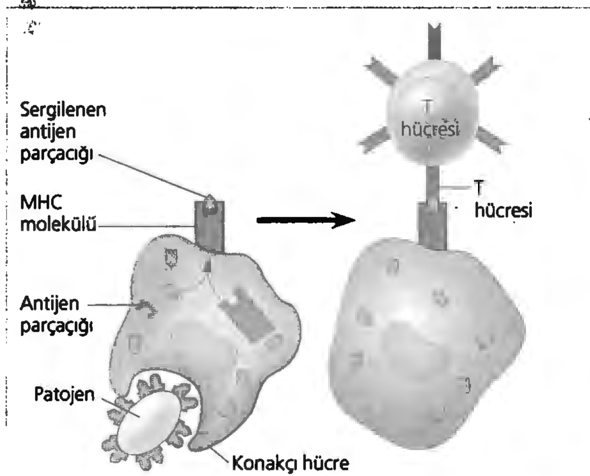


▲ Şekil 43.11 Bir T hücresi antijen reseptörünün yapısı.

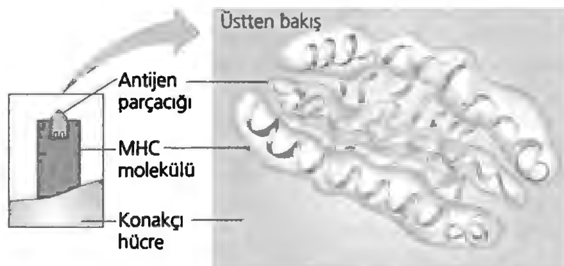
dolaşan bozulmamış antijenlerin epitoplarına bağlanırken, T hücrelerininkiler, sadece, konak hücrelerinin yüzeyinde gösterime *sunulmuş* antijen parçacıklarına bağlanmaktadır. Hücre yüzeyindeki antijen parçacığını sunan konakçı proteinine **MHC (majör doku uyuşma kompleksi) molekülü** adı verilir.

Bir patojen ya da patojen parçası konak hücreyi enfekte ettiğinde ya da konak hücre tarafından içeriye alındığında, protein antijenlerin T hücreleri tarafından tanınması başlar (**Şekil 43.12a**). Konak hücre içerisindeki enzimler, antijeni daha küçük peptidlere parçalar. *Antijen parçacığı* olarak adlandırılan her peptid, hücrede bir MHC molekülüne bağlanır. MHC ve ona bağlı antijenin hücre yüzeyine hareketi, **antijen sunumu** ile sonuçlanır; çünkü antijenin parçacığı, MHC molekülünün dışarıya bakan bir çöküntüsünde sergilenmektedir. **Şekil 43.12b**'de antijen sunumu ayrıntılı olarak

▼ Şekil 43.12 T hücrelerince antijenin tanınması.



(a) Bir T hücresi tarafından antijen tanınması. Konak hücrede, bir patojenin antijen parçacığı bir MHC molekülüne bağlanır ve sergileneceği hücre yüzeyine getirilir. MHC molekülü ve antijen parçacığı kompleksi, bir T hücresi tarafından tanınır.



(b) Antijen sunumuna yakından bakış. Bu kurdele modelinde gösterildiği gibi, MHC molekülünün üst kısmı, antijen parçacığını bir sandviç içindeki sosis gibi taşır. Bir MHC molekülü birçok antijen parçacığını sergileyebilir ancak, bir T hücresinin antijen reseptörü tek bir antijen parçacığına özgüldür.

gösterilmiş olup, konak hücrenin yabancı bir madde içerdiğini ilan etmektedir. Eğer antijen parçacığını sergileyen hücre, uygun özgüllüğe sahip bir T hücresiyle karşılaşırsa, T hücresinin üzerindeki antijen reseptörü hem antijen parçacığına hem de MHC molekülüne bağlanabilir. Bir MHC molekülü, bir antijen parçacığı ve bir antijen reseptörü arasındaki etkileşim, daha sonra göreceğimiz gibi, bir T hücresinin kazanılmış bağışık tepkide yer alması için gereklidir.

B Hücresi ve T Hücresi Gelişimi

Şimdi B ve T hücrelerinin antijenleri nasıl tanıdıklarını öğrendiğinize göre, kazanılmış bağışıklığın dört ana özelliğini değerlendirelim. Birincisi, lenfositlerin ve reseptörlerin son derece yüksek bir çeşitliliğinin olması, bağışıklık sisteminin daha önce karşılaşılmamış patojenleri tanımalarına olanak sağlar. İkincisi, kazanılmış bağışıklık normal olarak özüne karşı hoşgörüye sahiptir; yani, hayvanın kendisine ait molekül ve hücrelere karşı tepki göstermeden yoksundur. Üçüncüsü, aktivasyonla tetiklenen hücre çoğalması, belli bir antijene özgü B ve T hücrelerinin sayısının büyük ölçüde artışına yol açar. Dördüncüsü, *bağışıklık hafızası* olarak bilinen bir özelliğe uygun olarak, daha önce karşılaşılmış bir antijene karşı tepki çok daha güçlü ve hızlı olmaktadır.

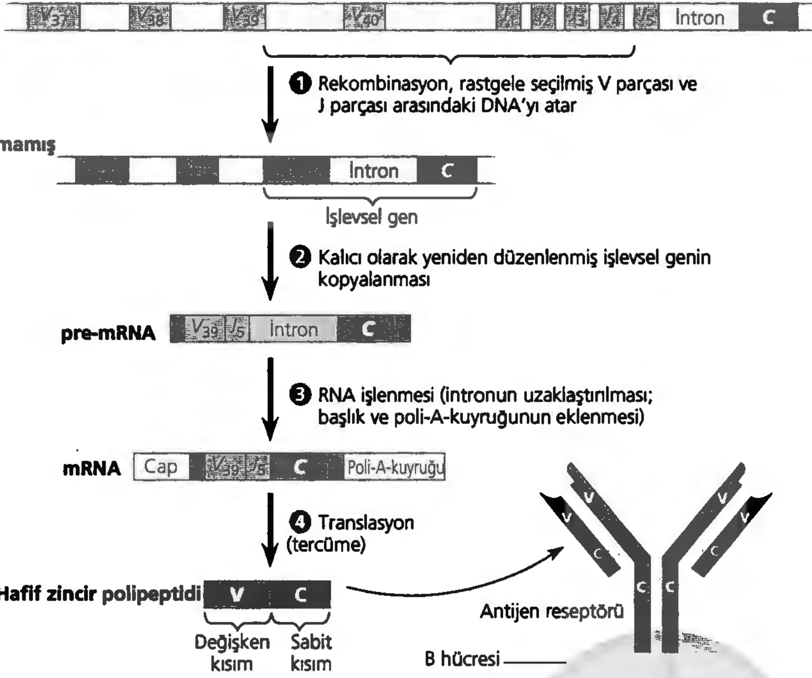
Reseptör çeşitliliği ve kendisine hoşgörü, bir lenfosit olgunlaştıkça ortaya çıkar. Hücrelerin çoğalması ve bağışıklık hafızasının oluşması, olgun bir lenfosit özgün bir antijenle karşılaşıp ona bağlandıktan sonra, yani daha sonra gerçekleşir. Bu dört özelliği, geliştikleri sıraya göre inceleyeceğiz.

B ve T Hücre Çeşitliliğinin Oluşması

Her birey, 1 milyondan daha fazla sayıda farklı B hücre antijen reseptörü ve 10 milyon kadar farklı T hücre antijen reseptörü yapmaktadır. Ancak, insan genomunda yaklaşık 20.000 protein şifreleyen gen bulunmaktadır. O zaman nasıl oluyor da, bu denli yüksek çeşitlilikte antijen reseptörü oluşturabiliyoruz? Yanıt, kombinasyonlarda yatmaktadır. Satın almak üzere seçeceğiniz bir araba için üç iç renk, altı da dış renk tercihiniz olduğunu düşünelim. Bu durumda 18 (3 x 6) renk kombinasyonunuz olacaktır. Benzer şekilde bağışıklık sistemi, değişken öğeleri bir araya getirmek suretiyle çok daha az sayıdaki koleksiyon parçalarından çok fazla sayıda farklı reseptör oluşturabilir.

Reseptör çeşitliliğinin kökenini anlamak için, hem salgılanan antikorların (immünoglobulinlerin) ve hem de zara bağlı B hücresi antijen reseptörlerinin hafif zincirlerini şifreleyen bir immünoglobulin (Ig) geni düşünelim. Sadece bir Ig hafif zincir geni inceleyecek olmamıza karşın, tüm B ve T hücre antijen reseptör genleri çok benzer değişimler geçirmektedir.

Çeşitlilik meydana getirme kapasitesi, Ig genlerinin yapısında vardır. Reseptör hafif zinciri, üç gen segmenti tarafından şifrelenmektedir: bir değişken (*V*) segment, bir birleştirici (*J*) segment ve bir sabit (*C*) segment. *V* ve *J* segmentleri, birlikte reseptör zincirinin değişken bölgesini şifrelerken, *C* segmenti sabit bölgeyi şifrelemektedir. Hafif zincir geni, tek bir *C* segmenti, 40 tane farklı *V* segmenti ve 5 tane farklı *J* segmenti içermektedir. Bu *V* ve *J* segmentlerinin alternatif kopyaları,



Şekil 43.13 İmmünoglobulin (antikor) geninin yeniden düzenlenmesi. Rasgele seçilmiş *V* ve *J* gen bölümleri (bu örnekte V_{39} ve J_5), bir B hücresi antijen reseptörünün hafif zincir polipeptidini şifreleyen işlevsel geni oluşturmaktadır. Transkripsiyon, splayz ve tercüme sonunda ortaya çıkan hafif zincir, işlevsel bir reseptör oluşturmak üzere, bağımsız olarak yeniden düzenlenmiş ağır zincir geninden şifrelenen bir polipeptidle birleşir. Olgun B hücreleri (ve T hücreleri), vücuttaki çekirdekli her hücrenin DNA'larının aynı olduğu genellemesine istisnalardır.

BAĞLANTI KUR *Hem kesme (bakınız Şekil 18.13 s. 363) hem de V ve J bölümlerinin rekombinasyonla birleşmesi, sınırlı gen gruplarından çeşitlilik gösteren gen ürünleri çıkmasına neden olur. Bu süreçler nasıl farklılık gösterirler?*

gen içerisinde bir seri şeklinde dizilmişlerdir (**Şekil 43.13**). Çünkü işlevsel bir gen, her tip segmentin bir kopyasını içermekte ve parçalar 200 farklı şekilde bir araya gelebilmektedir (40 *V* x 5 *J* x 1 *C*). Ağır zincir için farklı kombinasyon sayısı, daha da fazla olup çeşitliliği iyice artırmaktadır.

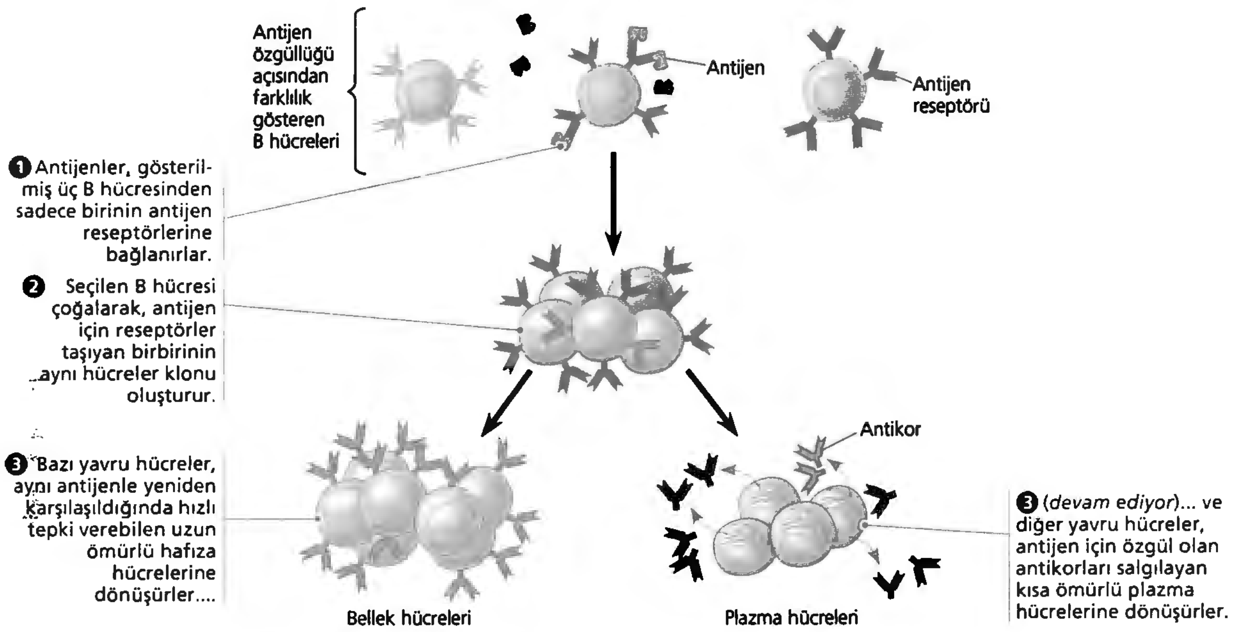
Segmentleri bir araya getirerek işlevsel bir Ig geni oluşturma işlemi, DNA'nın yeniden düzenlenmesini gerektirir. B hücre gelişiminin başında, *rekombinaz* denen bir enzim kompleksi, bir tane hafif zincir *V* geni segmentini bir tane *J* geni segmentine bağlar. Bu rekombinasyon olayı, segmentler arasındaki uzun DNA bölümünü ortadan kaldırarak, kısmen *V* ve kısmen de *J* içeren tek bir ekzon oluşturur. *J* ve *C* segmentleri arasında sadece intron olduğundan, artık başka bir DNA düzenlemesi gerekmez. Onun yerine, RNA transkriptinin *J* ve *C* segmentleri, splayz sırasında aradaki RNA kısmı kesilip uzaklaştırıldığında, birleştirilecektir (RNA splayzını özetleyen Şekil 17.11'e bakınız,).

Rekombinaz çalışır ve rastgele olarak 40 tane *V* geni segmentinden herhangi birisini 5 tane *J* segmentinden herhangi birisine bağlar. Ağır zincir genleri de benzer yeniden düzenleme geçirir. Bununla birlikte, herhangi bir hücrede, hafif zincir geninin sadece bir alleli ve ağır zincir geninin bir alleli yeniden düzenlenme geçirir. Buna ek olarak, bu yeniden düzenlemeler kalıcıdır ve lenfosit bölündüğü zaman yavru hücrelere geçirilir.

Hem hafif hem de ağır zincir genleri yeniden düzenlendikten sonra, antijen reseptörleri sentezlenebilir. Yeniden düzenlenmiş genler, transkripsiyon geçirir; ve transkriptler translasyon için işlenir. Translasyondan sonra, hafif zincir ve ağır zincir bir araya getirilir ve bir antijen reseptörü oluşturulur (bakınız Şekil 43.13). Rasgele düzenlenmiş ağır ve hafif zincirlerin her bir çifti, farklı bir antijen bağlanma bölgesi ortaya çıkarırlar. Bir insan vücudundaki toplam B hücreleri için böyle kombinasyonların sayısı 3.5 x 10^6 olarak hesaplanmıştır. Ayrıca, *VJ* rekombinasyonları sırasında sunulan mutasyonlar da ilave varyasyonlar eklemekte ve olası antijen bağlanma özgüllüklerini daha da artırmaktadır.

Kendine Hoşgörünün Kökeni

Kazanılmış bağışıklık, kendinden olanla olmayanı nasıl ayırt etmektedir? Antijen reseptör genleri, yeniden rastgele düzenlendiğinden, bazı olgunlaşmamış lenfositler organizmanın kendi molekülleri üzerindeki epitoplar için özgül reseptörler üretir. Eğer kendine tepki veren bu tip lenfositler ortadan kaldırılmaz ya da etkisizleştirilmezse, bağışıklık sistemi kendinden olanla olmayanı ayırt edemeyip vücut proteinlerine, hücrelerine ve dokularına saldırır. Ancak, lenfositler kemik iliğinde ya da timüste olgunlaşırlarken, onların antijen reseptörleri kendine tepki verme olayı bakımından test edilir. Vücudun kendi molekülleri için özgül reseptörler taşıyan bazı B ve T hücreleri, programlanmış hücre ölümü denen *apoptozis* olayıyla yok edilir (bakınız Bölüm 11). Kendine tepki veren arta kalan lenfositler ise işlevsiz kılınır ve böylece sadece yabancı moleküllere karşı tepki verenler bırakılır. Vücutta, normal olarak, vücudun kendi elemanlarına karşı tepki verebilen olgun lenfositler bulunmadığından, bağışıklık sisteminin *kendine hoşgörü* gösterdiği söylenir.



▲ **Şekil 43.14 Klonal seçilim.** Bu şekil, B hücrelerini örnek olarak alıp klonal seçilimi göstermektedir. Özgül bir antijene ve bağışıklık hücre uyarılarına (gösterilmemiş) tepki olarak, bir B hücresi bölünerek hücre klonu oluşturur. Başka antijenler için özgül antijen reseptörleri olan geriye kalan B hücreleri tepki vermezler. Seçilen B hücresinin oluşturduğu hücre klonu, hafıza B hücrelerini ve antikor salgılayan plazma hücrelerini oluşturur. T hücreleri de klonal seçilimden geçerek, hafıza T hücrelerini ve efektör hücreleri (sitotoksik T hücreleri ve yardımcı T hücreleri) oluştururlar.

B Hücrelerinin ve T Hücrelerinin Çoğalması

Antijen reseptörleri çok fazla çeşitliliğe sahip olmasına karşın, belirli bir epitop için onların ancak ufak bir bölümü özgüldür. O zaman kazanılmış bağışıklık, nasıl bu denli etkili olabilmektedir? Öncelikle antijen, henüz eşleşme yapılıncaya kadar, lenf düğümlerinde devamlılık arz eden lenfositlere sunulur (bakınız Şekil 43.7). Başarılı bir eşleşmeden sonra, antijenin bağlanmış olduğu lenfositin sayısının ve aktivitesinin artışı tetiklenir.

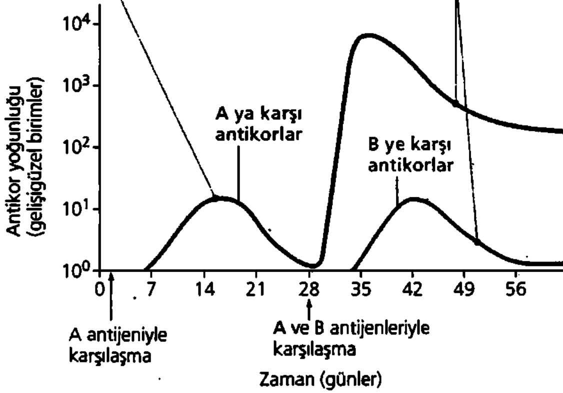
Antijen reseptörünün bir epitopa bağlanması, lenfositi aktifleştirecek olayların başlamasını sağlar. Bir kez aktive edildikten sonra B hücresi ya da T hücresi, çok sayıda hücre bölünmesi geçirir. Aktive edilmiş her hücre için bu çoğalmanın sonucu, orijinal hücreyle özdeş olan hücrelerden oluşmuş bir populasyonunun, yani bir klonun oluşmasıdır. Bu klondaki bazı hücreler, **efektör hücre** haline gelirler; bu hücreler, kısa ömürlü hücreler olup bir antijene ya da o antijeni üreten patojene karşı derhal etki gösterir. B hücrelerinin efektör formu, antikorları salgılayan plazma hücreleridir. T hücrelerinin efektör halleri ise, rollerini Kavram 43.3'de inceleyeceğimiz yardımcı T hücreleri ve sitotoksik T hücreleridir. Klonda geri kalan hücreler, uzun ömürlü **hafıza hücreleri** olup, hayvanın yaşamı boyunca aynı antijenle yeniden karşılaştıklarında, efektör hücrelere dönüşme özelliğine sahiptirler.

Bir antijene bağlanmaya tepki olarak bir lenfositin çoğalarak klon oluşturması, **Şekil 43.14**'de B hücreleri örnek alınarak özetlenmiştir. Bu süreç, **klonal seçilim (seleksiyon)** olarak adlandırılır; çünkü bir antijenle karşılaşma, hangi lenfositin bölünerek, belirli bir epitopa özgü binlerce hücreden oluşmuş bir *klonal* populasyonun üretileceğini *seçmektedir.*

Bağışıklık Hafızası

Bağışıklık hafızası, suçiçeği gibi birçok hastalığa karşı aşılama ya da hastalığı geçirme gibi uzun süreli korumadan sorumludur. Bu tip koruma, yaklaşık 2.400 yıl önce Yunanlı tarihçi Thucydides tarafından not edilmiştir. Kendisi vebadan kurtulmuş olan bireylerin, hasta ya da ölmekte olanlara, "bu hastalığın aynı insana iki kez saldırmadığı -en azından öldürücü olmadığı için" bakım yapabildiklerini gözlemlemiştir.

Bir antijenle daha önceden karşılaşmış olma, bağışık tepkinin hızını, gücünü ve süresini değiştirir. Bir antijenle ilk karşılaşmada, bir lenfosit klonundaki efektör hücrelerin üretimi, **birincil bağışık cevabın** temelini oluşturmaktadır. Birincil cevap, karşılaşmanın 10-17. gününde en üst düzeye ulaşmaktadır. Bu süre içinde, seçilmiş B ve T hücreleri, efektörlerini oluşturmaktadırlar. Eğer birey, aynı antijenle yeniden karşılaşırsa, tepki daha hızlı (tipik olarak karşılaşmanın 2-7. gününde zirve yaparak), daha etkili ve daha uzun süreli olmaktadır. Bu da, kazanılmış bağışıklığın en ayırıcı özelliği olan, **ikincil bağışık cevaptır.** Seçilmiş B hücreleri, antikor salgılayan efektör hücreleri oluşturduğundan, zaman içerisinde kandaki özgül antijen konsantrasyonlarını ölçmek,



▲ **Şekil 43.15 Bağışıklık hafızasının özgüllüğü.** A antijenine birincil tepki olarak oluşan uzun yaşamlı bellek hücreleri, aynı antijene daha yüksek değerde ikincil tepkinin oluşmasına yol açarlar ama farklı bir antijene (B) karşı oluşan birincil tepkiyi etkilemezler.

birincil ve ikincil bağışık cevapları birbirinden ayırmada kullanılabilmektedir (**Şekil 43.15**).

İkincil bağışık cevap, bir antijenle ilk karşılaşmadan sonra üretilen T ve B hücreleri birikimine dayanır. Bu hücrelerin yaşam süreleri uzun olduğundan, onlarca yıl sürebilecek bağışıklık hafızasının temelini oluştururlar. (Efektör hücrelerin yaşam süreleri daha kısa olduğundan, bir enfeksiyon atlatıldıktan sonra bağışık azalır.) Eğer bir enfeksiyonla yeniden karşılaşılırsa, o antijen için özgül olan hafıza hücreleri, yine o antijen için özgül olan binlerce efektör hücreden meydana gelmiş olan klonların hızla oluşmasını sağlar; böylece büyük ölçüde artırılmış bir bağışık savunma yaratılır.

Antijenin tanınma süreçleri, klonal seçim ve bağışıklık hafızası, B hücreleri ve T hücreleri için benzer olmasına karşın, lenfositlerin bu iki sınıfı, birazdan inceleyeceğimiz gibi enfeksiyonla farklı yollarla ve şekillerde savaşırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 43.2

1. **ÇİZİNİZ** Bir B hücre antijen reseptörü çiziniz. Hafif ve ağır zincirlerin V ve C bölgelerini işaretleyiniz. Antijen bağlanma yerlerini, disülfit köprülerini ve zarı kat eden bölgeyi işaretleyiniz. Bu yapılar V ve C bölgelerine göre nerede konumlanmışlardır?
2. Bir patojen ile ikinci kez karşılaşıldığında, hafıza hücrelerine sahip olmanın iki avantajını açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir hafif zincir geni ile bir ağır zincir geninin iki kopyası da her bir (diploid) B hücresinde birleşmişse, bu olay, B hücresi gelişimini nasıl etkileyecektir?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 43.3

Sonradan kazanılan bağışıklık, vücut sıvılarının ve vücut hücrelerinin enfeksiyonlarına karşı savunma yapar

Lenfosit klonlarının nasıl oluştuğunu gördükten sonra, şimdi bu hücrelerin enfeksiyonlarla nasıl savaştıklarını ve patojenlerin oluşturacağı zararları nasıl en aza indireceklerini inceleyelim. T ve B lenfositlerinin aktiviteleri, humoral bağışık cevabı ve hücresel bağışık cevabı oluşturur. **Humoral bağışık cevap,** uzun zaman önce vücut humorları (sıvıları) olarak adlandırılmış olan, kan ve lenfte yer almaktadır. Humoral cevapta antikorlar, kan ve lenfteki toksinleri ve patojenleri etkisiz kılma ya da yok etmede görev alır. Hücresel bağışık cevapta ise, özelleşmiş T hücreleri enfekte olmuş konak hücreleri yok eder. Her iki çevap, birincil bağışık cevabı ve hafıza hücrelerinin sağladığı ikincil bağışık çevabı kapsar.

Yardımcı T Hücreleri : Hemen Hemen Tüm Antijenlere Karşı Cevap

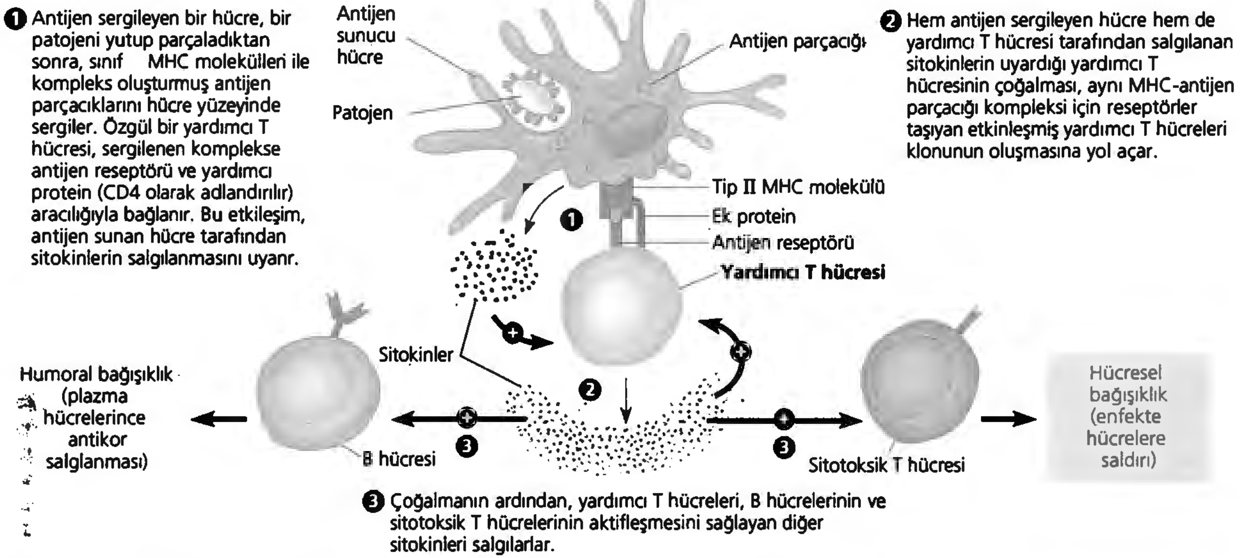
Yardımcı T hücresi denen bir tip T hücresi, hem humoral hem de hücresel bağışık cevapları tetikler. Yardımcı T hücrelerinin kendileri; bu cevapları gerçekleştirmez. Onun yerine, yardımcı T hücrelerinden çıkan sinyaller, patojenleri etkisiz kılan antikorların üretimini ve enfekte olmuş hücreleri öldüren T hücrelerinin aktive edilmesini başlatır.

Bir yardımcı T hücresinin kazanılmış bağışıklığı aktive etmesi için iki gereksiniminin karşılanması gerekir. Birincisi, T hücresine özgül bir yabancı molekülün var olması ve antijen reseptörüne bağlanması, ikincisi ise bu antijenin **antijen sunucu hücrenin** yüzeyinde sergilenmesi gerekmektedir. Antijen sunucu hücre, bir dendritik hücre, bir makrofaj ya da B hücresi olabilir.

Konak hücreler enfekte olduğunda, onlar da kendi yüzeylerinde antijenleri sergilerler. O zaman, antijen sergileyen hücreyi ayırt eden nedir? Bunun yanıtı, MHC moleküllerinin iki ayrı tipinin olmasında yatmaktadır. Çoğu vücut hücresi sadece sınıf I MHC molekülü içerirken, antijen sunucu hücreler hem sınıf I hem de sınıf II MHC molekülüne sahiptir. Sınıf II moleküller, antijen sunucu hücre tarafından tanınan moleküler bir işaret içerir.

Bir yardımcı T hücresi ve kendi özgül epitopunu sergileyen antijen sunucu hücre arasında, karmaşık bir etkileşim vardır (**Şekil 43.16**). Yardımcı T hücresinin yüzeyindeki antijen reseptörleri, antijen parçacığına ve antijen sunucu hücrenin üzerinde o parçacığı sergileyen sınıf II MHC molekülüne bağlanır. Aynı zamanda, yardımcı T hücresinin yüzeyinde bulunan bir yardımcı protein, sınıf II MHC molekülüne bağlanarak hücrelerin birleşip bir arada kalmasına yardımcı olur. İki hücre birbiriyle etkileşime girince, sitokinler şeklindeki sinyaller, her iki yönde değiş tokuş edilir. Örneğin, bir dendritik hücreden salgılanan sitokinler, antijenle birlikte yardımcı T hücresini uyararak, onun kendine özgü sitokinlerini salgılamasını sağlar. Aynı zamanda, hücre yüzeyleri arasındaki aşırı temas, daha fazla bilgi alış verişine yol açar.

Antijen sunucu hücrelerin farklı tipleri, farklı bağlamlarda yardımcı T hücreleri ile etkileşime girer. Bir dendritik hücre ya da makrofaj tarafından antijen sunulması, bir yardımcı T



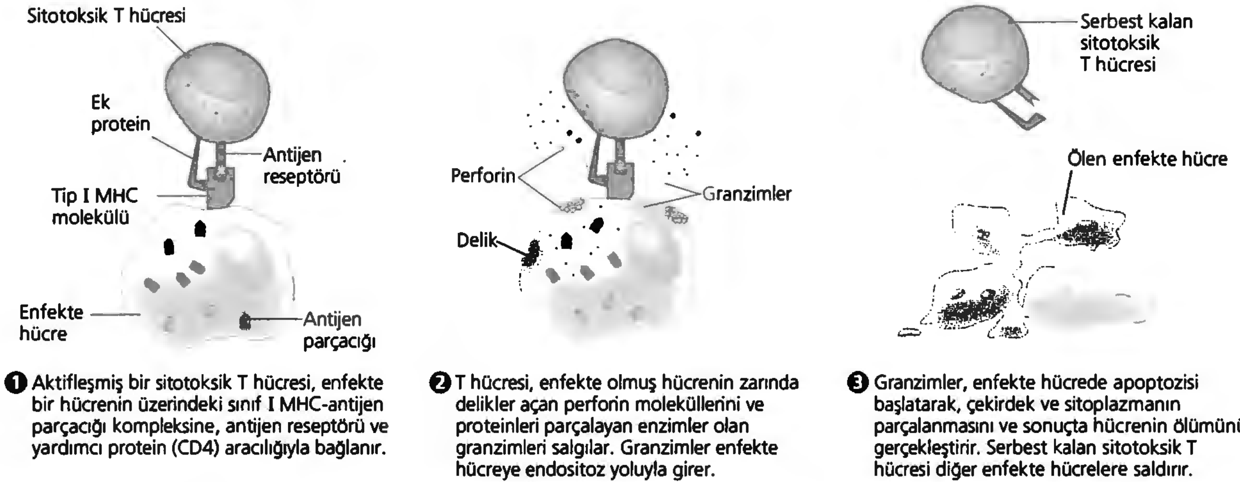
▲ **Şekil 43.16 Humoral ve hücresel bağışık tepkilerde yardımcı T hücrelerinin merkezi rolü.** Bu örnekte, bir yardımcı T hücresi, mikrobik antijen sergileyen bir dendritik hücreye tepki vermektedir.

hücresini aktive eder. Daha sonra, yardımcı T hücresi çoğalarak aktive edilmiş yardımcı T hücrelerinden oluşmuş bir klon oluşturur. B hücreleri, *zaten* etkinleştirilmiş olan yardımcı T hücrelerine antijenleri gösterir; bunun karşılık olarak da B hücreleri kendilerini aktive eder. Aktive olmuş yardımcı T hücreleri ayrıca, birazdan inceleyeceğimiz gibi, sitotoksik T hücreleri uyarmaya yardım eder.

Sitotoksik T Hücreleri: Enfekte Olmuş Hücrelere Karşı Bir Cevap

Hücresel bağışık cevapta, **sitotoksik T hücreleri** efektör hücrelerdir. *Sitotoksik* terimi, onların enfekte olmuş hücreleri öldürmek için toksik gen ürünleri kullanmasına atfedilmektedir. Aktif hale geçmek için, yardımcı T hücrelerinden uyarı almalarının yanı sıra, antijen sunucu bir hücre ile de etkileşimde olmaları gerekmektedir. Bir kez etkinleşince sitotoksik T hücreleri, virüslerle ya da diğer hücre içi patojenlerle enfekte olmuş hücreleri yok edebilir.

Enfekte olmuş konak hücrelerde oluşan yabancı protein parçacıkları, sınıf I MHC molekülleri ile işbirliği yaparak hücre yüzeyinde sergilenir ve böylece sitotoksik T hücreleri tarafından tanınabilirler (**Şekil 43.17**). Yardımcı T hücreleri için olduğu gibi, sitotoksik T hücrelerinin de MHC molekülüne bağlanarak, T hücresi aktive olurken iki hücreyi bir arada tutan yardımcı proteini vardır.



▲ **Şekil 43.17 Enfekte olmuş bir konak hücre üzerindeki sitotoksik T hücrelerinin öldürücü etkinliği.** Aktifleşmiş bir sitotoksik T hücresi, enfekte olmuş hücrenin zarında delikler oluşturan moleküller ve proteinleri parçalayan enzimler salarak hücrenin ölmesine yol açar.

Enfekte olmuş bir konak hücrenin sitotoksik T hücresi tarafından hedeflenerek yok edilmesi, zar bütünlüğünü bozan proteinlerin salgılanmasını ve apoptozisin tetiklenmesini gerektirir (bakınız Şekil 43.17). Enfekte olmuş hücrenin ölmesi, patojeni sadece üreyeceği bir yerden yoksun bırakmaz, aynı zamanda hücre içeriklerini, dolaşmakta olan antikorlara maruz bırakarak yok edilmelerini sağlar. Enfekte olmuş bir hücreyi yok ettikten sonra sitotoksik T hücresi yoluna devam eder ve aynı patojenle enfekte olmuş başka hücreleri öldürür.

B Hücreleri ve Antikorlar: Hücre Dışı Patojenlere Karşı Bir Cevap

Klonal olarak seçilmiş B hücrelerinin antikor salgılaması, humoral bağışık cevabın en ayırıcı özelliğidir. Antikorların nasıl işlev gördüklerini incelemeden önce, B hücrelerinin nasıl aktifleştirildiklerini göreceğiz.

B Hücrelerinin Aktifleştirilmesi

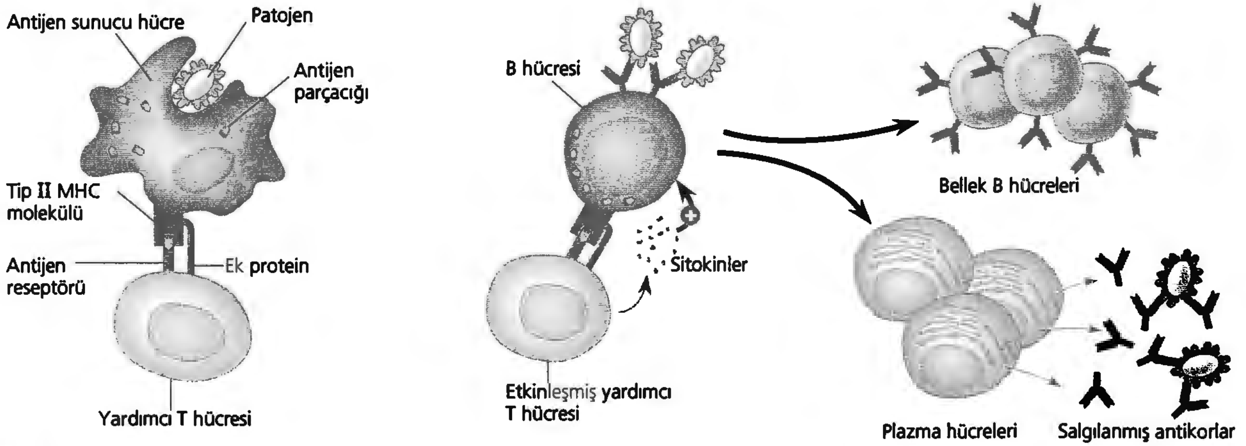
Humoral bağışık cevabın etkinleştirilmesi, B hücreleri ve yardımcı T hücrelerinin katkılarıyla olduğu kadar, patojenlerin yüzeyindeki proteinlerle de ilgilidir. **Şekil 43.18**'de gösterildiği gibi bir antijen tarafından B hücresinin aktivasyonuna, aynı antijenle karşılaşmış olan yardımcı T hücreleri tarafından salgılanan sitokinler yardımcı olur. Hem antijen ve hem de sitokinler tarafından uyarılan B hücresi çoğalarak hafıza B hücrelerine ve **plazma hücreleri** denen antikor salgılayıcı efektör hücrelere farklılaşır.

B hücrelerinin antikor oluşturma metabolik yolu ve sergilemesi, diğer antijen sunucu hücrelerinkinden farklıdır. Bir makrofaj ya da dendritik hücre, çok çeşitli protein antijenlerin parçacıklarını sunabilirken, B hücresi sadece kendisinin özgül olarak bağlandığı antijeni gösterime sunmaktadır. Bir antijen bir B hücresinin yüzeyindeki reseptörlere ilk kez bağlandığında, hücre, yabancı birkaç molekülü reseptör aracılıklı endositozla içeriye alır (bakınız Şekil 7.22). B hücresinin sınıf II MHC proteini, daha sonra, bir antijen parçacığını bir yardımcı T hücresine sunar. Hücrenin hücreye bu doğrudan teması, B hücresi aktivasyonu için genellikle kritik bir işlemdir (bakınız Şekil 43.18'deki 2. adım).

B hücresi aktivasyonu, güçlü bir humoral bağışık cevap oluşmasına yol açar: Aktive olmuş B hücresi, birbirine özdeş binlerce plazma hücresi oluşturur. Bu plazma hücreleri, zara bağlı antijen reseptörünü ifade etmeyi durdurur ve antikorları üretmeye ve salgılamaya başlarlar (bakınız Şekil 43.18'deki 3. adım). Her plazma hücresi, hücrenin 4-5 günlük ömrünün her saniyesinde yaklaşık olarak 2.000 antikor salgılar. Ayrıca B hücreleri tarafından tanınan çoğu antijen, çok sayıda epitop içerir. Bu nedenle tek bir antijenle karşı karşıya kalmak, normal olarak, çeşitli B hücrelerini ve ortak antijen üzerindeki farklı epitoplara karşı yönlendirilmiş antikorları üreten farklı plazma hücrelerini aktifleştirir.

Antikor İşlevi

Antikorlar, patojenleri öldürmez; fakat antijenlere bağlanarak, patojenleri etkisiz kılmak ya da yok ettirmek için farklı



❶ Antijen sunucu bir hücre, bir patojeni yutup parçaladıktan sonra, sınıf II MHC molekülüyle kompleks oluşturmuş bir antijen parçacığını sergiler. Bu kompleksi tanıyan bir yardımcı T hücresi, antijen sunucu hücre tarafından salgılanan sitokinlerin de yardımıyla etkin hale geçer.

❷ Aynı epitop için reseptörleri olan bir B hücresi, antijeni özümseyince, sınıf II MHC molekülüyle kompleks oluşturmuş bir antijen parçacığını hücre yüzeyinde sergiler. Sergilenen parçacık için özgül reseptörleri olan aktif bir yardımcı T hücresi, B hücresine bağlanır. Bu etkileşim, T hücresi sitokinlerinin de yardımıyla, B hücresini aktif hale geçirir.

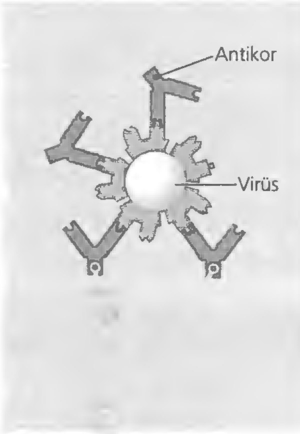
❸ Aktifleşmiş B hücresi çoğalarak, hafıza B hücrelerine ve antikor salgılayan plazma hücrelerine dönüşür. Salgılanan antikorlar, tepkiyi başlatmış olan aynı antijene özgüldür.

▲ **Şekil 43.18 Humoral bağışık cevapta bir B hücresinin aktifleştirilmesi.** Çoğu protein antijen, humoral cevabı tetiklemek için aktifleşmiş yardımcı T hücrelerine gereksinim duyar. Bir makrofaj (burada gösterilmiş) ya da dendritik hücre, yardımcı bir T hücresini aktifleştirerek, onun da bir B hücresini, antikor salgılayan plazma hücrelerine dönüşmesi için etkin hale getirebilir.

? *Hücre yüzeyindeki antijen reseptörlerinin bellek B hücreleri için nasıl bir işlevi vardır ?*

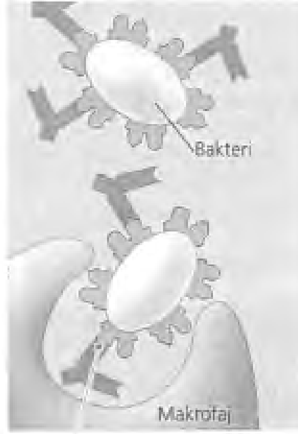
▼ **Şekil 43.19 Antijeni ortadan kaldırmanın antikor aracılıklı mekanizmaları.**

Nötralizasyon



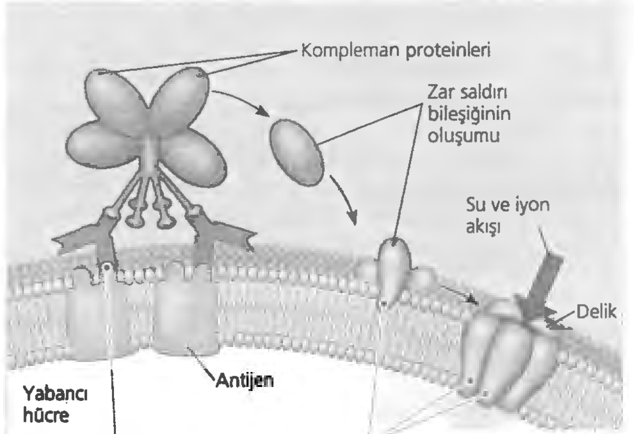
Bir virüsün yüzeyindeki antijenlere bağlanan antikorlar, onun bir konakçıya bağlanabilme yeteneğini engeller.

Opsonizasyon



Bir bakterinin yüzeyindeki antijenlere bağlanan antikorlar, makrofajlar ve nötrofiller tarafından gerçekleştirilecek fagositozu uyarır.

Kompleman sisteminin etkinleştirilmesi ve delik oluşumu



Yabancı bir hücrenin yüzeyindeki antijenlere bağlanan antikorlar, kompleman sistemini etkinleştirir.

Kompleman sisteminin aktifleşmesinin ardından, zar saldırı kompleksi, yabancı hücrenin zarında delikler oluşturarak su ve iyonların içeriye dolmasına yol açar. Hücre şişerek sonunda parçalanır.

şekillerde işaretlemektedirler. Bu faaliyetlerin en basiti olan *nötralizasyon* olayında antikorlar virüs yüzey proteinlerine bağlanır (**Şekil 43.19**, sol). Bağlanan antikorlar, konak hücrenin enfekte edilmesini önlemekte, böylece virüsü nötralize etmektedir. Benzer şekilde, bazen antikorlar da vücut sıvılarına salınmış toksinlere bağlanarak, onların vücut hücrelerine girmelerine engel olmaktadır. *Opsonizasyon* olarak adlandırılan bir başka süreçte, bakterilerin üzerindeki antijenlere bağlanan antikorlar, makrofaj ya da nötrofiller tarafından kolayca tanınan yapılar sunar ve bu nedenle fagositozu artırır (**Şekil 43.19**, orta). Her antikorun iki antijen bağlama bölgesi olduğundan, antikorlar bazen bakteri hücrelerini, virüs parçacıklarını ya da diğer yabancı maddeleri bir küme şeklinde bağlamak suretiyle fagositozu kolaylaştırmaktadır.

Antikorlar, bazen patojenleri ortadan kaldırmak için kompleman sisteminin proteinleriyle birlikte çalışırlar (*Kompleman* ismi, bakterilere yönelik antikor kaynaklı saldırıların etkinliğini bu proteinlerin artırdığını ifade etmektedir.) Bir yabancı hücre üzerindeki (ya da zarflı virüsteki) antijen-antikor kompleksine bir kompleman proteininin bağlanması, kompleman sistemindeki her proteinin bir sonrakini etkinleştirmesini sağlayacak zincirleme bir tepkimeyi tetikler. Aktive olmuş kompleman proteinleri eninde sonunda, yabancı hücrenin zarında delik meydana getirecek bir *zar saldırı kompleksi* oluşturur. İyonlar ve su hücrenin içine dolarak, şişmeye ve parçalanmaya neden olur (**Şekil 43.19**, sağ). İster doğal bağışıklık, isterse kazanılmış bağışıklık savunma sistemleri içinde olsun, zincirleme tepkimelerle kompleman protein aktivasyonu, yabancı hücrelerin parçalanmasıyla sonuçlanır; ve yangıyı teşvik eden ya da fagositozu uyaran faktörleri üretir.

Antikorlar fagositozu kolaylaştırdığı zaman (bakınız Şekil 43.19, orta), aynı zamanda humoral bağışık cevabın da daha duyarlı olmasına yardım ederler. Fagositozun, makrofaj ve dendritik hücrelerin yardımcı T hücrelerine antijen sunmasını ve uyarmasını sağladığı, buna karşılık o T hücrelerinin antikorlarının da fagositoza katkıda bulunduğu anımsanacaktır. Kazanılmış bağışıklıkla doğal bağışıklık arasındaki bu pozitif geri bildirim, enfeksiyona karşı koordineli, etkili bir cevabın oluşmasına katkı yapar.

Antikorlar, vücut sıvıları içerisindeki cevabın temel taşı olmalarına karşın, enfekte olmuş vücut hücrelerinin ölmelerini sağlayacak bir mekanizmayı da kullanmaktadırlar. Bir virüs, viral proteinlerini sentezlemek için hücrenin biyosentez sistemini kullandığı zaman, virüse ait bu ürünler hücrenin yüzeyinde görünebilir. Eğer bu virüs proteinlerinin epitoplarına özgül olan antikorlar, açığa çıkan proteinlere bağlanırsa, bağlı antikorun hücre yüzeyindeki varlığı, bir doğal katil hücreyi oraya çağırabilir. Doğal katil hücre, daha sonra, enfekte olmuş hücreyi apoptozise götürecek proteinleri ortama salar.

B hücreleri, immünoglobulinin (Ig) beş farklı formunu ifade edebilir. Bir B hücresinin her formu ya da *sınıfı*, özdeş antijen bağlama özgüllüğüne sahiptir; ancak birbirinden farklı bir ağır zincir C bölgesi vardır. IgD olarak bilinen B hücresi antijen reseptörü, zara bağlıdır. Diğer dört sınıf, çözünür antikorlardan oluşmuştur. IgM, üretilen çözünür antikorların ilk sınıfıdır. Daha sonra gelen IgG, kanda en fazla bulunan antikordur. Biz IgG'nin işlevi üzerinde daha çok duracağız ve geriye kalan iki antikor sınıfının (IgA ve IgE) bağışıklık ve hastalıklardaki rollerini inceleyeceğiz.

Humoral ve Hücresel Bağışıklık Cevaplarının Özeti

Daha önce de belirtildiği gibi humoral ve hücresel cevapların her ikisi de birincil ve ikincil bağışık cevapları içerebilir. Her bir tipin hafıza hücreleri -yardımcı T hücreleri, B hücreleri ve sitotoksik T hücreleri- ikincil cevabın oluşmasını sağlar. Örneğin, vücut sıvıları daha önce karşılaşılmış olan bir patojenle yeniden enfekte olduğu zaman, hafıza B hücreleri ve hafıza yardımcı T hücreleri ikincil humoral cevabı başlatır. **Şekil 43.20**, humoral ve hücresel bağışık cevapları başlatan olayları tekrar göz önüne sermekte, yardımcı T hücresinin merkezi rolünü vurgulamakta ve kazanılmış bağışıklığın yararlı bir özeti olarak işlev görmektedir.

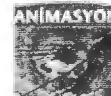
Aktif ve Pasif Bağışıklama

Kazanılmış bağışıklıkla ilgili olarak şimdiye kadar üzerinde durmuş olduğumuz **aktif bağışıklık**, bir patojenin vücudu enfekte etmesi sonucu birincil ya da ikincil cevapları tetikleyen savunma sistemiydi. Bunun tersi olarak, hamile bir kadının kanındaki IgG antikorları plasentayı geçerek fetüse ulaşınca, farklı tip bir bağışıklık oluşmaktadır. Aktarılan antikorlar, özgül oldukları patojenle karşılaşınca hemen tepki vermektedirler. Bu savunma **pasif bağışıklık** olarak adlandırılmaktadır; çünkü anne tarafından sağlanan antikorlar, yeni doğanı daha önce hiç karşılaşmadığı patojenlere karşı korumaktadır. Pasif bağışıklıkta, alıcının B ve T hücreleri olayla ilintili olmadığından, aktarılmış antikorların ömrü ne

Humoral (antikor kaynaklı) bağışık tepki
Hücresel bağışık tepki
Anahtar
Uyarır
Oluşturur
Antijen (1. karşılaşma)
Fagosite edilmiş
Antijen sunucu hücre
B hücresi
Yardımcı T hücresi
Sitotoksik T hücresi
Bellek yardımcı T hücreleri
Antijen (2. karşılaşma)
Plazma hücreleri
Bellek B hücreleri
Bellek sitotoksik T hücreleri
Etkin sitotoksik T hücreleri
Salgılanmış antikorlar
Antijenlere bağlanarak, kan ve lenfteki hücre dışı patojenlere karşı onları nötralize ederek veya onları fagosite edici hücreler ve kompleman proteinleri için daha açık hedefler haline getirerek savunma yaparlar.
Hücre içi patojenlere ve kansere karşı enfekte veya kanserleşmiş hücrelere bağlanarak onları parçalama yoluyla savunma yaparlar.

▲ Şekil 43.20 **Kazanılmış bağışık cevaba genel bir bakış.**

? *Her siyah ya da kahverengi oku, birincil ya da ikincil cevabın temsilcisi olarak tanımlayınız.*



BioFlix İmmünoloji üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

kadarsa (birkaç hafta ile birkaç ay) bağışıklık da o kadar süre varlığını korur.

Doğumdan sonra, emziren anne, hastalıklara karşı savunmayı yavrusuna aktarmaya devam eder. Anne sütünde bulunan IgA antikorları, çocuğun bağışıklık sistemi gelişirken çocuğun sindirim kanalına ilave pasif bağışıklık sağlar. Daha sonraki yaşamda, IgA aktif bağışıklıkta işlev görür: Gözyaşı, tükürük ve mukus içerisinde salgılanan IgA antikorları, hem erkek hem de dişilerin müköz zarlarını korur.

Hem aktif hem de pasif bağışıklık yapay olarak uyarılabilir. Aktif bağışıklık, vücuda **aşılama** yoluyla antijenlerin verilmesiyle sağlanabilir. Edward Jenner, 1796 yılında, genelde sadece ineklerde görülen hafif bir hastalık olan sığır çiçek hastalığı geçirmiş süt sağan kişilerin, çok daha tehlikeli bir hastalık olan çiçek hastalığına yakalanmadığını kaydetti. İlk kayda girmiş bağışıklama (aşılama ya da **vaccination,** Latince *vacca*, inek) olayında Jenner, sığır çiçeği virüsünü, çok yakın akrabası olan çiçek hastalığı virüsüne karşı kazanılmış bağışıklığı uyarmak için kullanmıştır. Günümüzde, birçok antijen kaynağı aşı yapımında kullanılmaktadır; etkisiz hale getirilmiş bakteri toksinleri, öldürülmüş patojenler, patojenlerin parçaları, genelde hastalık yapamayacak düzeyde zayıflatılmış olan patojenler ve hatta mikropların proteinlerini kodlayan genler bunlar arasında yer almaktadır. Bu ajanların hepsi birincil bağışık cevabın ve bağışıklıkla ilgili hafızanın oluşumuna neden olduğundan dolayı, kendisinden aşının üretildiği patojenle karşılaşmak, hızlı ve güçlü bir ikincil bağışık cevabı tetikler (bakınız Şekil 43.15).

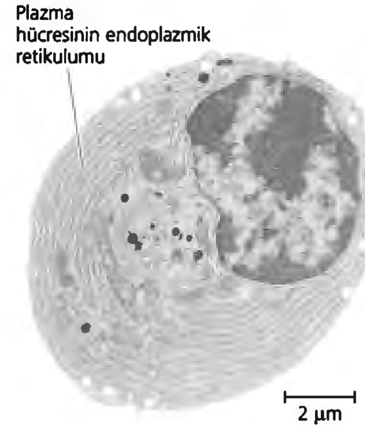
Bir zamanlar çok fazla sayıda insanın ölümüne ya da sakatlanmasına neden olmuş çok sayıdaki bulaşıcı hastalığa karşı aşılama kampanyaları başarılı olmuştur. Dünya çapında bir aşılama kampanyası, çiçek hastalığını 1970'lerin sonunda tümüyle ortadan kaldırmıştır. Endüstrileşmiş ülkelerde, bebek ve çocukların düzenli olarak aktif bağışık kılınmaları, bir zamanların korkulan hastalıkları olan çocuk felci (polio), kızamık ve boğmaca vakalarının önemli ölçüde azalmasını sağlamıştır. Maalesef, tüm patojenlerle aşılama yoluyla başa çıkmak her zaman kolay olmamaktadır. Ayrıca bazı aşılar, dünyanın az gelişmiş bölgelerinde kolayca elde edilememektedir.

Aşıların güvenliği ve hastalık riskleri ile ilgili yanlış bilgilenmeler, bazı ebeveynlerin mevcut etkili aşılarla çocuklarını aşılatmamalarına yol açmaktadır. Sonuçta, önemli ve gelişen bir genel sağlık sorunu ortaya çıkmıştır. Bir örnek olarak kızamığı ele alalım. Aşılanmanın yan etkileri son derece azdır: Bir milyon çocuktan birinde kızamık aşısına karşı önemli ölçüde bir alerji gelişmiştir. Ama hastalık oldukça tehlikelidir: Yaklaşık 1.000 hastadan birinde *ansefalit* adı verilen beyin yangısı gelişmektedir. Dünya çapında, kızamıktan ölenlerin sayısı her yıl 20.000'den fazladır. Üzücü olan, Büyük Britanya, Rusya ve Amerika Birleşik Devletleri'nin bazı kısımlarında kızamık hastalığıyla ilgili aşılama oranlarındaki düşüşlerin, son zamanlarda kızamık salgınlarının ortaya çıkmasına ve önemli sayıda önlenebilir ölüme yol açmış olmasıdır.

Yapay pasif bağışıklık kazandırma olayında bağışık bir hayvandan alınan antikorlar, bağışık olmayan bir hayvana enjekte edilmektedir. Örneğin, zehirli yılanlar tarafından ısırılan insanlar, bazen, antiserum ile tedavi edilirler. Antiserum, zehirli yılanların bir ya da daha fazla türünün zehrine karşı bağışık duruma getirilmiş olan koyun ya da atlardan elde edilen serumdur. Yılan ısırmasından hemen sonra antiserum enjekte edildiğinde antiserumdaki antikorlar, zehirdeki toksinleri, toksinler vücuda zarar veremeden etkisiz hale getirebilir.

Araç Olarak Antikorlar

Antikor özgüllüğü ve antijen-antikor bağlanmasının gücü, araştırma, tanı koyma ve tedavi amaçlı kullanılmaktadır. Bazı antikorlar *poliklonaldır*: Onlar, plazma hücrelerinin birçok farklı klonunun ürünleri olup, her biri farklı bir epitop için özgüldür (**Şekil 43.21**). Bir mikrobik antijene maruz kaldıktan sonra bir hayvanın ürettiği antikorlar, poliklonaldır. Bunun aksine, diğer antikorlar *monoklonaldır*: Onlar, kültürde geliştirilen tek bir B hücresi klonundan hazırlanır. Böyle bir kültür tarafından üretilmiş olan **monoklonal antikorlar,** birbirlerine özdeştir ve bir antijendeki aynı epitopa özgüldür.



▲ **Şekil 43.21 Plazma hücresi.** Plazma hücresi, salgılanacak proteinleri sentezlemeye yönelik hücrelerin ortak özelliği olan yüksek oranda endoplazmik retikulum içerir (TEM).

Monoklonal antikorlar, tıbbi tanı ve tedavideki yeni birçok gelişme için temel sağlamıştır. Örneğin, evde kullanılan gebelik test kitleri, insan koryonik gonadotropin (HCG) hormonunu saptamak için monoklonal antikorları kullanmaktadır. Embriyonun rahme implantasyonu gerçekleşir gerçekleşmez HCG üretildiğinden dolayı (bakınız Bölüm 46), bir kadının idrarında bu hormonun varlığı, hamileliği çok erken evrede belirlemek için güvenilir bir indikatörüdür. Klinikte, monoklonal antikorlar birçok hastalığın tedavisinde kullanılmaktadır. Bu tip bir tedavi için araştırıcılar, hastalıklı hücrelerdeki bir epitop için özgül olan antikorları tanımlamak için fare B hücre klonlarını kullanmaktadırlar. Daha sonra, fare antikor genleri, insan kazanılmış bağışıklık savunmasına daha az yabancı olan antikorları şifrelemesi için değiştirilir. Bilim insanları, daha sonra, insanlara enjekte edilmek üzere çok fazla miktarda antikor üretmek için "insan geni özelliği kazandırılmış" bu genleri kullanır.

Bağışıklıkta Reddetme Olayı

Aynen patojenler gibi bir başka kişiden alınan hücreler de yabancı olarak tanınabilir ve bağışık savunma tarafından saldırıya uğrayabilir. Örneğin, bir bireyden genetik olarak özdeş olmayan bir bireye deri nakli yapılacak olursa, bir hafta ka-

dar sağlıklı görünen deri daha sonra alıcının bağışık cevabı tarafından (reddedilerek) tahrip edilecektir. Akılda tutulması gereken, nakledilmiş dokuların, organların ya da uygun olmayan kan nakillerinin vücut tarafından reddedilmesi, yabancı bir antijenle karşılaşan sağlıklı bir bağışıklık sisteminin beklenen bir tepkisidir. (Hamile bir kadının kendi fetüsünü kendinden olmayan bir doku olarak algılayıp neden reddetmediği, hala yanıtlanamayan birçok yönü olan bir sorudur.)

Kan Grupları

Bir kan naklinde, alıcının bağışıklık sistemi tarafından yabancı olarak algılanmaması için alıcı ve vericinin ABO kan grupları dikkate alınmalıdır. Bölüm 14'de tartışıldığı gibi, yüzeylerinde A tipi karbonhidrat bulunan alyuvarlar, A grubu olarak nitelendirilmektedir. Benzer şekilde, B tipi karbonhidrat, B grubu alyuvarlarda bulunmakta; hem A hem de B tipini taşıyan alyuvarlar AB grubu; hiç birini taşımayan alyuvarlar ise O grubu olarak adlandırılmaktadırlar (bakınız Şekil 14.11).

ABO kan gruplarının kan nakillerini nasıl etkilediğini anlamak için, A grubu bir kişinin bağışık tepkisini ele alalım. Anlaşıldığı üzere vücutta normal olarak bulunan bazı bakteriler, A ve B karbonhidratlarına çok benzer olan epitoplara sahiptir. A grubu kana sahip bir bireyin antikorları, bakteriyel B epitopuna çok benzeyen B karbonhidratıyla da tepkimeye girecektir. A karbonhidratına çok benzeyen bakteri epitopuna karşı antikor yapılmayacaktır; zira vücudun kendi moleküllerine etkili olabilecek lenfositler, gelişmeleri sırasında ya etkisizleştirilmekte ya da yok edilmektedir. Eğer kan grubu A olan kişiye, B grubu kan nakledilirse, o kişideki B grubuna karşı antikorlar ani ve çok şiddetli bir tepkimeye gireceklerdir. Nakledilen kanın alyuvarları lizise uğrayacak, bu da titremeler, ateş, şok ve böbrek yetmezliğine neden olacaktır. Aynı çerçevede, verilen B grubundaki A karşıtı antikorlar da, alıcının alyuvarlarıyla tepkimeye girecektir. Bu etkileşimler, O kan grubuna sahip bireylerin başka herhangi bir kan grubundan kan almasını önlemesine karşın, yakın zamanda A ve B gruplarındaki karbonhidratları alyuvarlardan ayırabilen enzimlerin keşfi, bu problemi belki ortadan kaldırabilir.

Doku ve Organ Nakilleri

Doku ve organ nakilleri gerçekleştirildiğine ya da yama yapıldığında, MHC molekülleri, ret olayına yol açan bağışık cevabı uyarmaktadır. Her omurgalı türü, her bir MHC geni için birçok allele sahiptir; bu, biçim ve net elektrik yükü bakımından değişiklik gösteren antijen parçacıklarını sunmalarına olanak tanır. MHC moleküllerindeki bu çeşitlilik, tek yumurta ikizleri dışında hiçbir bireyin bir diğeriyle aynı yapıda olmamasını neredeyse garantiler. Bu nedenle, doku ve yama nakledilenlerin büyük çoğunluğunda, nakledilen dokunun üzerindeki MHC molekülleri alıcı tarafından yabancı görülmektedir. Ret olayını en aza indirmek için doktorlar, verici ve alıcı dokularındaki MHC moleküllerinin olabildiğince benzer olmasına dikkat etmektedir. Ayrıca alıcı, bağışık cevabı baskılayan ilaçlar kullanmaktadır (ancak bu uygulama aynı zamanda alıcıyı enfeksiyonlara karşı daha duyarlı kılmaktadır.)

Bir bireyden diğerine kemik iliği nakli de bağışık reaksiyona yol açabilir; ancak bu farklı bir nedenden dolayıdır. Kemik iliği nakilleri lösemi ve diğer kanserlerin tedavisinde olduğu gibi bazı kan hastalıklarında da kullanılmaktadır. Kemik iliğinin naklinden önce alıcının, kendi kemik iliği hücrelerini öldürecek ışınlama ile anormal hücrelerin kaynağı yok edilmektedir. Bu tedavi, alıcının bağışıklık sistemini etkin bir şekilde ortadan kaldırmakta, doku reddi olasılığını en aza indirmektedir. Ancak, nakledilen kemik iliğindeki lenfositler alıcıya karşı tepki oluşturabilmektedir. Bu *greft versus host reaksiyonu*, eğer alıcı ve vericinin MHC molekülleri iyi eşleştirilmişse sınırlı kalabilmektedir. Kemik iliği verici programları sürekli olarak gönüllü aramaktadır; çünkü, MHC moleküllerindeki yüksek orandaki çeşitlilik, verici havuzunu geniş tutmayı zorunlu kılmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 43.3

1. Timüssüz doğan bir çocukta, hangi hücre ve işlevler kusurlu olacaktır? Açıklayınız.
2. Antikorları belirli bir proteazla muamele etmek, ağır zincirleri ikiye bölerek Y-şekilli molekülün iki kolunu açığa çıkarmaktadır. Antikorlar, bu durumda işlevlerini nasıl sürdürebilirler?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Yılanlarla işi olan bir kişinin belirli bir zehirli yılan türü tarafından ısırıldığını ve antiserum ile tedavi edildiğini varsayınız. Aynı tedavinin ikinci bir bu tip ısırık için neden farklı sonuçlar verebileceğini açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM **43.4**

Bağışıklık sistemi işlevindeki aksamalar, hastalıkların ortaya çıkmasına ya da şiddetlenmesine yol açabilir

Kazanılmış bağışıklık, birçok patojene karşı güçlü bir koruma sağlamasına karşın kusursuz değildir. Bölümün bu son kısmında, ilk olarak, kazanılmış bağışıklık engellendiği ya da yanlış düzenlendiği zaman meydana gelecek sorunları inceleyeceğiz. Daha sonra, patojenlerin konak bağışık cevaplarının etkinliğini azaltan bazı evrimsel adaptasyonlarına göz atacağız.

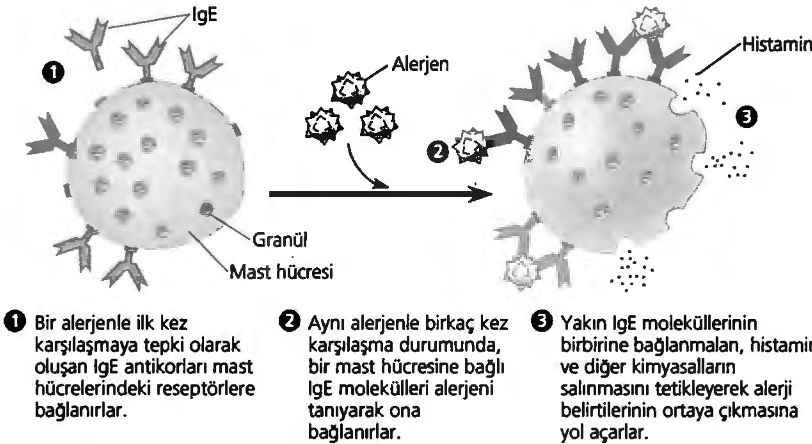
Abartılı, Kendi Kendini Yöneten ve Azalmış Bağışık Yanıtlar

Lenfositler, diğer vücut hücreleri ve yabancı maddeler arasındaki çok düzenli etkileşimler, birçok patojene karşı olağanüstü koruma sağlayan bir bağışık tepki oluşmasına yol açar. Alerjik, otoimmün ya da bağışıklık yetersizliği gibi hastalıklarda, bu duyarlı denge bozulduğu zaman, etkileri sıklıkla ciddi ve bazen de yaşamı tehdit edici olabilmektedir.

Alerjiler

Alerjiler, **alerjen** adı verilen bazı antijenlere karşı abartılmış (aşırı duyarlı) tepkilerdir. En yaygın alerjilerde IgE sınıfına ait antikorlar rol oynar. Örneğin, plazma hücreleri polen tanelerinin yüzeyindeki antijenlere karşı özgül IgE antikorları salgıladıkları zaman, saman nezlesi ortaya çıkar (**Şekil 43.22**). Bazı IgE antikorları kaideleriyle, bağ dokusundaki mast hücrelerine tutunurlar. Vücuda giren polen taneleri, daha sonra, bu IgE antikorlarının antijen bağlama kısımlarına tutunur. Bu tutunma, komşu IgE moleküllerinin bağlantı kurmasına yol açar ve granüllerinden (keseciklerinden) histamin ve diğer yangı oluşturan kimyasalları salgılamaları için mast hücrelerini uyarır. Bu uyarılar, birkaç tip hücre üzerine etki yaparak tipik alerji belirtilerinin ortaya çıkmasına neden olur: hapşırma, burun akıntısı, gözlerde yaşarma ve soluk almayı güçleştirebilecek, düz kaslardaki kasılmalar. Antihistaminler olarak adlandırılan ilaçlar, histamin reseptörlerini tıkayarak alerji belirtilerini (ve yangıyı) azaltırlar.

Ani gelişen alerjik tepki, bazen tüm vücutta oluşan ve alerjenle karşılaşıldığında saniyeler içinde gelişen, yaşamı tehdit edici *anafilaktik şoka* yol açabilir. Anafilaktik şok, mast hücreleri içeriğinin geniş ölçekte salınması sonucu, yüzeysel kan damarların ani genişlemesiyle birlikte kan basıncının hızlı düştüğü ve aynı zamanda bronşiollerin daraldığı bir gelişmedir. Kan akışının yokluğu ve nefes alamamaya uygun olarak birkaç dakika içerisinde ölüm olabilir. Arı zehrine ve penisiline karşı alerjik tepkiler, bu maddelere aşırı duyarlı olan bireylerde anafilaktik şoka yol açabilir. Aynı şekilde, yer fıstığına, balığa ya da midyeye çok alerjik olan kişiler, bu alerjen maddelerden sadece çok küçük bir miktar yeseler bile ölebilirler; çünkü bu alerjenler, sindirim kanalının yüzeyindeki mast hücreleriyle etkileşen reaksiyonları tetiklerler. Aşırı duyarlı olan kişiler sıklıkla yanlarında, alerjik tepkiyi azaltan epinefrin hormonu içeren şırıngalar taşımaktadır (bakınız Şekil 45.8).



▲ **Şekil 43.22 Mast hücreleri, IgE ve alerjik tepki.** Bu örnekte, alerjen olarak polen tanecikleri görülmektedir.

Otoimmün Hastalıklar



▲ **Şekil 43.23 Eklem romatizması nedeniyle deforme olmuş ellerin röntgeni.**

Bağışıklık sisteminin, bazı kişilerde, vücudun belirli moleküllerine karşı aktif olması, **otoimmün hastalıkların** oluşmasına yol açmaktadır. Bunun gibi kendine hoşgörünün yok olmasının birçok şekli vardır. Genelde *lupus* olarak adlandırılan *sistemik lupus erythematosus* hastalığında, bağışıklık sistemi, normal hücre parçalanması sonucu açığa çıkan histonlara ve DNA'ya karşı antikorlar oluşturmaktadır. Vücudun kendisine tepki veren bu antikorlar, deride kızarıklıklara, ateşe, eklem yangılarına (artrit) ve böbrek yetmezliğine yol açar.

Diğer bir otoimmün hastalık olan *eklem romatizması* (*romatoid artrit*), eklemlerdeki kemik ve kıkırdaklarda ağrılı yangılara ve hasara yol açar (**Şekil 43.23**). *Tip I şeker hastalığında* (*tip 1 diabetes mellitus*), pankreasın insülin üreten beta hücreleri, otoimmün sitotoksik T hücrelerinin hedefidir. Gelişmiş ülkelerde en yaygın kronik nörolojik otoimmün hastalık, *multiple sklerozdur*. Bu hastalıkta, T hücreleri merkezi sinir sistemine sızar. Sonuç, birçok nöronun belirli bölümlerini sarmalayan miyelin kılıfın (bakınız Şekil 48.12) tahrip edilmesi ve böylece nöron fonksiyonundaki bozulmaya bağlı olarak kasların felç olmasıdır.

Cinsiyet, genetik ve çevre, otoimmün hastalıklara yatkınlığı etkiler. Örneğin, bazı ailelerin bireyleri, belirli otoimmün hastalıklara daha fazla yatkındırlar. Ayrıca, çoğu otoimmün hastalık kadınları erkeklerden daha fazla etkiler. Kadınlar, multiple skleroza ve eklem romatizmasına erkeklerden iki ile üç kat, lupusa da dokuz kat daha fazla yakalanma olasılığına sahiptirler. Bu cinsiyete göre farklılık ve otoimmün hastalıkların endüstrileşmiş ülkelerde daha fazla görülmesi, halen yoğun olarak araştırılmakta olan bir konu olup, çoğunlukla tahrip edici olan bu hastalıklarla ilgili öğrenilecek çok şey vardır.

Aşırı yorulma, Stres ve Bağışıklık Sistemi

Aşırı yorulmanın çeşitli tipleri ve stres, bağışıklık sistemi işlevini etkiler. Örneğin, soğuk algınlığı ve üst solunum yolları enfeksiyonlarına yatkınlığı ele alalım. Makul düzeyde egzersiz, bağışıklık sistemi işlevini artırarak enfeksiyonlara yakalanma olasılığını azaltır. Bunun aksine, tükenme noktasına kadar süren egzersizler, daha sık enfeksiyon oluş-

masına ve daha ağır semptomlara yol açar. Maraton koşucuları üzerinde yapılan araştırmalara göre, egzersiz yoğunluğu en kritik değişkendir. Genelde, bu koşucular, daha hareketsiz emsallerine göre ılımlı egzersiz döneminde daha seyrek hasta olmakta, ancak zorlu bir yarışmanın hemen sonrasında hastalanma sıklığı belirli bir şekilde artmaktadır. Benzer şekilde, psikolojik stresin, hormonal, sinir ve bağışıklık sistemlerinin etkileşimlerini değiştirerek, bağışıklığın düzenlenmesini bozduğu gösterilmiştir (bakınız Şekil 45.21). Yakın zamandaki araştırmalar, dinlenmenin bağışıklık için önemli olduğunu ortaya koymuştur: Bir gecede ortalama 7 saatten az uyuyan yetişkinlerin, en az 8 saat uyuyanlara oranla soğuk algınlığı virüsüyle karşılaştıklarında, üç kat daha fazla hasta oldukları gözlenmiştir.

Bağışıklık Eksikliği Hastalıkları

Bir bağışıklık sisteminde antijenlere tepki eksik ya da bozuksa, buna **bağışıklık eksikliği** hastalığı adı verilir. *Doğuştan olan bağışıklık eksikliği*, genetik ya da bağışıklık sistemindeki gelişimsel bozukluktan kaynaklanır. *Kazanılmış bağışıklık eksikliği* ise, kimyasal ya da biyolojik ajanlara maruz kalmanın ardından yaşamda daha sonra ortaya çıkar. Nedeni ve özelliği ne olursa olsun, bağışıklık eksikliği sık ve yinelenen enfeksiyonlara yol açabilir ve belirli kanserlere karşı duyarlılığı artırır.

Doğuştan olan bağışıklık eksiklikleri, çeşitli bağışıklık sistem hücrelerinin gelişimindeki kusurlardan ya da antikorlar ve kompleman sistemin proteinleri gibi özel proteinlerin sentezindeki bozukluklardan ortaya çıkar. Genetik kusura bağlı olarak, doğuştan olan ya da kazanılmış savunmalar -ya da her ikisi birden- yetersiz kalabilir. Ağır kombine bağışıklık eksikliğinde (SCID), işlevsel lenfositler ya azdır ya da hiç yoktur. Bağışık cevaptan yoksun olan SCID hastaları, zatürree ve menenjit gibi hastalıklara duyarlıdır ve çocuklarda ölüme neden olabilir. Tedaviler arasında kemik iliği ve kök hücre nakilleri yer almaktadır.

Bazı ajanlara maruz kalmak, yaşamda daha sonra gelişen bağışıklık eksikliklerine yol açmaktadır. Otoimmün hastalıklara ya da doku reddine karşı kullanılan ilaçlar, bağışıklık sistemini baskılayarak, savunmayı zayıflatmaktadır. Özellikle lenfatik sisteme zarar veren Hodgkin hastalığı gibi bazı kanserler, bağışıklık sistemini baskılamaktadır. Kazanılmış bağışıklık eksiklikleri, psikolojik stresten kaynaklanan geçici tiplerle, HIV virüsünün neden olduğu yıkıcı **kazanılmış bağışıklık eksikliği sendromu (AIDS)** arasında değişen bir yayılım gösterir. Sonraki bölümde AIDS konusunu ayrıntısıyla tartışacağız ve patojenlerin kazanılmış bağışık cevaptan nasıl kurtuldukları üzerinde duracağız.

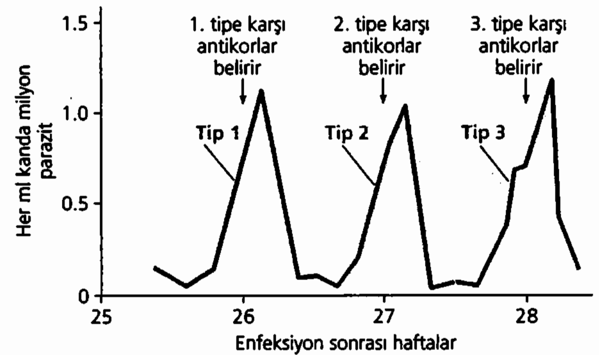
Patojenlerin Bağışıklık Sisteminden Sakınmalarının Temelini Oluşturan Evrimsel Adaptasyonları

EVRİM Hayvanlarda patojenleri uzak tutan bağışıklık sistemleri evrimleştiğinde, patojenlerde de bağışık tepkileri bozan mekanizmalar evrimleşmiştir. İnsan patojenlerini örnek olarak kullanıp, antijenik varyasyon, latentlik ve bağışıklık sistemine doğrudan saldırma gibi bazı ortak mekanizmaları inceleyeceğiz.

Antijenik Varyasyon

Bir patojen için vücudun savunmalarından kurtulmanın bir mekanizması, bağışıklık sistemine karşı görüntüsünü değiştirmektir. Bağışıklık hafızası, hayvanın karşılaştığı yabancı epitopların kaydını tutmaktır. Eğer bu epitopları sergilemiş olan patojen, artık bunu yapmazsa, hafıza hücrelerinin sağladığı hızlı ve güçlü cevabı tetiklemeksizin konağı yeniden enfekte edebilir ya da konağın içinde kalabilir. Epitop sergilemesinde, *antijenik varyasyon* olarak adlandırılan bu tip değişiklikler, bazı virüs ve parazitler için olağandır. Uyku hastalığına (trypanosomiasis) neden olan parazit, buna bir örnek oluşturur. Tüm yüzeyini kaplayan proteinin 1.000 farklı tipini rastgele değiştirebilen bu patojen, etkili bir kazanılmış bağışık cevapla karşılaşmadan vücuttaki varlığını sürdürebilir (**Şekil 43.24**).

Antijenik varyasyon, influenza ya da "grip" virüsünün hala genel bir sağlık sorununu olmayı sürdürmesinin nedenidir. Konak olan bir insandan diğerine geçerek çoğalırken, grip virüsü mutasyona uğrar. Bağışıklık sistemi tarafından tanınmayı azaltan herhangi bir değişiklik, seçici bir avantaj sağladığından, virüs sürekli olarak bu tip değişiklikleri biriktirir. Grip virüsünün yüzeyindeki bu tip farklılıklar, her yıl yeni bir grip aşısının yapılıp dağıtılmasına yol açmaktadır. Ancak, daha büyük bir tehlike, insan grip virüsünün zaman zaman domuz ya da tavuk gibi evcil hayvanları enfekte eden virüslerle gen alış verişinde bulunmasıdır. Bu olduğunda, grip o denli farklı bir görünüme kavuşmaktadır ki, insan toplumundaki hiçbir hafıza hücresi bu yeni ırkı tanımamaktadır. Grip virüsünün 1918-1919 yıllarında neden olduğu böyle bir olay,



▲ **Şekil 43.24 Uyku hastalığını oluşturan parazitteki antijen varyasyonu.** Kronik bir uyku hastasından alınan kan örneklerinde, parazitin yüzey kılıf proteinlerindeki döngüsel varyasyon gözlenmektedir. Bu haftalık varyasyon, parazitin kazanılmış bağışıklıktan kurtulmasına izin verdiğinden, enfeksiyon kronik hale gelmiştir.

Amerika Birleşik Devletleri'nde yarım milyondan fazla insanın ölümüne yol açmıştır (bakınız Şekil 19.9). Dünya çapında, 20 milyondan fazla insan ölmüş olup, bu sayı I. Dünya Savaşında ölenlerden daha yüksektir.

2009 yılında, H1N1 olarak adlandırılan bir grip virüsü, normalde domuzlarda, kuşlarda ve insanlarda dolaşan grip virüslerden gelen genlerin yeni kombinasyonunu içerdiği ortaya çıkmıştır. İnsan toplumunda hızla yayılan bu virüs, dünya çapında boyutlara ulaşan bir *pandemi* oluşturmuştur. Neyse ki, hızla geliştirilen bir H1N1 aşısı, bu yayılımın önüne kısa zamanda geçmeyi sağlamıştır.

Latentlik

Bazı virüsler, konakçıyı enfekte ettikten sonra *latent* dönem olarak da adlandırılan bir inaktif bir duruma geçer. Bu şekildeki inaktif virüsler, çoğu viral proteini sentezlemeyi durdurduğundan ve tipik olarak serbest virüs parçacıkları oluşturmadıklarından kazanılmış bir bağışık cevap oluşumunu tetiklemezler. Yine de, virüs genomu, enfekte hücrelerin çekirdeklerinde ya ayrı bir ufak DNA molekülü ya da konakçı genomuna kaynaşmış bir kopya olarak varlığını sürdürür. Latentlik, tipik olarak, koşulların virüs aktarılması için uygun olacağı ya da örneğin konağın başka bir patojen tarafından enfekte edilip koşulların konağın yaşaması için elverişli olmadığı zaman kadar sürer. Böyle koşullar, yeni konakları enfekte edebilen virüs parçacıklarının sentezini ve salınmasını tetikler.

İnsan duyu nöronlarına yerleşen herpes simplex virüsleri, latentlik için iyi bir örnek oluşturur. Tip 1 virüsü, daha çok ağız bölgesindeki uçuklara neden olurken, tip 2 virüsü, çoğu genital herpes vakalarının sorumlusudur. Duyu nöronları görece daha az MHC I molekülleri oluşturduğundan, enfekte olmuş hücreler dolaşımdaki lenfositlere viral antijenleri sergilemekte yetersiz kalır. Ateş, duygusal stres ya da adet görme gibi uyarılar, virüslerin yeniden aktifleşerek çoğalmalarına ve çevredeki epitel dokuya yayılmalarına neden olur. Tip 1 virüsün aktifleşmesi, ağız çevresinde "uçuk" olarak adlandırılan yaraların oluşmasına yol açabilir. Tip 2 virüsü, genital uçuklara neden olabilir, ancak gerek tip 1 gerekse tip 2 ile enfekte insanlar çoğunlukla belirti göstermezler. Cinsel yolla bulaşan tip 2 virüsünün enfeksiyonları, enfekte annelerin çocukları için ciddi tehlike oluşturur ve AIDS hastalığına neden olan HIV virüsünün bulaşmasını artırabilir.

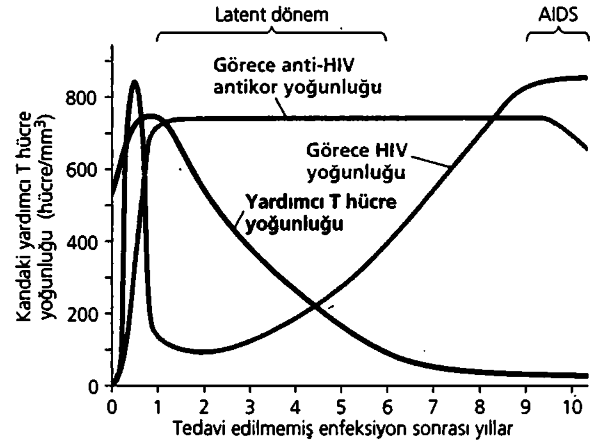
Bağışıklık Sistemine Saldırı : HIV

AIDS hastalığına neden olan insan bağışıklık eksikliği virüsü (HIV), hem kazanılmış bağışık tepkiden kaçar hem de saldırır. HIV insan vücuda girer girmez, yardımcı T hücrelerini yüksek bir etkinlikte enfekte eder. Bu hücreleri enfekte etmek için virüs, özgül olarak CD4 yardımcı proteinine bağlanır (bakınız Şekil 43.16). Ancak, HIV aynı zamanda CD4 düzeyleri düşük olan makrofajlar ve beyin hücreleri gibi hücre tiplerini de enfekte eder. HIV RNA genomu, hücre içinde revers transkripsiyon geçirir ve oluşan DNA konakçı hücrenin genomuna bağlanır (bakınız şekil 19.8). Bu formdaki virüs genomu, yeni virüs parçacıklarının üretilmesini yönetebilir.

Vücut, çoğu virüs enfeksiyonlarını ortadan kaldırmak için yeterli bağışık cevap oluştursa da, bazı HIV'ler bundan kaçabilmektedir. Bunun bir nedeni, HIV'de mevcut olan antijenik varyasyondur. Virüs, replikasyon sırasında çok yüksek oranda mutasyona uğrar. Mutasyona uğramış bazı virüslerin yüzeylerindeki değişime uğramış proteinler, antikorlarla ve sitotoksik T hücreleri ile etkileşimi azaltır. Bu tip virüsler kurtulur, çoğalır ve daha çok mutasyona uğrarlar. Böylelikle virüs, vücut içinde evrimleşir. HIV virüsünün vücutta devam eden varlığı, latentlik ile de sağlanır. Virüs DNA'sı konak hücrenin kromozomuna bağlanıp, çoğalmadan bekleyince, bağışıklık sisteminden saklanmaktadır. Bu inaktif ya da latent virüs DNA'sı, HIV için kullanılan antiviral ilaçlardan da korunmuş olmaktadır; çünkü bu ilaçlar, sadece aktif olarak replikasyon yapan virüsler üzerinde etkilidirler.

Zamanla, tedavi edilmeyen HIV enfeksiyonu sadece kazanılmış bağışıklık tepkisinden kurtulmakla kalmaz, onu da ortadan kaldırır (**Şekil 43.25**). Virüs tarafından tetiklenen hücre ölümü, yardımcı T hücrelerinin yok olmasına yol açarak hem humoral hem de hücresel bağışık cevabın bozulmasına neden olur. Sonuç, normalde sağlıklı bir bağışıklık sisteminin üstesinden gelebileceği, enfeksiyonlara ve kanserlere yatkınlık anlamına gelen AIDS hastalığına doğru gidiştir. Örneğin, sık rastlanan ve sağlıklı bireylerde hastalığa neden olmayan bir fungus olan *Pneumocystis carini*, AIDS hastası olanlarda çok ciddi zatürreeye neden olmaktadır. Aynı şekilde, AIDS hastalarında görülen ancak HIV ile enfekte olmayan insanlarda hemen hemen hiç görülmeyen bir kanser türü olan Kaposi sarkomu, herpes virüsü tarafından oluşturulmaktadır. AIDS hastalarının ölmelerindeki asıl neden HIV virüsünün kendisi değil, fırsatçı hastalıklar, sinir hasarı ve vücudun çökmesi gibi nedenlerdir.

Günümüzde, bazı ilaçlar HIV virüsünün çoğalmasını ve AIDS'in ilerlemesini yavaşlatabilmesine karşın HIV enfeksi-



▲ Şekil 43.25 **Tedavi edilmeyen bir HIV enfeksiyonunun ilerleyişi.**

yonu tedavi edilememektedir. Ne yazık ki, virüs çoğalmasının her döngüsünde oluşan mutasyonlar, ilaca dirençli HIV suşlarının ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Böyle viral ilaç dirençliliğinin etkileri, ilaç kombinasyonlarının kullanılması ile azaltılabilir; bir ilaca yakın zamanda direnç kazanmış virüsler, diğer ilaçlar tarafından baskılanabilir. Bununla birlikte, bu çoklu ilaçlara dirençli suşların ortaya çıkması, bazı hastalarda böyle çoklu ilaç "kokteyllerinin" etkisini azaltmaktadır. HIV yüzey antijenlerinden sorumlu genlerdeki sık mutasyonlar, etkili bir aşı geliştirme gayretlerine sekte vurmuştur. AIDS epidemisi Dünya çapında yayılmayı sürdürmektedir. AIDS nedeniyle 2008'de yaklaşık 2 milyon insan ölmüştür; hastalık, şimdi, Afrika'daki ölümlerin önde gelen nedenidir.

HIV'nin aktarılması, virüs parçacıklarının ya da enfekte olmuş hücrelerin insandan insana, semen, kan ya da anne sütü gibi vücut sıvıları aracılığıyla taşınmasını gerektirir. Korunmasız cinsel ilişki (yani prezervatif kullanmaksızın) ve HIV ile bulaşık iğnelerin kullanılması (tipik olarak damardan ilaç kullananlar arasında gözlenen), HIV enfeksiyonlarının büyük çoğunluğundan sorumludur. Virüs, cinsel ilişki sırasında vajinayı, vulvayı, penisi ya da rektumu döşeyen mukoza tabakasından ya da oral seks sırasında ağız yoluyla vücuda girebilir. Bu tabakalara hasar veren faktörler, özellikle cinsel yolla bulaşıp ülserleşme ve yangıya neden olan diğer enfeksiyonlar virüsün bulaşma olasılığını artırır.

HIV ile enfekte olmuş insanlar, enfeksiyonun ilk birkaç haftası içinde, HIV'e özgül antikorlar kan testlerinde henüz saptanmadan *önce* hastalığı bulaştırmaktadır (bakınız Şekil 43.25). Halen, yeni HIV enfeksiyonlarının % 10-50 kadanının yakın zamanda enfekte olmuş bireylerden kaynaklandığı görülmektedir.

Kanser ve Bağışıklık

Kazanılmış bağışıklık etkisiz kılındığında, bazı kanserlerin görülme sıklığı önemli ölçüde artmaktadır. Örneğin, tedavi edilmemiş AIDS hastalarında Kaposi sarkomu gelişme olasılığı, sağlıklı bireyler için olandan 20.000 kez daha büyüktür. Bu gözlem, öngörülmemişti. Eğer bağışıklık sistemi sadece kendinden olmayanı tanıyorsa, kanserin tipik özelliği olan kendi hücrelerinin kontrolsüz çoğalmasını bu sistemin tanıyamaması gerekirdi. Ancak, tüm insan kanserlerinin yaklaşık % 15-20'sinde virüslerin etkisi olduğu ortaya konulmuştur. Çünkü, bağışıklık sistemi, virüs proteinlerini yabancı olarak tanıyabilmekte, kansere neden olabilen virüslere karşı ve virüslere sığınak oluşturan kanser hücrelerine karşı savunma yapabilmektedir.

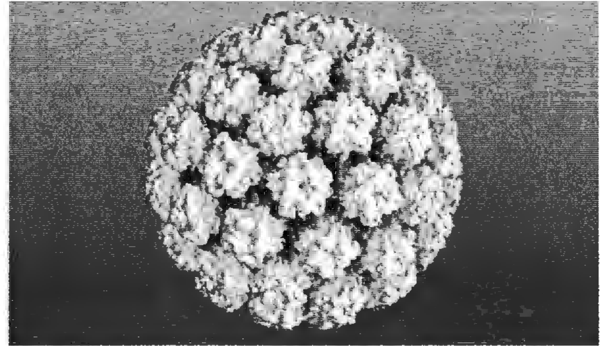
Bilim insanları, insanlarda kansere yol açabilen altı virüs belirlemiştir. Kaposi sarkoma herpes virüsü, bunlardan biridir. Karaciğer kanserini tetikleyebilen hepatit B virüsü, bir diğeridir. Hepatit B virüsü için 1986 yılında geliştirilen bir aşı, belirli bir insan kanserini önlemeye yönelik ilk aşı olma özelliğini taşımaktadır. Virüslerin indüklediği kanserler üzerindeki hızlı gelişmeler, devam etmektedir. Rahim ağzı kanserine karşı 2006 yılında tanıtılan bir aşı, dünyada her yıl yarım milyondan fazla kadını etkileyen bir hastalığın etkeni olan insan papilloma virüsüne (HPV) karşı kazanılan önemli bir zafer olarak nitelendirilmektedir (**Şekil 43.26**).

▼ **Şekil 43.26**

ETKİ

Rahim Ağzı Kanserine Karşı Aşılanma

1970'li yıllarda, Heidelberg, Almanya'da çalışmakta olan Harald zur Hausen, insan papilloma virüsünün (HPV) rahim ağzı kanseri oluşturduğunu ileri sürdü. Çoğu bilim insanı, cinsel yolla bulaşan ve en sık rastlanan bir patojen olan HPV'nin kanser oluşturacağı konusunda şüpheci bir görüş içindeydiler. Ancak, on yıllık bir çalışma sonunda zur Hausen, rahim ağzı kanseri olan hastalardan belirli iki tip HPV izole etmeyi başardı. Diğer araştırmacılara hızla ulaştırdığı örneklerden sonra, rahim ağzı kanserine karşı oldukça etkili aşılar geliştirildi. 2008 yılında, zur Hausen bu buluşundan dolayı, Fizyoloji ve Tıp alanındaki Nobel ödülünü paylaştı. HPV virüsünün bu bilgisayar çizimi, aşılamada antijen olarak kullanılan çok sayıdaki kapsid proteinlerini (sarı) göstermektedir.



NEDEN ÖNEMLİ? Amerika Birleşik Devletlerinde her yıl 4.000'den fazla kadın rahim ağzı kanserinden ölmekte ve kanserden ölümlerde dünyada beşinci sırada gelmektedir. Genç kadınlarda ve 13 yaş öncesi kızlarda Gardasil ya da Cervarix ile aşılanma, çoğu rahim ağzı kanserinin etkeni olan HPV virüsleriyle enfekte olma olasılığını önemli ölçüde azaltmaktadır.

DİĞER KAYNAKLAR L. R. Badenet et al., Human papillomavirus vaccine: Opportunity and challenge, *New England Journal of Medicine* 356: 1990-1991 (2007).

EĞER ÖYLE İSE? Kansere neden olan HPV tipleriyle enfekte olmuş kadınların sağlık durumlarını izlediğinizi varsayınız. Neden bu kadınların az bir bölümünde bu kanser ortaya çıkar? (*İpucu:* s. 376'daki Şekil 18.25'e ve eşliğindeki metne bakınız.)

KAVRAM KONTROLÜ 43.4

1. Myasthenia gravis hastalığında, antikorlar kas hücreleri üzerindeki bazı reseptörlere bağlanarak onları tıkamaktadırlar. Bu hastalık en doğru, bağışıklık eksikliği hastalığı olarak mı, otoimmün bir hastalık olarak mı yoksa alerjik bir tepkime olarak mı sınıflandırılır ? Açıklayınız.
2. Herpes simplex tip 1 virüsü ile enfekte olmuş bireylerde, üşüttüklerinde ya da benzer enfeksiyonlarda ağız yaraları oluşmaktadır. Bu yerleşim yerinin virüs için nasıl bir yararı olabilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Makrofaj eksikliği, bir bireyin doğal ve kazanılmış savunmalarını nasıl etkiler?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

43 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 43.1

Doğal bağışıklıkta tanıma ve verilen tepki, patojen gruplarının ortak özelliklerine dayanmaktadır (s. 930-935)

- Hem omurgasızlarda hem de omurgalılarda, **doğal bağışıklık** fiziksel ve kimyasal engellerle olduğu kadar, hücresel savunmalarla da desteklenir. Doğal bağışık cevapları etkinleştirmek, çok geniş bir **patojen** grubuna özgül proteinlerin tanınmasına bağlıdır. Böceklerde, engelleri aşabilen patojenler, hemolenfteki antimikrobiyal peptidler salgılayan hücreler tarafından yok edilir. Omurgalılarda hasarsız deri ve müköz zarlar, patojenlere karşı engel görevi görürler. Zar hücreleri tarafından salgılanan mukus, deri ve midenin düşük pH'sı ve **lizozim** tarafından parçalanma olayı da patojenleri engeller. Engelleri aşabilen mikroplar, **makrofajlar** ve **dendritik** hücreler gibi fagositik hücreler tarafından yok edilirler. Ek hücresel savunmaların kapsamındaki **doğal katil hücreler**, virüsle enfekte olmuş hücrelerin ölümünü indükleyebilir. **Kompleman sistem** proteinleri, **interferonlar** ve diğer antimikrobiyal peptidler de mikroplara karşı etkilidirler. **Yangısal tepki**de, yaralanma bölgesindeki hücrelerden salınan **histamin** ve diğer kimyasallar, kan damarlarında oluşturdukları değişimlerle, daha çok fagositik hücrenin, sıvının ve mikroplara karşı peptidlerin dokulara girmesini sağlarlar.
- Patojenler, bazen doğal bağışıklık savunmalarını aşabilirler. Örneğin, bazı bakterilerdeki dış kapsül, tanınmayı önlerken, diğerlerindekiler lizozomlarda parçalanmaya karşı dirençlidirler.

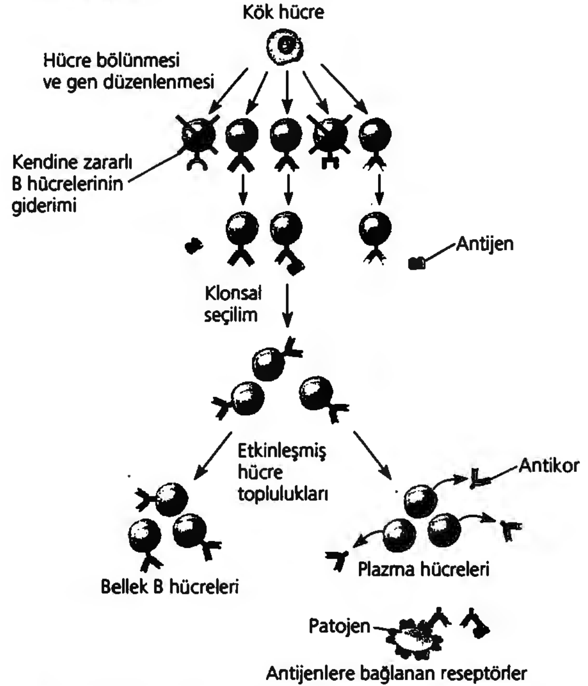
? *Doğal bağışıklık, memeli sindirim kanalını hangi yollarla korumaktadır?*

KAVRAM 43.2

Sonradan kazanılan bağışıklıkta, reseptörler patojene özgü tanımayı sağlarlar (s. 935-940)

- **Kazanılmış bağışıklık**, kemik iliğindeki kök hücrelerden oluşan ve olgunlaşmalarını kemik iliğinde (**B hücreleri**) ya da **timusta (T hücreleri)** tamamlayan **lenfositlere** bağlıdır. Lenfositlerin hücre yüzeylerinde yabancı moleküllere karşı **antijen reseptörleri** bulunur. Bir B ya da T hücresinin üzerindeki tüm reseptör proteinleri birbirinin aynıdır; fakat vücutta, reseptörleri farklı yabancı molekülleri tanıyan milyonlarca B ve T hücresi vardır. Enfeksiyon olduğunda, patojene özgül B ve T hücreleri etkin hale geçerler. Bazı T hücreleri diğer lenfositlere yardımcı olur; diğerleri de enfekte olmuş konak hücreleri öldürürler. **Plazma hücreleri** olarak adlandırılan B hücreleri, yabancı molekül ve hücrelere bağlanan, **antikor** adlı çözünür reseptör proteinleri üretirler. **Hafıza hücreleri** denilen aktif lenfositler, aynı patojen tarafından ileride oluşturulacak enfeksiyonlara karşı koyarlar.
- Yabancı moleküllerin tanınması, bir antijenin küçük bir bölümü olan **epitopa**, reseptörlerin değişken bölgelerinin bağlanması sonucu gerçekleşir. B hücreleri ve antikorlar, kanda ya da lenfte dolaşan antijenlerin yüzeylerindeki epitopları tanırlar. T hücreleri, konak hücrelerin yüzeylerinde sunulan ve **MHC (majör doku uyuşma kompleksi) molekülleri** adlı hücre yüzey proteinleri ile kompleks oluşturmuş, küçük antijen parçacıkları (peptidler) halindeki protein epitoplarını tanırlar.
- B ve T hücre gelişmesinin dört temel özelliği, hücre çeşitliliğinin oluşması, kendinden olana zarar vermeme, çoğalma ve bağışıklık hafızasıdır.

Aşağıdaki şekilde klonal seçilimi göstermek için B hücrelerini kullanılmıştır:



? *İlk enfeksiyona karşı oluşan kazanılmış bağışık tepki doğal bağışık tepkiden neden daha yavaştır?*

KAVRAM 43.3

Sonradan kazanılan bağışıklık, vücut sıvılarının ve vücut hücrelerinin enfeksiyonlarına karşı savunma yapar (s. 940-946)

- **Yardımcı T hücreleri**, dendritik hücrelerin, makrofajların ve B hücrelerinin (**antijen sunucu hücreler**) yüzeylerindeki sınıf II MHC molekülleri tarafından sergilenen antijen parçacıkları ile etkileşime girerler. Aktive edilen yardımcı T hücreleri, diğer lenfositleri uyaran sitokinleri salgılayarak hemen tüm antijenlere karşı cevabın bir kısmını oluştururlar. **Sitotoksik T hücreleri**, enfekte olmuş konak hücrelerdeki sınıf I MHC molekülüyle antijen parçacığının oluşturduğu komplekse bağlanırlar. **Hücresel bağışık cevapta**, aktif hale gelmiş sitotoksik T hücreleri, enfekte hücrelerin parçalanmasını başlatan proteinleri salgılarlar. Tüm T hücreleri, MHC-antijen parçacığı kompleksine bağlanmayı artıran yardımcı proteine sahiptir.
  Humoral bağışık cevapta, B hücre antijen reseptörleri ve antikorlar, kan ve lenfteki hücre dışı yabancı maddelere bağlanırlar. Antikorların bağlanması, fagositozla ve kompleman aracılıklı lizis ile antijenlerin yok edilmesini sağlar. Beş ana antikor sınıfı, yayılış ve işlev yönlerinden farklılık gösterir.
- **Aktif bağışıklık**, bir enfeksiyona cevap olarak ya da patojenin bir parçasıyla ya da patojenin hastalık yapmayan bir formuyla aşılanmaya cevap olarak gelişir. Aktif bağışıklıkta, o patojene karşı bir cevap ve bağışıklıkla ilgili hafıza oluşur. Ani ve kısa süreli koruma sağlayan **pasif bağışıklık**, IgG plasenta yoluyla anneden fetüse ya da IgA emzirme ile bebeğe geçtiğinde, doğal olarak kazanılır. Pasif bağışıklık, bağışık olmayan bireye antikorlar enjekte edilmek suretiyle, yapay olarak da kazanılabilir.

- Bir bireyden diğerine aktarılan doku ya da hücreler, bağışıklık reddine açıktır. Doku ya da organ nakillerinde, MHC molekülleri reddetmeyi uyarırlar. Aktarılan kemik iliğindeki lenfositler, konağın reaksiyonuna karşı bir gref meydana getirebilir.

? *Doğal bir enfeksiyondan sonraki bağışıklık hafızası, aşılamadan sonraki bağışıklık hafızasından önemli bir farklılık gösterir mi? Açıklayınız.*

KAVRAM 43.4

Bağışıklık sistemi işlevindeki aksamalar, hastalıkların ortaya çıkmasına ya da şiddetlenmesine yol açabilir (s. 946-950)

- Normal bağışıklık sisteminin kontrolünün ya da işlevinin bozulması, abartılı, kendi kendini yöneten ya da azalan yanıtla sonuçlanabilir. Bölgesel alerjilerde, **mast hücrelerine** bağlanmış olan IgE, hücrelerin histamin ve diğer aracıları salmasını indükler; bu maddeler, damarlarda değişikliklere ve alerjik semptomların ortaya çıkmasına neden olur. Kendine hoşgörünün ortadan kalkması, multiple skleroz gibi **otoimmün hastalıklara** yol açabilir. Doğuştan olan **bağışıklık eksiklikleri**, doğal, humoral ya da hücresel savunmaları engelleyen kusurlardan kaynaklanır. **AIDS**, HIV'in neden olduğu bir kazanılmış bağışıklık eksikliğidir.
- Antijenik varyasyon, latentlik ve bağışıklık üzerine doğrudan saldırı, bazı patojenlerin bağışıklık sistemini engellemelerine yol açar. HIV enfeksiyonu, yardımcı T hücrelerini yok ederek hastayı savunmasız bırakır. Kansere karşı bağışık savunma, öncelikle kanser oluşturan virüslere karşı olduğu kadar, virüsleri barındıran kanser hücrelerine de karşı yapılır.

? *HIV ile enfekte olmak, AIDS olmakla aynımıdır? Açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Aşağıdakilerden hangisi böcek bağışıklığının bir parçası *değildir*?
   a. mikrop öldürücü kimyasalların enzimler sayesinde aktifleştirilmesi
   b. doğal katil hücrelerin aktifleştirilmesi
   c. hemositler tarafından fagositoz
   d. antimikrobiyal peptidlerin üretimi
   e. koruyucu bir dış iskelet
2. Bir epitop, bir antijen reseptörünün ya da antikorun hangi bölümüne bağlanır?
   a. disülfit köprüsü
   b. sadece ağır zincir bölgelerine
   c. ağır ve hafif zincirin birlikte değişken bölgelerine
   d. sadece hafif zincirin sabit bölgelerine
   e. kuyruğa
3. Aşağıdaki ifadelerden hangisi efektör B hücreleri (plazma hücreleri) ile sitotoksik T hücrelerinin cevapları arasındaki farkı en iyi şekilde açıklamaktadır?
   a. B hücreleri aktif bağışıklık gösterir; sitotoksik T hücreleri pasif bağışıklık gösterir.
   b. B hücreleri patojenleri doğrudan öldürür; sitotoksik T hücreleri konakçı hücreleri öldürür.
   c. B hücreleri bir patojene karşı antikor salgılarlar; sitotoksik T hücreleri patojenle enfekte olmuş konak hücreleri öldürür.
   d. B hücreleri hücresel cevabı oluşturur; sitotoksik T hücreleri humoral cevabı oluşturur.
   e. B hücreleri bir patojenle ilk karşılaşmada tepki oluşturur; sitotoksik T hücreleri ise daha sonrakilerde tepki verir.

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

4. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir?*
   a. Bir antikorun birden fazla antijen bağlama bölgesi vardır.
   b. Bir antijenin farklı epitopları bulunabilir.
   c. Bir patojen birden fazla antijen oluşturabilir.
   d. Bir lenfositin bir çok farklı antijen için reseptörleri vardır.
   e. Bir karaciğer hücresi tek bir sınıfa ait MHC molekülü oluşturur.
5. Aşağıdakilerden hangisi tek yumurta ikizlerinde aynıdır?
   a. üretilen antikor grubu
   b. üretilen MHC molekülleri
   c. üretilen T hücre antijen reseptörleri grubu
   d. belli bir virüse karşı duyarlılık
   e. kendine aktifliği ortadan kaldıran bağışık hücre grubu

DÜZEY 3 : SENTEZ/DEĞERLENDİRME

6. Aşılama aşağıdakilerden hangisinin sayısını artırır?
   a. bir patojeni tanıyan farklı reseptörlerin
   b. bir patojene bağlanabilen reseptörleri olan lenfositlerin
   c. bağışıklık sisteminin tanıyabileceği epitopların
   d. bir patojen için özgül olan makrofajların
   e. bir antijeni sunabilecek MHC moleküllerinin
7. Aşağıdakilerden hangisi bir virüsün kazanılmış bağışıklıktan kurtulmasını tetiklemeye yardımcı *olmaz?*
   a. yüzey proteinleri genlerinde sık mutasyonların olması
   b. az sayıda MHC molekülü oluşturan hücreleri enfekte etmek
   c. diğer virüslerinkilere çok benzeyen proteinler oluşturmak
   d. yardımcı T hücrelerini enfekte edip öldürmek
   e. konakçı proteinlerinden virüs kılıfını sentezlemek
8. **ÇİZİNİZ** Kalem şeklinde, Y (silginin olduğu kısım) ve Z (yazan uç kısmı) olarak adlandırılan iki ucu olan bir protein düşününüz. Bu uçlar, A1 ve A2 antikorları tarafından tanınsınlar. Bir makrofaj tarafından endositozla alınmalarını tetikleyecek şekilde bu antikorlarla proteinleri bağlanmış durumda çiziniz.
9. **BAĞLANTI KUR** Kazanılmış özelliklerin kalıtımı ile ilgili olarak, Lamarck'ın s. 454-455, Kavram 22.1'deki görüşü ile lenfositlerin klonal seçilimini karşılaştırınız.
10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
    Bir omurgasız savunma mekanizması tanımlayarak, bunun omurgalılarda korunan nasıl bir evrimsel adaptasyon olduğunu tartışınız.
11. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    Tüberküloz (TB) için tanımlayıcı bir test, antijeni (TB oluşturan bakteriden sağlanan) deri altına enjekte edip, reaksiyonun ortaya çıkması için birkaç gün beklemektir. Bu test, AIDS hastalarında TB tanısı için *kullanılamaz*. Neden?
12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yaşamın Genetik Temeli Çekirdekli tüm vücut hücreleri arasında sadece B ve T hücreleri, gelişimleri ve olgunlaşmaları sırasında DNA kaybeder., Bu kayıp ve aktarılabilir biyolojik bilgi olan DNA arasındaki ilişki hakkında, hücresel ve organizma kuşakları arasındaki benzerliklere odaklanarak kısa bir deneme (100-150 kelimelik)yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Ev Ödevleri

Özel Ders Kazanılmış Bağışıklık

Aktiviteler Yangısal Tepki • Bağışıklık Tepkileri • Kazanılmış Bağışıklık Tepkisi • Discovery Kanal Videosu: Aşılar • HIV Üreme Döngüsü • Discovery Kanal Videosu : Kanserle Savaş

Sorular Öğrencilerin Yanlış Anladıkları • Okuma Sınavı • Toplu Test • Bölüm Sonu

2. E-Tekst

Kitabınızı online olarak okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metni işaretleyiniz ve daha birçok.

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

44

Ozmoregülasyon ve Boşaltım



▲ Şekil 44.1 **Bir albatros içtiği tuzlu sudan nasıl zarar görmemektedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

44.1 Ozmoregülasyon suyun ve çözünen maddelerin alınmasını ve kaybedilmesini dengeler
44.2 Bir hayvanın azotlu atıkları, onun filogenisini ve habitatını yansıtır
44.3 Boşaltım sistemlerinin çeşitlilik göstermesi tübüllerdeki varyasyonlardandır
44.4 Nefron, kan filtratını kademeli olarak işlemek için organize olmuştur
44.5 Hormonal devreler böbrek işlevi, su dengesi ve kan basıncı arasında bağlantı kurar

GENEL BAKIŞ

Bir Dengeleme Eylemi

Yaşayan kuşlar içinde 3.5 metreye ulaşan kanat açıklığı ile en büyük kuş olan albatrosun (*Diomedea exulans*), okyanus üzerinde uçarken fark edilmemesi çok zordur (**Şekil 44.1**). Ancak albatros, büyüklüğünün dışındaki başka nedenlerden dolayı da ilgiyi hak eder. Bu iri vücutlu kuş, yıl boyunca gece ve gündüz denizde kalarak ve karaya sadece üremek için dönerek yaşar. Sadece deniz suyu içmek zorunda olan bir insan su kaybından ölürken, aynı koşullardaki albatros bunu nasıl başarmaktadır.

Hem albatros hem de insan, hücrelerinin, dokularının ve organlarının sıvı ortamlarını korumaları için, su ve çözünen maddelerin nispi derişimlerini oldukça dar sınırlar arasında tutması gerekir. Ayrıca, sodyum ve kalsiyum gibi iyonların, kasların, nöronların ve diğer vücut hücrelerinin normal işlevlerini sürdürebilmelerine olanak sağlayacak yoğunluklarda tutulmaları şarttır. Böylece homeostasisi sağlamak, **ozmoregülasyonu** gerektirir; ozmoregülasyon, hayvanların çözünmüş madde konsantrasyonlarını kontrol ettiği, su kazanım ve kayıplarını dengelediği süreçler için kullanılan genel terimdir.

Su ve çözünmüş madde kontrolü için bazı stratejiler, evrimsel süreçte gelişmiş olup bir hayvanın üstesinden gelmek zorunda olduğu farklı ve çoğunlukla da ozmotik düzenleme açısından zor çevresel koşulları yansıtmaktadır. Örneğin, bir çölün kurak koşulları, bir hayvanın vücudundaki suyu hızla yitirmesine yol açabilir. Çok farklı bir ortamda olmalarına karşın, albatroslar ve diğer deniz hayvanları da su kaybı riskiyle karşı karşıyadırlar. Okyanus ortamında yaşayan hayvanların başarıları, suyu korumalarına ve özellikle deniz kuşları ve balıkları için fazla tuzu uzaklaştırabilmelerine önemli ölçüde bağlıdır. Bunun aksine, tatlısuda yaşayan hayvanlar, vücut sıvılarının aşırı artması ve sulanmasına yol açabilecek bir çevrede bulunmaktadırlar. Bu canlılar, bünyelerindeki çözünmüş maddeleri koruyarak ve dış ortamlarından tuz alarak yaşamlarını sürdürebilmektedirler.

Hayvanlar, iç sıvı ortamlarını korurken, aynı zamanda protein ve nükleik asitlerinin parçalanması sonucu açığa çıkan zehirli metabolik atıklarla da ilgilenmek zorundadırlar. Azot içeren moleküllerin yıkımı sonucu, çok toksik bir bileşik olan amonyak açığa çıkar. Metabolizma sonucu oluşan azotlu atıkları ve diğer bazı metabolik atıkları vücuttan uzaklaştırmak olan **boşaltım** süreci için bazı farklı mekanizmalar evrimleşmiştir. Boşaltım ve ozmoregülasyonu gerçekleştiren sistemler, birçok hayvanda yapısal ve işlevsel olarak birbiriyle ilişkili olduğundan, bu süreçlerin her ikisini de bu bölümde ele alacağız.

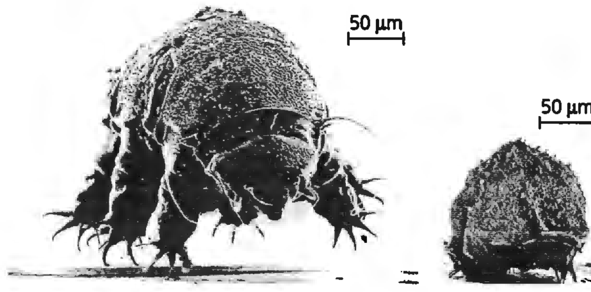
KAVRAM 44.1

Ozmoregülasyon suyun ve çözünen maddelerin alınmasını ve kaybedilmesini dengeler

Nasıl ki termoregülasyon, ısı kaybı ve kazanımını dengelemeye bağlıdır (bakınız Bölüm 40), vücut sıvılarının kimyasal kompozisyonunu düzenlemek de, su ve çözünmüş maddelerin alınması ve kaybedilmesi arasındaki dengeye bağlıdır. Ozmoregülasyonun bu işlemi, büyük ölçüde, iç sıvılarla dış ortam arasında çözünmüş maddelerin kontrollü hareketine dayanır. Çözünmüş maddelerin hareketini, osmoz yoluyla suyun hareketi izlediğinden, net etki hem çözünmüş maddelerin hem de suyun düzenlenmesidir.

Ozmos ve Ozmolarite

Tüm hayvanlar, yaşam ortamına ya da üretilen atığın cinsine bakılmaksızın, su kaybı ve kazancını dengeleme ihtiyacıyla

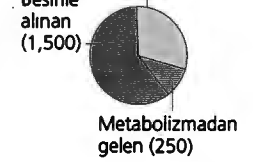


▲ **Şekil 44.5 Anhidrobiyoz.** Topraktaki su damlacıklarında ve nemli bitkiler üzerinde ya da kalıcı su birikintilerinde yaşayan tardigradların (su ayıları) TEM görüntüleri.









▲ **Şekil 44.6 İki karasal memelide su dengesi.** Amerika'nın güney batısında yaşayan kanguru sıçanı, çoğunlukla kuru tohumlarla beslenir ve su içmezler. Bir kanguru sıçanı, suyu genellikle hücresel metabolizma ile sağlar ve gaz alış verişi ile kaybeder. Bunun tersine, bir insan, suyu besinlerle ve içerek sağlarken, en fazla oranda idrarla kaybeder.

sında en çarpıcı örnek, su ayıları da denilen tardigradlardır (**Şekil 44.5**). Bu 1 mm den kısa boylu omurgasızlar, denizde, tatlısuda ve nemli karasal ortamlarda yaşamaktadırlar. Aktif olduklarında, yani su içerdikleri zaman, ağırlıklarının yaklaşık % 85'ini su oluşturur. Ancak, su kaybı ile bu oran %2'ye düşünce, hareketsiz durumda, bir toz kuruluğunda on yıl ya da daha uzun süre kalabilmektedirler. Sadece biraz su eklenmesiyle, saatler içinde yeniden su almış olan tardigradlar dolaşmaya ve beslenmeye başlarlar.

Anhidrobiyoz, hücre zarlarına zarar vermemek için bazı adaptasyonlara gereksinim duyar. Araştırmacılar, tardigradların kuruduklan halde yaşamlarını nasıl sürdürebildiklerini yakın zamanlarda anlamaya başlamışlar, fakat anhidrobiyotik yuvarlak solucanlar (Şube Nematoda; bakınız Bölüm 33) üzerindeki araştırmalar, kuruduklarında çok yüksek oranda şeker içerdiklerini ortaya koymuştur. Özellikle, trehaloz adlı bir disakkarit, normalde protein ve zar lipidleriyle bağlı durumdaki suyun yerini alarak hücreleri korumaktadır. Kışı donmadan geçirebilen birçok böcek ve kurumaya karşı dirençli bazı bitkiler de trehalozu zar koruyucusu olarak kullanmaktadır.

Karasal Hayvanlar

Dehidrasyon, karasal bitki ve hayvanlar için düzenlemeyle ilgili ana sorundur. Örneğin, insanlar vücutlarındaki suyun %12'si kadar küçük bir miktarı kaybederlerse ölürler (çöl develeri, bu dehidrasyon düzeyinin iki katı dayanabilir). Su kaybını engelleyen adaptasyonlar, karada yaşayabilmenin anahtarıdır. Karasal bitkilerin başarısına katkı yapan mumsu kütiküla, çoğu karasal hayvanın vücut örtüleri, kurumayı önlemektedir. Böceklerin dış iskeletlerinin mumsu tabakaları, kara salyangozlarının kabukları ve insanlar da dahil olmak üzere çoğu karasal hayvanı vücudunu örten keratinize olmuş ölü deri hücrelerinin oluşturduğu tabakalar bunlara örnektir. Özellikle çölde yaşayan çoğu karasal hayvanlar, geceleyin aktiftir (nokturnal); geceleyin hava sıcaklığının daha düşük ve nemliliğin daha yüksek olması, buharlaşma yoluyla su kaybı azaltmaktadır.

Tüm bunlara ve diğer adaptasyonlara karşın, çoğu karasal hayvan birçok yoldan su kaybetmektedir: idrar ve dışkıyla, derilerinden ve gaz alış veriş organlarının yüzeylerinden. Karasal hayvanlar su dengelerini su içerek, sulu yiyecekler yiyerek ve hücresel solunumla metabolik su oluşturarak korurlar. Böcek yiyen kuşlar ve diğer sürüngenler de dahil olmak üzere bazı çöl hayvanları, su kaybını en aza indirecek şekilde uyum sağlamışlardır; böylece su içmeden uzun süre yaşamlarını sürdürebilirler. Belirtmeye değer bir örnek de kanguru sıçanıdır: O denli az su kaybeder ki, metabolik olarak oluşturulan su ile kaybın % 90'ını karşılanabilir (**Şekil 44.6**); geriye kalan % 10'luk kısım, yediği tohumlarda bulunan az miktardaki sudan sağlanır. Özellikle sıcak dönemlerde kanguru sıçanları, diyetlerine sulu böcekleri ilave ederler ve böylece su dengelerini korurlar.

Ozmoregülasyonun Enerjetiği

Bir hayvanın vücuduyla çevresi arasındaki ozmolarite farkını koruması, enerji harcanmasını gerektirir. Difüzyon, bir sistemdeki derişimleri eşitlemeye çalışacağından, ozmoregülatör canlılar, suyun içeri ve dışarı hareketlerini sağlayan ozmotik farklılıkları koruyabilmek için enerji harcamalıdırlar. Bunu başarabilmek için, vücut sıvılarındaki çözünmüş madde konsantrasyonlarını aktif taşıma ile ayarlarlar.

Ozmoregülasyonun enerji maliyeti, bir hayvanın ozmolaritesinin çevresinden ne kadar farklı olduğuna, suyun ve çözünmüş maddelerin hayvanın yüzeyinden öteki tarafa ne kadar kolay geçtiğine ve çözünmüş maddeleri zardan karşı tarafa pompalamak için ne kadar çok iş yapılması gerektiğine

bağlıdır. Ozmoregülasyon, birçok tatlısu balığı ve denizlerde yaşayan kemikli balığın dinlenme metabolik hızının % 5'inden ya da daha fazlasından sorumludur. Çok tuzlu göllerde yaşayan küçük bir kabuklu türü olan *Artemia salina* için iç ve dış ozmolarite farkı çok büyüktür; buna bağlı olarak ozmoregülasyonun maliyeti, dinlenme durumundaki metabolik hızın % 30'unu oluşturacak kadar yüksektir.

Bir hayvanın su ve tuz dengesini korumanın enerji maliyeti, hayvanın habitatındaki tuzluluğa uyum sağlamış vücut sıvısına sahip olmak suretiyle, en aza indirgenebilir. Nitekim, tatlısuda (ozmolaritesi 0.5-15 mOsm/L) yaşayan birçok hayvanın vücut sıvılarının derişimi, tuzlu suda (1.000 mOsm/L) yaşayan en yakın akrabalarının vücut sıvılarındaki çözünmüş madde derişimlerinden daha düşük düzeydedir. Örneğin, deniz yumuşakçalarının vücut sıvılarındaki çözünmüş madde derişimi yaklaşık 1.000 mOsm/L; bazı tatlısu yumuşakçalarındaki ozmolarite ise sadece 40 mOsm/L dir. Her durumda, vücut sıvılarıyla çevre arasındaki ozmotik farkı en aza indirmek, hayvanın ozmoregülasyon için harcayacağı enerjiyi azaltmaktadır.

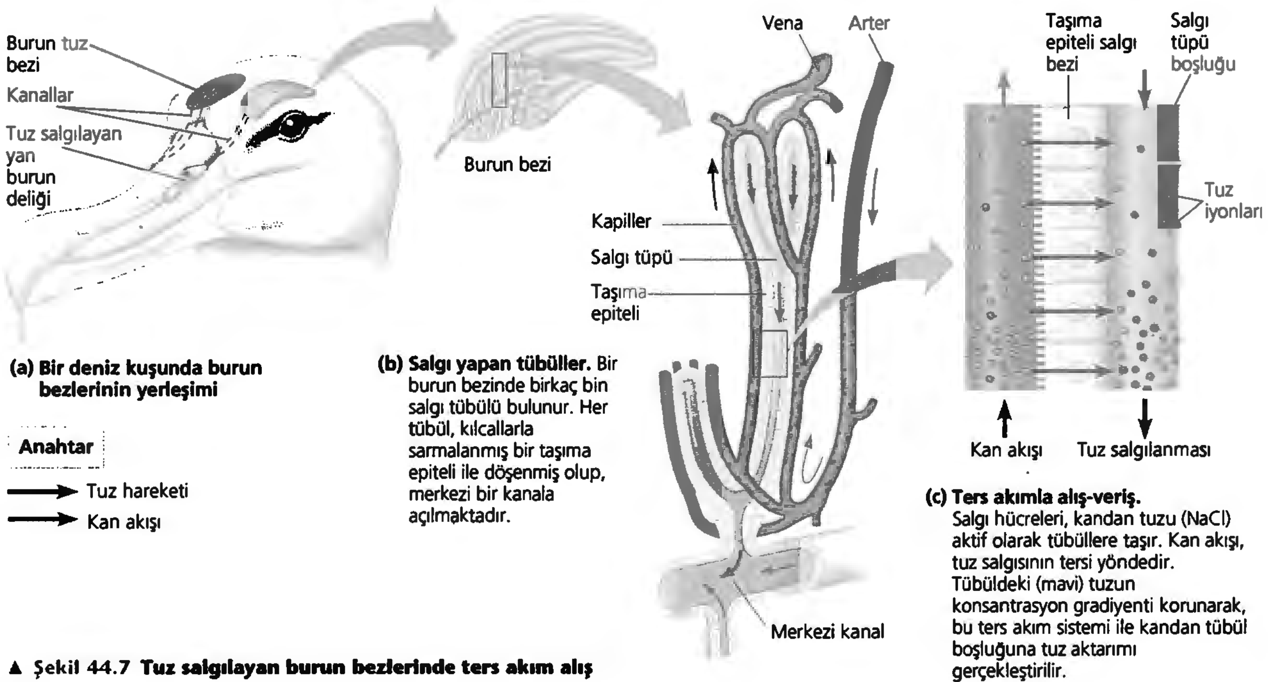
Ozmoregülasyonda Taşıma Epitelleri

Ozmoregülasyonun nihai fonksiyonu, hücrelerdeki çözücü yoğunluğunu denetlemektir, ancak çoğu hayvan bunu, hücreleri yıkayan vücut içi sıvılarının çözünmüş madde içeriğini ayarlamak suretiyle dolaylı olarak gerçekleştirir. Açık dolaşım sistemine sahip böcekler ve diğer hayvanlarda, hücreleri çevreleyen sıvı hemolenftir. Omurgalılarda ve kapalı dolaşım sistemine sahip diğer hayvanlarda ise hücreler, kan tarafından dolaylı olarak denetlenen çözünmüş madde karışımına sahip doku sıvı ile çevrilidir. Böyle sıvıların kompozisyonunu korumak, çözünenlerin hareketlerini düzenleyen bireysel hücrelerden başlayıp, omurgalı böbreği gibi karmaşık yapılı organlara kadar uzanan yapılara bağlıdır.

Çoğu hayvanda, ozmoregülasyon ve atıkların uzaklaştırılması, **taşıma epiteliyle** gerçekleştirilir; taşıma epitelinde, bir ya da daha fazla tabaka oluşturmuş olan epitel hücreleri , belirli çözünen maddeleri kontrollü miktarlarda belirli yönlere taşımak için özelleşmiştir. Taşıma epitelleri, tipik olarak, karmaşık tübüler ağlar şeklinde düzenlenmiştir ve kapsamlı yüzey alanlarına sahiptirler. Bazı taşıma epitelleri, doğrudan dış ortama bakar, bazıları ise vücut yüzeyindeki deliklerden dışarıya açılan kanalları astarlar.

Albatrosun deniz suyu üzerinde yaşayabilmesini sağlayan taşıma epiteli, uzun yıllar keşfedilmedi. Bazı bilim insanları, deniz kuşlarının aslında su içmediklerini, ağızlarına suyu alsalar bile yutmadıklarını ileri sürdüler. Bu fikri sorgulayan Knut Schmidt-Nielsen ve arkadaşları, Maine'deki Mount Desert Adası Laboratuvarında yaptıkları araştırmalarında, denek olan deniz kuşlarına içmek için sadece deniz suyu verdiler. Elde edilen sonuçlara göre, kuşların idrarlarında çok az tuz görülürken, gagalarının ucundan damlayan sıvının yoğun tuz (NaCl) çözeltisi olduğu ortaya çıktı. Bu sıvı nereden gelmişti? Schmidt-Nielsen'in gösterdiğine göre, tuz çözeltisi, burun bezleri olarak adlandırılan bir çift yapı tarafından oluşturulmaktaydı. Tuz bezleri denen benzer yapılar, deniz kaplumbağalarının ve denizel iguanaların vücutlarından fazla tuzu uzaklaştırmaktadır.

Şekil 44.7 de gösterildiği gibi, burun bezleri kandaki fazla NaCl'yi (Na^+ ve Cl^- halinde) ters akım alış verişiyle uzaklaş-



(a) Bir deniz kuşunda burun bezlerinin yerleşimi

(b) Salgı yapan tübüller. Bir burun bezinde birkaç bin salgı tübülü bulunur. Her tübül, kılcallarla sarmalanmış bir taşıma epiteli ile döşenmiş olup, merkezi bir kanala açılmaktadır.

(c) Ters akımla alış-veriş. Salgı hücreleri, kandan tuzu (NaCl) aktif olarak tübüllere taşır. Kan akışı, tuz salgısının tersi yöndedir. Tübüldeki (mavi) tuzun konsantrasyon gradiyenti korunarak, bu ters akım sistemi ile kandan tübül boşluğuna tuz aktarımı gerçekleştirilir.

▲ **Şekil 44.7 Tuz salgılayan burun bezlerinde ters akım alış verişi.**

tırmaktadır. Bölüm 40'dan anımsanacağı gibi, ters akım alış verişi, birbirine ters yönde akan ve bir ya da daha fazla zarla ayrılmış sıvılarda gerçekleşmektedir. Albatrosun burun bezlerinde, net sonuç, okyanustan çok daha tuzlu olan bir sıvının salgılanmasıdır. Böylece, deniz suyu içmek çok tuz getirse de, kuş su almayı gerçekleştirebilmektedir. Bunun tersi, deniz suyu içmek durumunda kalan insanlarda, tuzu uzaklaştırabilmek için içilen sudan *daha fazla* suyun kullanılması zorunlu olacağından, dehidrasyon kaçınılmazdır.

Su dengesini korumakla görevli taşıma epitelleri, metabolik atıkların uzaklaştırılmasında da kullanılmaktadır. İşbirliği içinde gerçekleştirilen bu işlevle ilgili örnekleri, toprak solucanı ve böcek boşaltım organlarında olduğu gibi, ayrıca omurgalı böbreğinde de inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 44.1

1. Bir tatlısu balığının kanına dış ortamından tuzun girmesi, ATP formunda enerji harcanmasını gerektirmektedir. Neden?
2. Neden hiçbir tatlısu hayvanı ozmotik uyumlu değildir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Araştırıcılar, güneş altındaki bir devenin tüyleri kesildiğinde vücut sıcaklığı aynı kalmasına karşın su gereksiniminin daha fazla olduğunu gözlemlediler. Ozmoregülasyonla, tüylerin oluşturduğu yalıtım arasında nasıl bir ilişki kurarsınız?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

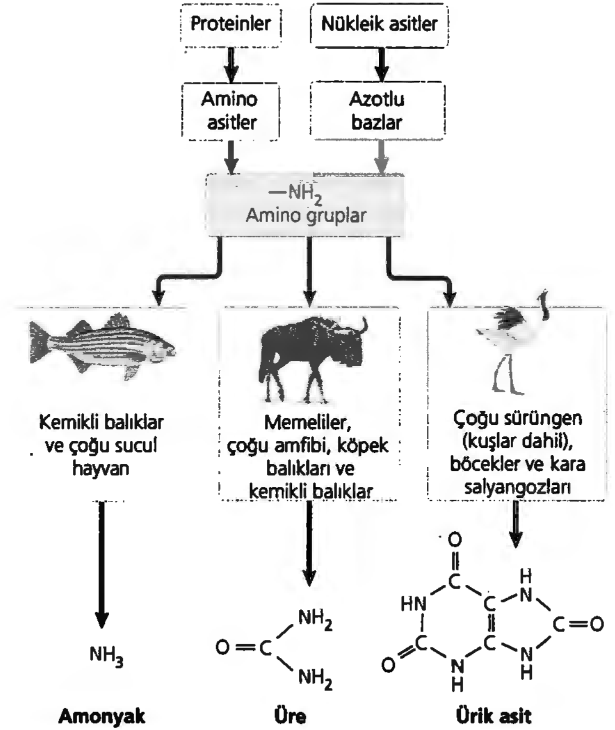
KAVRAM 44.2

Bir hayvanın azotlu atıkları, onun filogenisini ve habitatını yansıtır

Çoğu metabolik atığın vücuttan uzaklaştırılabilmesi için suda çözünmesi gerektiğinden, bir hayvanın atıklarının tipi ve miktarı onun su dengesi üzerinde önemli etkiye sahiptir. Bu açıdan, en önemli atıklardan bazıları proteinlerin ve nükleik asitlerin parçalanma ürünleri olan azotlu bileşiklerdir (**Şekil 44.8**). Proteinler ve nükleik asitler, enerji elde etmek için ya da karbonhidrat ve yağlara dönüştürülmek için parçalandıkları zaman enzimler, azotu **amonyak** (NH_3) olarak ayırır. Amonyak, çok zehirlidir; çünkü onun iyonu olan amonyum (NH_4^+), oksidatif fosforilasyonu engellemektedir. Bazı hayvanlar, doğrudan amonyak atmasına karşın birçok tür, atmadan önce onu daha az toksik olan bileşiklere dönüştürmek için enerji harcar.

Azotlu Atıkların Tipleri

Hayvanlar, azotlu atıklarını amonyak, üre, ya da ürik asit olarak uzaklaştırırlar. Bu farklı formlar, toksik olmaları açısından ve oluşturulmaları için harcanan enerji yönünden çok farklıdırlar.



▲ **Şekil 44.8 Azotlu atık tipleri.**

Amonyak

Amonyak ancak çok düşük konsantrasyonlarda olduğunda katlanılabildiğinden, atıklarını amonyak şeklinde atmak durumunda olan hayvanlar, çok fazla oranda suya gereksinim duyarlar. Bu nedenle, boşaltım maddesi olarak amonyak atma, en çok sucul türlerde görülür. Çözünürlüğü yüksek olan amonyak molekülleri, zarlardan kolayca geçer ve difüzyonla dış ortamdaki suya verilerek vücuttan kolayca kaybedilir. Birçok omurgasız hayvanda, amonyağın dışarıya salınması tüm vücut yüzeyinden olur. Balıklarda, amonyağın çoğu solungaç epitelinden NH_4^+ şeklinde kaybedilir; böbrekler çok az miktarda azotlu atık uzaklaştırırlar.

Üre

Boşaltım yoluyla amonyak atılması, birçok sucul türde işe yararken, karasal hayvanlarda kullanışlı değildir. Amonyak öylesine toksiktir ki, sadece hacmi fazla ve oldukça seyreltilmiş olan çözeltiler şeklinde taşınıp uzaklaştırılabilir. Sonuçta, çoğu karasal hayvan ve denizlerde yaşayan birçok tür (dış ortamlarına ozmos yoluyla su kaybetme eğiliminde olanlar), amonyağı atabilecek düzeyde suya erişme olanağına sahip değildir. Bunun yerine, memeliler, çoğu ergin amfibiler, köpekbalıkları, bazı denizel kemikli balıklar ve deniz kaplumbağaları, farklı bir azotlu atık olan **üreyi** atarlar. Omurgalı karaciğerinde üretilen üre, amonyakla karbon dioksiti birleştiren bir metabolik döngünün ürünüdür.

Ürenin en belirgin avantajı çok az toksik oluşudur. Hayvanlar üreyi dolaşım sistemlerinde taşıyabilirler ve üreyi tehlike oluşturmayacak şekilde yüksek konsantrasyonlarda depolayabilirler. Ayrıca, belirli bir miktar azot, seyreltik amonyak çözeltisi şeklinde değil de yoğun üre çözeltisi şeklinde atılacak olursa, çok daha az su kaybedilmektedir.

Ürenin başlıca dezavantajı, enerji harcanmasıdır: hayvanların amonyaktan üre oluşturmaları için enerji harcamaları gereklidir. Biyoenerji açısından, yaşamlarının bir kısmını suda, bir kısmını da karada geçiren hayvanların bazen amonyak (böylece enerji saklayarak), bazen de üre (su kaybını azaltarak) arasında değişim yaparak kazanç sağladıkları öngörülebilir. Gerçektende, birçok amfibi, sucul iribaş evresindeyken amonyak atarlar, onlar karada yaşayan erginler haline gelince üre atmaya başlarlar.

Ürik Asit

Böcekler, kara salyangozları ve kuşlar da dahil olmak üzere çoğu sürüngen, başlıca azotlu atık olarak **ürik asit** atarlar. (Kuş gübresi ya da *guano*, beyaz ürik asit ile kahverengi dışkının karışımıdır.) Ürik asit, nispeten toksik değildir ve suda kolayca çözünmez. Bu nedenle yarı katı halde, çok az su kaybıyla vücuttan uzaklaştırılabilir. Bu, suya ulaşım olanağı az olan hayvanlar için büyük bir avantajdır; fakat bunun bir maliyeti vardır: Ürik asit oluşturmak için gereken enerji üre için gerekenden bile fazla olup, amonyaktan sentezlenmesi için önemli miktarda ATP harcanmasını gerektirir.

Ürik asit, toprağa nitratları saldığından, kuş guanosu tarımda gübre olarak kullanılabilir. Sentetik gübrelerin üretiminden önce, bu "atık" o denli değerliydi ki, bazı devletler Güney Amerika adalarındaki on iki katlı apartman yüksekliğine ulaşmış guano yığınlarını ele geçirmek için savaşmışlardır! Yakın zamanda, organik gübrelere karşı ilgi, ticareti yeniden canlandırmıştır (**Şekil 44.9**).

Aslında ürik asit oluşturucusu olmayan insanlar ve bazı diğer hayvanlar, pürin bazlarının parçalanması sonucu az miktarda ürik asit meydana getirirler. Bir metabolik ürün çözünmez özellikte olduğu zaman bu süreci değiştiren hastalıklar, ne tip sorunların doğacağını yansıtmaktadır. Örneğin, pürin metabolizmasındaki genetik bir kusur, Dalmaçyalı köpekleri mesanelerinde taş oluşumuna yatkın hale getirmektedir. İnsanlarda, erişkin erkekler özellikle, eklemlerde ürik asit kristallerinin birikimiyle oluşan, ağrılı *gut* hastalığına eğilimlidirler. Pürince zengin hayvan dokularının yenmesi yangıyı arttırabilmektedir. Bazı dinozorlar benzer şekilde etkilenmiş oldukları görülmektedir: *Tyrannosaurus rex*'in fosil kemikleri, gut için karakteristik olan eklem hasarlarını göstermektedir.

▼ **Şekil 44.9 Azotlu atıkların geri kazanılması.** Peru açıklarındaki adalarda yaşayan deniz kuşları, yıllık 12.000 ton guano oluşturmakta ve işçiler tarafından toplanarak gübre olarak değerlendirilmektedir.



Azotlu Atıklar Üzerine Evrimin ve Çevrenin Etkisi

EVRİM Genel olarak bir hayvanın attığı azotlu atıkların cinsi, hem türün evrimsel geçmişine (filogeni) hem de habitatına ve özellikle de suyun varlığına bağlıdır. Örneğin, kara kaplumbağaları (çoğunlukla kurak yerlerde yaşar) esasen ürik asit atarken, sucul kaplumbağalar hem üre hem de amonyak atmaktadırlar. Belirli bir grup hayvan tarafından üretilen başlıca azotlu atık tipini belirleyen diğer bir etken de hayvanın yumurtasının bulunduğu ortamdır. Örneğin, çözünebilir atıklar, kabuksuz bir amfibi yumurtasından dışarıya difüze olabilir ya da memeli embriyosunda annenin kanıyla embriyodan uzaklaştırılabilir. Bununla birlikte, kuşların ve diğer sürüngenlerin (bakınız Şekil 34.25) kabuklu yumurtaları, gazlara geçirgendir, fakat sıvılara değildir. Bu demektir ki embriyo tarafından oluşturulan çözünebilir azotlu atıklar, yumurta içinde hapsedilecek ve tehlikeli düzeylerde biriktirilebilecektir. (Üre amonyaktan çok daha az zararlıdır, ancak yüksek derişimlerde toksik olabilir.) Atık madde olarak ürik asidi kullanmanın seçici bir avantajı vardır, çünkü ürik asit çözelti dışında çökelir ve hayvan yumurtadan çıktığında geride zararsız bir birikinti bırakır.

Azotlu atığın cinsine bakılmaksızın, üretilen miktar hayvanın enerji bütçesiyle birleştirilir . Enerji harcamaları yüksek olan endotermler, ektotermlere oranla daha fazla yiyecek tüketir ve daha fazla azotlu atık üretirler. Azotlu atıkların miktarı diyetle de ilgilidir. Enerjilerinin çoğunu proteinden sağlayan avcılar, enerji kaynağı olarak yağ ve karbonhidratları kullananlara oranla daha fazla azot atarlar.

Azotlu atıkların cinslerini ve evrimsel geçmiş, yaşam ortamı ve enerji harcanması ile olan ilişkilerini gördükten sonra, hayvanların bunları ve diğer atıkları uzaklaştırmak için kullandıkları süreç ve sistemleri inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 44.2

1. Ürik asidin azotlu atık olarak kurak çevrelerde sağladığı avantaj nedir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir kuş ve insanın gut hastası olduğunu varsayınız. Diyetlerinde pürinin azaltılması neden kuştan çok insana yarar sağlar?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

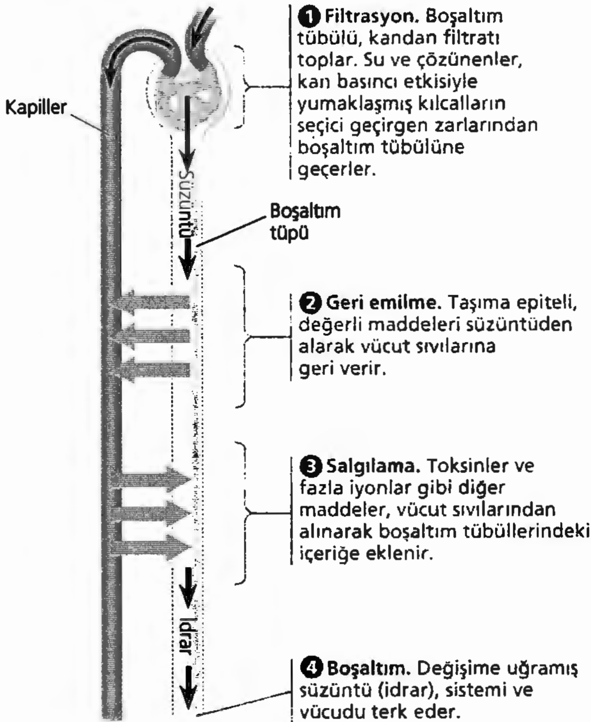
KAVRAM 44.3

Boşaltım sistemlerinin çeşitlilik göstermesi tübüllerdeki varyasyonlardandır

Bir hayvan ister karada, ister tuzlu suda ya da tatlısuda yaşasın, su dengesi, iç sıvılarıyla dış ortamı arasındaki çözünmüş madde hareketlerinin düzenlenmesine bağlıdır. Bu hareketin çoğu boşaltım sistemleriyle sağlanır. Bu sistemler homeostasis için elzemdir; çünkü, onlar metabolik atıkları uzaklaştırır ve vücut sıvısının kompozisyonunu kontrol ederler. Belirli boşaltım sistemlerini tanımlamadan önce, boşaltım sürecinin genelleştirilmiş bir şekline göz atalım.

Boşaltım Süreçleri

Birçok hayvan türü, temel oluşum aşamaları **Şekil 44.10**'da gösterildiği gibi, idrar denen sıvı bir atık meydana getirir. İlk aşamada, vücut sıvısı (kan, sölom sıvısı, ya da hemolenf) bir taşıma epitelinin seçici geçirgen zarıyla temasa geçirilir. Çoğu zaman hidrostatik basınç (çoğu hayvanda kan basıncı), **filtrasyon (süzülme)** işlemini yönetir. Hücreler, proteinler ve diğer büyük moleküller, epitel zarını geçemez ve vücut sıvısında kalır. Bunun aksine, su ve tuzlar, şekerler, amino asitler ve azotlu atıklar gibi çözünmüş küçük maddeler, zarı geçerek **filtrat (süzüntü)** adı verilen bir çözelti oluştururlar.



▲ **Şekil 44.10 Boşaltım sistemi işlevinde temel aşamalar: genel bir bakış.** Çoğu boşaltım sistemi, vücut sıvılarını basınçla süzerek ve daha sonra içeriğini değiştirerek süzüntü elde eder. Bu şekil, omurgalı boşaltım sistemi örnek alınarak çizilmiştir.

Filtrat, içerisindeki maddelerin içeriye ya da dışarıya özgül olarak taşınması sayesinde atık sıvıya dönüştürülür. Seçici bir **geri emilim** süreci, yararlı moleküllerin ve suyun filtrattan geri alınmasını ve vücuda kazandırılmasını sağlar. Değerli olan çözünmüş maddeler – glukoz, bazı tuzlar, vitaminler, hormonlar, ve amino asitler gibi – aktif taşımayla geri emilirler. Gerekli olmayanlar ve atıklar ise ya süzüntü içerisinde bırakılırlar ya da yine aktif taşımayla gerçekleştirilen seçici **salgılamayla** filtrata eklenirler. Çözünmüş olan çeşitli maddelerin pompalanması, suyun filtrat içerisine ya da dışarısına olan ozmotik hareketini ayarlar. Son aşama olan boşaltımda, azotlu atıkları içeren işlenmiş filtrat, idrar olarak vücuttan atılır.

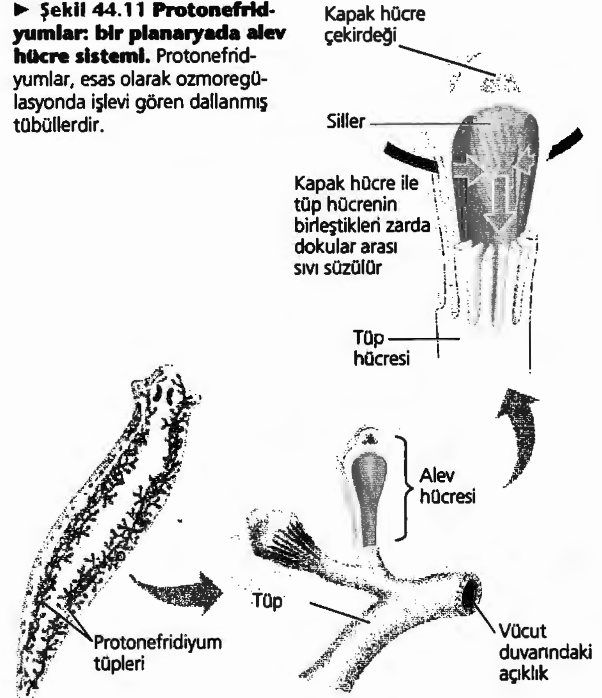
Boşaltım Sistemlerine Genel Bakış

Temel boşaltım işlevlerini gerçekleştiren sistemler, hayvan grupları içinde çok farklılık gösterir. Ancak bu sistemler genelde, azotlu atıkların da yer aldığı çözünenlerin ve suyun alış verişi için geniş bir yüzey alanı sağlayan karmaşık bir tübüler ağdan oluşmuştur. Biz yassı solucanların, toprak solucanlarının, böceklerin ve omurgalıların boşaltım sistemlerini, bu tübüler ağlardaki evrimsel varyasyonlara örnek olarak inceleyeceğiz.

Protonefridyumlar

Yassı solucanlar (Platyhelminthes şubesi), **protonefridyum** (çoğulu, *protonefridia*) denen boşaltım sistemine sahiptirler; bu sistem, uç kısımları kapalı olan tübül ağından oluşmuş-

► **Şekil 44.11 Protonefridyumlar: bir planaryada alev hücre sistemi.** Protonefridyumlar, esas olarak ozmoregülasyonda işlevi gören dallanmış tübüllerdir.



tur (**Şekil 44.11**). Dışarıya açılan deliklerle bağlantılı olan bu tübüller, yassı solucanın sölom ya da vücut boşluğundan yoksun olan vücudunda dallanarak yayılmıştır. Alev hücresi denen hücresel birimler, her protonefridyumun dallarının uç kısımlarını kapatır. Bir kanal hücresi ve bir kapak hücresinden oluşan ampul şeklindeki yapı, tübül içerisine doğru uzanan bir sil demeti taşır. Süzülme sırasında, sillerin çırpma hareketi hücreler arası sıvıdan suyu ve çözünmüş maddeleri çekerek alev hücresi içinden geçirir ve süzüntüyü tübül ağının içine verir. (Hareket eden siller, titreşen bir alevi andırdığından *alev hücresi* denmiştir.) İşlemden geçmiş olan süzüntü, daha sonra tübüllerden dışarıya doğru hareket ederek idrar halinde atılır. Tatlısu yassı solucanları tarafından atılan idrarın, dış ortamdan suyun ozmotik yolla alınımını dengelemeye yardımcı olan düşük bir çözünen derişimi vardır.

Protonefridyumlar, aynı zamanda rotiferlerde, bazı halkalı solucanlarda, yumuşakça larvalarında ve amfiöksüslerde (bakınız Şekil 34.4) bulunur. Bu hayvanlar arasında, protonefridyumların işlevi farklılıklar gösterir. Tatlısu yassı solucanlarındaki protonefridyumlar esas olarak ozmoregülasyonda işlev görür. Çoğu metabolik atık, hayvanın vücut yüzeyinden difüzyonla dışarıya verilir ya da gastrovasküler boşluğa verilerek ağız yoluyla dışarı atılır (bakınız Şekil 33.10). Bununla birlikte, konak olan organizmalarının çevresindeki sıvılarla izoozmotik olan bazı parazit yassı solucanlarda, protonefridyumların ana işlevi, azotlu atıkları uzaklaştırmaktır. Böylece doğal seçme, protonefridyumları farklı ortamlarda farklı işler yapacak şekilde adapte etmiştir.

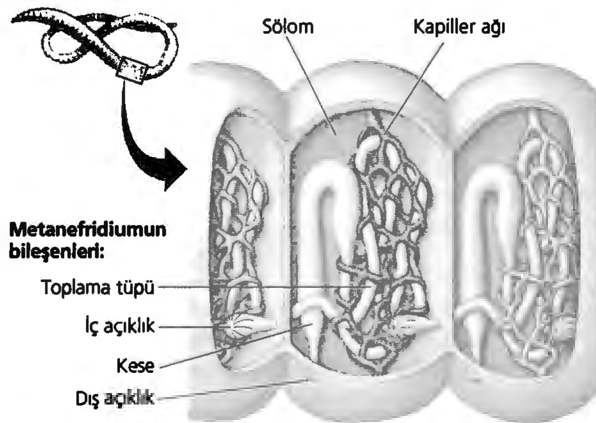
Metanefridyumlar

Toprak solucanları gibi çoğu halkalı solucan, sölomdan doğrudan sıvı toplayan **metanefridyum** (çoğulu, *metanefridia*) denen boşaltım organlarına sahiptir (**Şekil 44.12**). Solucanın her segmentinde, sölom sıvısına batmış ve kılcal damar ağıyla sarmalanmış durumda olan bir çift metanefridyum bulunur. Silli bir huni, içeriye açılan deliği çevreler. Siller çırpıldığında, sıvı toplama tübülünün içerisine çekilir; tübül, dışarıya açılan bir depolama kesesi olan idrar torbasına sahiptir.

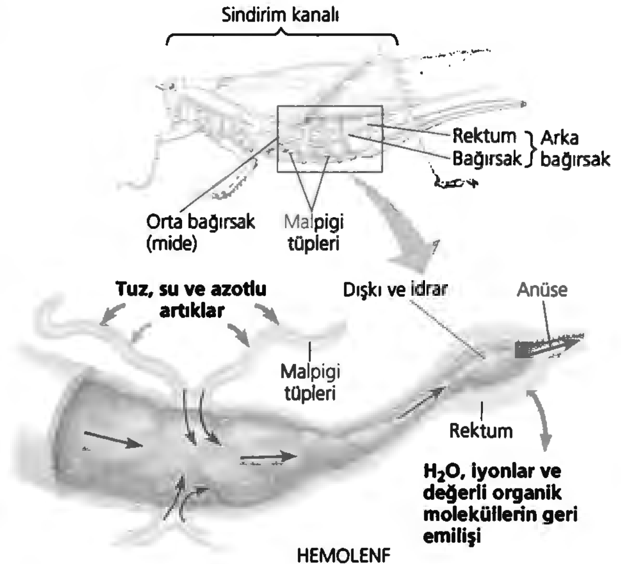
Toprak solucanının metanefridyumları, hem boşaltım hem de ozmoregülasyon işlevlerini yerine getirir. İdrar, tübül boyunca ilerledikçe, tübülün boşluğunu astarlayan taşıma epiteli, çözünmüş durumdaki çoğu maddeyi geriye emerek onları tekrar kılcallardaki kana verir. Azotlu atıklar, tübül içerisinde kalarak dışarıya atılır. Toprak solucanları nemli topraklarda yaşarlar ve genellikle suyu ozmos yoluyla derilerinden alırlar. Onların metanefridyumları, seyreltik idrar (vücut sıvılarına göre hipoozmotik) oluşturmak suretiyle içeriye su girişini dengelerler.

Malpighi Tüpleri

Böcekler ve diğer karasal eklem bacaklılar, **Malpighi tüpleri** denen, azotlu atıkları uzaklaştıran ve aynı zamanda ozmoregülasyon işlevi gören organlara sahiptir (**Şekil 44.13**). Malpighi tüpleri, sindirim kanalına açılan ve diğer kapalı uçları hemolenf (dolaşım sıvısı) içerisine uzanan borucuklardır. Diğer boşaltım sistemleri için ortak bir işlem olan filtrasyon aşaması burada bulunmaz. Bunun yerine, tüpleri döşeyen taşıma epiteli, azotlu atıklar da dahil olmak üzere çözünmüş olan bazı maddeleri hemolenften tüp boşluğuna salgılar. Su, çözünmüş maddeleri izleyerek ozmos yoluyla tüp içerisine girer; bu sıvı, daha sonra rektuma geçer. Çözünmüş maddelerin çoğu, burada, hemolenfe geri pompalanır ve su, bunu izleyen ozmos yoluyla geri emilir. Azotlu atıklar – esas olarak çözünür olmayan ürik asit– hemen hemen kuru madde sayı-



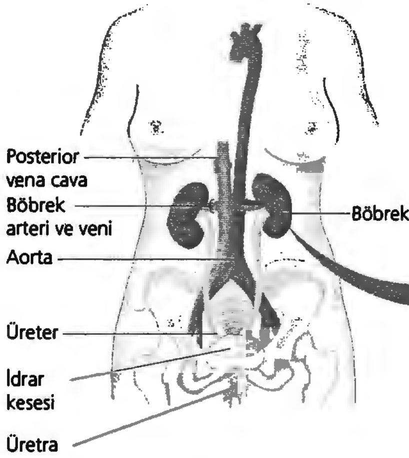
▲ **Şekil 44.12 Bir toprak solucanının metanefridyumları.** Solucanın her segmenti, bitişik ön segmentten sölom sıvısı toplayan bir çift metanefridyum içerir. Sarı renkle gösterilmiş bölge, bir çift nefridyumdan bir tanesini göstermekte, diğeri ise arkasında kalmaktadır.



▲ **Şekil 44.13 Böceklerin Malpighi tübülleri.** Malpighi tübülleri, ozmoregülasyonda işlev gören ve azotlu atıkları uzaklaştıran sindirim kanalının dışarıya doğru uzantılarıdır.

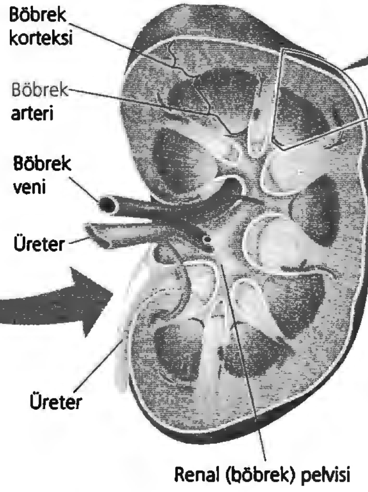
İnceleme Memeli Boşaltım Sistemi

Boşaltım Organları



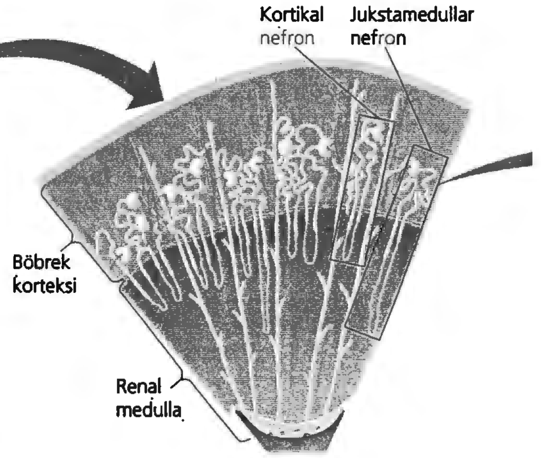
İnsanlarda, boşaltım sistemi, fasulye şeklinde, yaklaşık 10 cm uzunluğundaki bir çift **böbrekten** ve idrarı iletmek ve depolamakla görevli diğer organlardan oluşur. Her böbrek tarafından üretilen idrar, **üreter** denen bir kanal ile böbrekten çıkar; iki üreter, içeriklerini ortak bir kese olan **idrar kesesine** boşaltır. İdrar çıkarma sırasında idrar, idrar kesesinden **üretra** denen kanal ile çıkarak kadınlarda vajinanın yakınından, erkeklerde ise penis içerisinden dışarıya atılır. İdrar kesesi ile üretranın birleşme bölgesinde yer alan sfinkter kasları, idrarın dışarıya boşaltılmasını denetler.

Böbrek Yapısı



Her böbrekte, dışta bir **renal korteks**, iç tarafta da **renal medulla** bulunur. Her iki bölge de bir böbrek arterinden kan alır ve bir toplardamar ile kan uzaklaştırılır. Korteks ve medullada, sıkıca paketlenmiş durumdaki boşaltım tübülleri ve ilgili kan damarları yer alır. İçteki **renal pelvis**, boşaltım tübüllerinden idrarı toplar ve idrar kesesine iletir.

Nefron Tipleri



Renal korteks ve medulla arasında ileri ve geri konumlarda yerleşmiş olan **nefronlar**, omurgalı böbreğinin işlevsel birimleridir. İnsan böbreğindeki yaklaşık 1 milyon nefronun %85 kadarını, medullaya kısmen girmiş **kortikal nefronlar**; geri kalanları ise medullanın derinliklerine kadar uzanan **jukstamedullar nefronlar** oluşturmaktadır. Jukstamedullar nefronlar, vücut sıvılarına oranla hiperozmotik idrarı oluşturmaktan sorumlu olup, memelilerde suyun korunması için anahtar bir adaptasyonu sergilemektedirler.

lacak şekilde dışkıyla dışarıya atılır. Su kaybını engellemede çok başarılı olan böcek boşaltım sistemi, hayvanların karasal yaşamdaki başarılarını yansıtan anahtar bir adaptasyondur.

Bazı karasal böceklerin su dengesi için bir ilave adaptasyonu daha vardır: onların sindirim kanallarının rektum ucu, havadan su alınmasına olanak tanır. Bazı türler, havadaki suyu hava sadece çok nemli olduğu zaman absorblayabilmelerine karşın, pire (*Xenopsylla* cinsi) gibi diğer bazı hayvanlar, nispi nemlilik %50 gibi düşük değerlerde olduğu zamanda bile suyu atmosferden alabilmektedir.

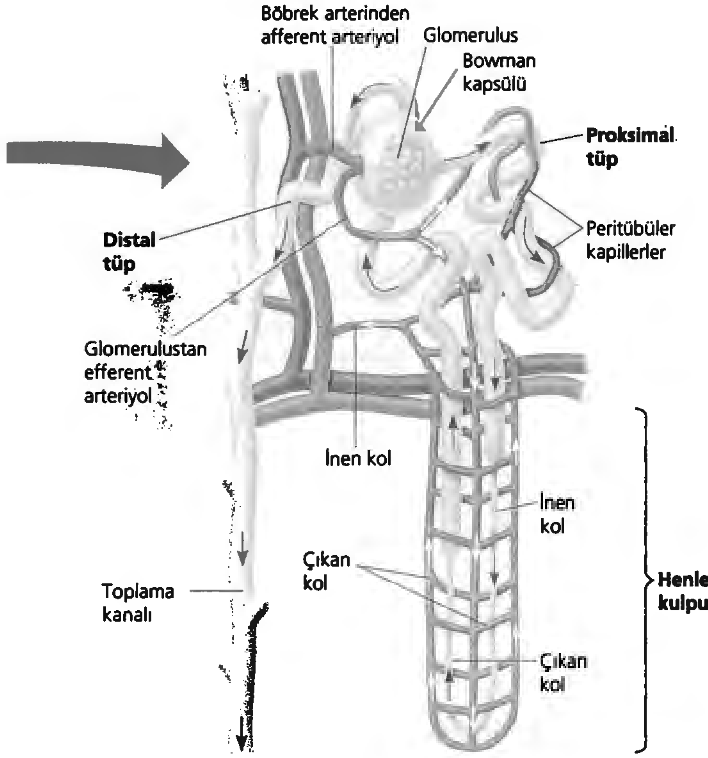
Böbrekler

Omurgalılarda ve bazı diğer kordalılarda, böbrek adı verilen özelleşmiş bir organ, hem ozmoregülasyonda hem de boşaltımda işlev görür. Çoğu hayvan şubelerinde olduğu gibi, böbrekler tübüllerden oluşmaktadır. Bu kompakt organların çok sayıdaki tübülü, çok yüksek düzeyde organize olmuş durumdadır ve bir kılcal damar ağıyla yakından ilişkidedir. Omurgalı boşaltım sistemi, aynı zamanda, idrarı tübüllerden böbreğin dışına ve nihayetinde de vücut dışına taşıyan kanallara ve diğer yapılara sahiptir.

Omurgalı böbrekleri, tipik olarak segmentli değildir. Bununla birlikte, omurgasız kordalılar olan Myxini üyeleri, boşaltım tübülleri segmental olarak dizilmiş olan böbreklere sahiptir. Bu durum, omurgalı atalarının boşaltımla ilgili yapılarının da segmentli olmuş olabileceğine işaret etmektedir.

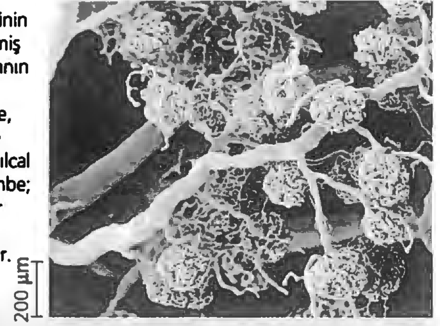
Böbrek organizasyonu böbrek işlevinin bir parçası olduğundan, memeli böbreğinin anatomisini ve ilgili yapıları incelemeye **Şekil 44.14** ile başlayacağız. Bu şekilde yer alan terimleri ve çizimleri öğrenmeniz, bir sonraki kavramda üzerinde duracağımız böbrekte filtratın oluşturulup işlenmesi hakkında size temel bilgi sağlayacaktır.

Nefronun Organizasyonu



Her nefron uzun, tek bir tübülden ve **glomerulus** adı verilen bir kılcal damar yumağından oluşur. Tübülün kapalı olan ucu, **Bowman kapsülü** olarak adlandırılan ve glomerulusu sarmalayan fincan şeklinde bir şişkinlikle sonlanır. Kan basıncının etkisiyle, glomerulustaki kan sıvısı Bowman kapsülünün boşluğuna sızınca süzüntü oluşmuş olur. Bu süzüntü nefronun üç ana bölgesinden geçerken işlenir: **proksimal tübül**, **Henle kulpu** (U harfi şeklinde, inen ve çıkan kolları olan yapı), **distal tübül**. Bir **toplama kanalı**, tüm nefronlardan gelen işlenmiş süzüntüyü toplayarak böbreğin pelvis bölgesine iletir.

Her nefron, böbrek arterinden ayrılarak dallanıp glomerulusun kılcallarını oluşturan bir *afferent arteriyolden* kan alır. Kılcallar, glomerulustan çıktıktan sonra birleşerek *efferent arteriyolü* oluştururlar. Bu damarın bazı kolları, proksimal ve distal tübülleri sarmalayan **peritübüller kılcal damarları** oluştururken, diğer kolları aşağıya doğru inerek U harfi şeklinde bir kılcal damar olan **vasa rectayı** oluşturur; vasa recta, böbrek medullasını ve jukstamedullar nefronların uzun Henle kulplarının yer aldığı renal medullaya hizmet eder.



► İnsan böbreğinin sıkı paketlenmiş kan damarlarının TEM'deki bu görüntüsünde, arteriyoller ve peritübüller kılcal damarlar pembe; glomeruluslar sarı renkte görülmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ **44.3**

1. Yası solucanların, toprak solucanlarının ve böceklerin boşaltım sistemlerine metabolik atıkların giriş yollarının benzer olan ve olmayan yönlerini açıklayınız.
2. Boşaltım sistemlerindeki süzülme aşamasının işlevi nedir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Böbrek yetmezliği genelde kanın vücut dışına alınarak filtre edilmesi ve daha sonra yarı geçirgen bir zarın yüzeyinden akmasının sağlandığı, hemodiyaliz adı verilen bir işlemle tedavi edilir. Zarın diğer tarafında zıt yönde akan diyalizat denilen diyaliz sıvısının, işlevsel bir böbrekteki çözünenlerin geri emilim ve salgılanmalarının yerine geçen başlangıç içeriği çok önemlidir. Hangi başlangıç çözünen bileşimi, en iyi çalışacaktır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **44.4**

Nefron, kan filtratını kademeli olarak işlemek için organize olmuştur

Süzüntü oluşumuyla ilgili süreci tartışarak nefronu incelemeye devam edeceğiz. Daha sonra, tübüllerin, kılcal damarların ve çevredeki dokuların birlikte nasıl işlev gördükleri üzerine odaklanacağız.

Bowman kapsülünün porlu kılcal damarları ve özelleşmiş hücreleri, suya ve çözünmüş durumdaki küçük maddelere karşı geçirgendir, ancak kan hücreleri ve plazma proteinleri gibi büyük moleküllere karşı geçirgen değildir. Böylece kapsül içerisinde oluşan süzüntü, tuzlar, glukoz, amino asitler, vitaminler, azotlu atıklar ve diğer küçük molekülleri içerir. Bu tip moleküller, glomerulus kılcalları ve Bowman kapsülünden rahatça geçtiğinden, bu maddelerin ilk süzüntüdeki konsantrasyonları, kan plazmasındakiyle aynıdır.

Kandan Süzülmüş Süzüntüden İdrara: *Yakın Bir Bakış*

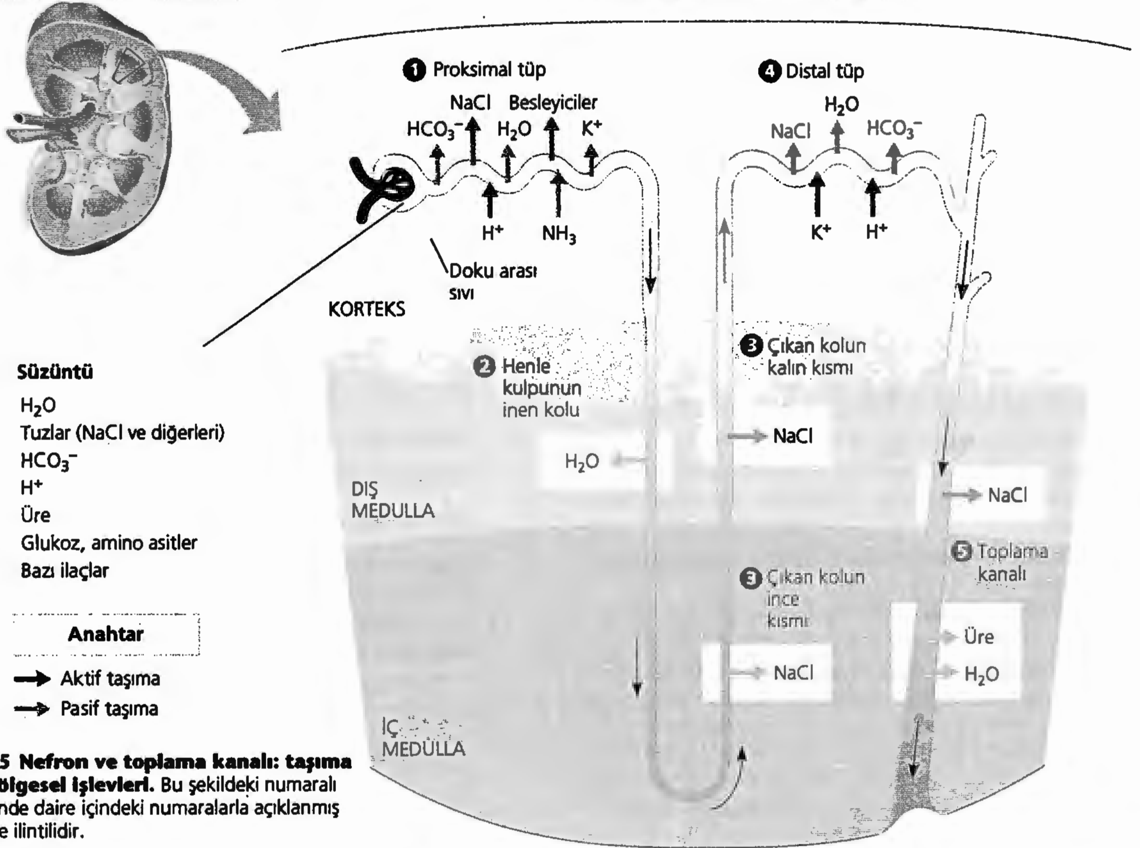
Bu kısımda, süzüntüyü nefron içinde ve toplama kanalında izleyerek süzüntünün idrara dönüşme sürecide her bir bölgenin nasıl katkı yaptığını inceleyeceğiz. Daire içindeki numaralar, **Şekil 44.15**'deki numaralarla eşleşmektedir.

❶ Proksimal tübül Proksimal tübüldeki geri emilim, iyonların, suyun ve değerli besin maddelerinin büyük hacme sahip ilk süzüntüden geri alınması için çok önemlidir. Süzüntüdeki NaCl (tuz), difüzyonla taşıma epiteli hücrelerine girer, ve orada Na^+, aktif olarak doku sıvısına aktarılır. Pozitif yüklü bir iyonun bu şekilde tübülden dışarıya verilmesi, negatif yüklü Cl^- iyonun pasif olarak nakledilmesine ve tübülün lümeninden tübülün duvarındaki hücrelerin içerisine kolaylaştırılmış difüzyonla ve birlikte taşınma mekanizmalarıyla daha fazla Na^+ iyonunun hareketine yol açar (bakınız Şekiller 7.17 ve 7.21).

Tuz, süzüntüden doku sıvısına doğru hareket ederken, su da ozmosla onu izler. Tuz ve su daha sonra, doku sıvısından peritübüller kılcal damarlara difüzyonla girer. Glukoz, amino asitler, potasyum iyonları (K^+) ve diğer elzem maddeler, aktif ya da pasif olarak süzüntüden doku sıvısına, ondan sonrada peritübüller kılcal damarlara nakledilir.

Süzüntünün proksimal tübülde işlenmesi, vücut sıvılarında nispeten sabit bir pH'nın korunmasına yardımcı olur. Taşıma epiteli hücreleri, tübülün boşluğuna H^+ iyonlarını salgılarken, aynı zamanda amonyak da sentezleyip salgılar; amonyak, bir tampon gibi davranarak H^+ iyonlarını yakalar ve amonyum iyonları (NH_4^+) şeklinde tutar. Süzüntü asidikleştikçe, hücreler daha fazla amonyak sentezleyip salgılarlar, böylece memelilerin idrarı genellikle bu kaynaktan gelen amonyak içermektedir (ancak azotlu atıkların çoğu üre olarak atılır). Proksimal tübüller, aynı zamanda, süzüntüden tampon bikarbonatın (HCO_3^-) %90 kadarını da geri emerek vücut sıvılarının pH dengesine katkıda bulunur.

Süzüntü proksimal tübülden geçerken, dışarıya atılacak maddeler yoğunlaştırılır. Birçok atık, seçici olmayan süzme işleme sırasında vücut sıvılarını terk ederek süzüntüde kalırken su ve tuzlar geri emilir. Örneğin üre, su ve tuza oranla çok daha yavaş geri emilir. Bazı diğer toksik maddeler, çevre dokulardan süzüntü içerisine aktif olarak salgılanırlar. Örneğin, ilaçlar ve toksinler, karaciğerde işlendikten sonra peritübüller kılcallardan doku sıvısına geçerler. Proksimal tübül hücrelerine giren bu moleküller, orada taşıma epitelinden tübülün boşluğuna aktif olarak salgılanır.



▲ **Şekil 44.15 Nefron ve toplama kanalı: taşıma epitelinin bölgesel işlevleri.** Bu şekildeki numaralı bölgeler, metinde daire içindeki numaralarla açıklanmış böbrek işleviyle ilintilidir.

? *Böbrekteki tübülleri astarlayan bazı hücreler, normal hücre hacmini koruyacak organik çözünenleri sentezlemektedir. Bu hücreleri böbrekte nerede bulabilirsiniz? Açıklayınız.*

❷ **Henle kulpunun aşağı inen kolu.** Süzüntü, Henle kulpunun aşağı inen kolunda ilerlerken, suyun geri emilişi sürdürülür. Burada, **aquaporin** proteinleri tarafından oluşturulmuş sayısız su kanalı, taşıma epitelini suya karşı çok geçirgen hale getirir. Bunun tersine, tuz ve çözünmüş diğer küçük maddeler için hemen hiç kanal olmaması nedeniyle, bu maddeler için geçirgenlik çok düşüktür.

Suyun ozmosla tübül dışına çıkabilmesi için, tübülün gömülü olduğu doku sıvısının süzüntüye oranla hiperozmotik olması gerekmektedir. Bu koşul, inen kol boyunca, böbreğin dış (korteks) kısmından içeriye (medulla) doğru gittikçe artış gösteren ozmolarite nedeniyle sağlanır. Sonuç olarak süzüntü, aşağıya inen kol boyunca tüm yolculuğu sırasında su kaybeder; onun için süzüntünün çözünmüş madde konsantrasyonu artar.

❸ **Henle kulpunun yukarı çıkan kolu.** Süzüntü, kulpun uç noktasına ulaşır ve ondan sonra çıkıcı kolun içerisinde yolculuğuna devam ederek kortekse geri döner. Yukarıya çıkan kol, inenin aksine, iyon kanalları içeren, ancak su kanalları bulunmayan bir taşıma epiteline sahiptir. Gerçekte, bu zar suya karşı geçirgen değildir. Suya geçirgen olmamak, biyolojik zarlar arasında çok ender rastlanan bir durumdur ve yukarı çıkan kolun işlevi açısından büyük önem taşımaktadır.

Yukarı çıkan kolun iki özelleşmiş bölgesi vardır: kulpun ucuna yakın olan ince bölüm ve distal tübüle yakın olan kalın bölüm. Süzüntü ince kısım içerisinde yukarı doğru çıkarken, inen kolda yoğunlaştırılmış olan NaCl, geçirgen olan tübülden difüzyonla dışarıya doku sıvısına geçer. NaCl'ün tübülden dışarıya doğru olan bu hareketi, medulladaki doku sıvısının ozmolaritesinin korunmasında yardımcı olur. Yukarıya çıkan kolun kalın kısmında, NaCl'ün süzüntüden dışarıya doğru hareketi devam eder. Ancak burada epitel, NaCl'ü doku sıvısına aktif olarak pompalar. Tuzun kaybedilmesi ancak suyun kalması sonucunda, süzüntü, kulpun çıkan kolundan kortekse doğru ilerledikçe giderek daha seyreltik hale gelir.

❹ **Distal tübül.** Distal tübül, vücut sıvılarının K^+ ve NaCl konsantrasyonlarının ayarlanmasında anahtar rol oynar. Bu ayarlama, süzüntüye salgılanan K^+ ve süzüntüden geri emilen NaCl miktarlarındaki değişimle yapılır. Proksimal tübül gibi, distal tübül de kontrollü olarak H^+ iyonu salgılanması ve HCO_3^- geri emilişi ile pH düzenlenmesine katkı yapar.

❺ **Toplama kanalı.** Toplama kanalı, süzüntüyü medulladan böbrek pelvisine taşır. Nefronun ve toplama kanalının taşıma epiteli, süzüntüyü işleyerek idrarı oluşturur. Bu epitelin en önemli görevlerinden biri, çözünen maddelerin ve suyun geri emilmesidir. Normal koşullarda, bir çift böbrekten her gün yaklaşık 1.600 L kan geçer ve bu, vücuttaki toplam kan miktarının yaklaşık 300 katıdır. Bu çok yoğun kan trafiğinde nefronlar ve toplama kanalları, başlangıçtaki süzüntünün yaklaşık 180 L'sini işlerler. Süzüntüdeki suyun %99'u ve şeker, amino asitler, vitaminler ve diğer organik besin maddelerinin hemen hemen tamamı geri emilir; böylece idrar kesesine gitmek üzere sadece 1.5 L kadar idrar kalır.

Süzüntü, toplama kanalının transport epiteli boyunca ilerlerken, taşımanın ve geçirgenliğin hormonal kontrolü, idrarın ne kadar yoğunlaştırılacağını belirler.

Böbrekler suyu koruduklan zaman, toplama kanalındaki aquaporin kanalları, su moleküllerinin epiteli geçmesine izin verir. Aynı zamanda epitel, tuza karşı ve böbrek korteksinde de üreye karşı geçirimsizliğini sürdürür. Toplama kanalı, böbrekte ozmolaritenin kademe kademe değiştiği bölgeyi aşarken, süzüntü, hiperozmotik doku sıvısına ozmosla su kaybederek giderek yoğunlaşır. Kanal iç medullada, üreye karşı geçirgen hale gelir. Bu noktada, süzüntüdekl üre konsantrasyonunun yüksek olmasından dolayı bir kısım üre, kanaldan doku sıvısına difüzyonla geçer. Tuzla birlikte bu üre, medullanın doku sıvısındaki yüksek ozmolaritenin oluşmasına katkı yapar. Sonuçta, oluşan idrar, genel vücut sıvılarına göre hiperozmotiktir.

Konsantre idrardan ziyade seyreltik idrar oluşturmak için böbrekler, suyun ozmotik izlemesine izin vermeksizin tuzu aktif olarak geri emer. Bu zamanlarda, epitel su kanallarından yoksundur ve NaCl süzüntüden aktif olarak taşınır. Kısaca göreceğimiz gibi, toplama kanalı epitelinin durumu hormonlarla kontrol edilerek, ozmolarite, kan basıncı ve kan hacmi için homeostasisi korur.

Çözünmüş Madde Gradiyenti ve Suyun Korunması

Memeli böbreğinin suyu koruma yeteneği, anahtar bir karasal adaptasyondur. İnsanlarda, kanın ozmolaritesinin yaklaşık 300 mOsm/L olmasına karşın böbrek, bunun dört katı kadar konsantre olmuş – yaklaşık 1.200 mOsm/L–idrar atabilir. Bazı memeliler bunun da üzerine çıkabilir: Avustralya'nın küçük memelilerinden çölde yaşayan zıplayıcı fareler, kanlarının ozmolaritesinin 25 katı olan 9.300 mOsm/L'lik bir ozmolariteye sahip idrar oluşturabllmektedir.

Bir memeli böbreğinde hiperozmotik idrarın oluşturulabilmesi, yoğunluk farklılıklarına karşı gelerek, çözünmüş maddelerin aktif taşımayla taşınması için önemli miktarda enerji harcanması sayesinde gerçekleşebilmektedir. Nefronlar –özellikle de Henle kulpları – toplama kanalındaki süzüntüden suyu geri emecek uygun ozmolarite gradiyentini yaratan enerji tüketici makineler olarak düşünülebilir. Ozmolariteyi etkileyen başlıca iki çözünenden birisi NaCl, diğeri üredir. NaCl, Henle kulpu tarafından renal medullada biriktirilir; üre ise toplama kanalının epitelinden iç medullaya geçer.

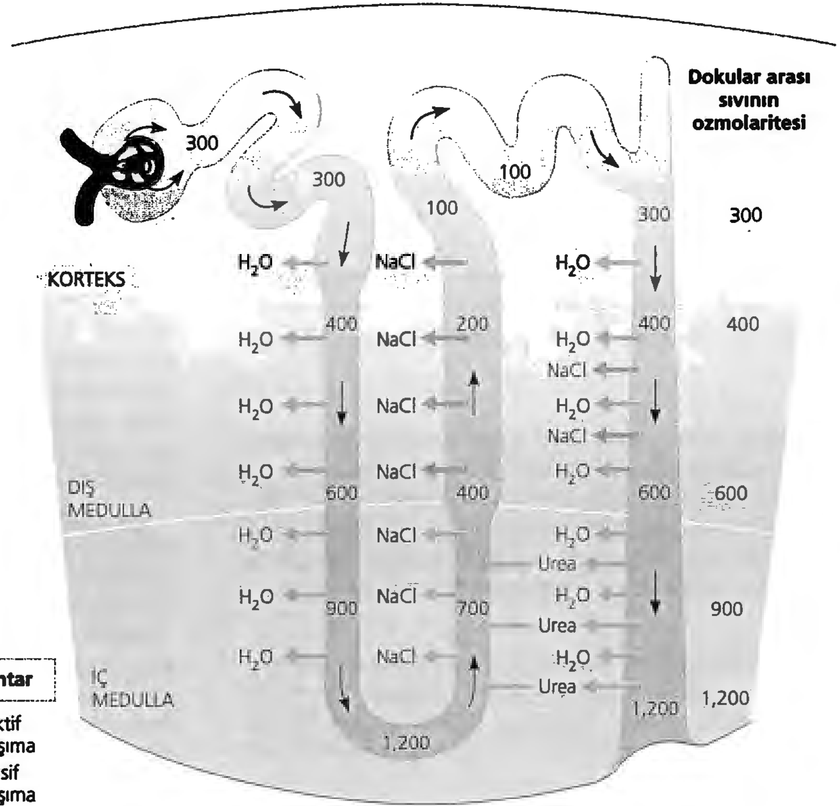
İki-Çözünen Modeli

Suyu koruyan bir organ olarak memeli böbreğinin fizyolojisini daha iyi anlamak için, süzüntüyü boşaltım kanalı boyunca yeniden izleyelim. Bu kez, medullanın derinliklerine uzanan jukstamedullar nefronların, Henle kulpu çevresindeki dokularda ozmolarite gradiyentini nasıl oluşturduklarına ve bu gradiyentin hiperozmotik idrar atılmasına nasıl hizmet ettiğine odaklanalım (**Şekil 44.16**). Bowman kapsülünden proksimal tübüle geçen süzüntünün ozmolaritesi yaklaşık 300 mOsm/L olup, kanınkiyle aynıdır. Böbrek korteksindeki proksimal tübülde ilerleyen süzüntüden, önemli miktarda su *ve* tuz geri emilir. Sonuçta, süzüntünün hacmi önemli ölçüde azalırken, ozmolaritesi yaklaşık aynı kalır.

Süzüntü, Henle kulpunun aşağı inen kolunda korteksten medullaya doğru ilerlerken, su ozmosla tübülü terk eder. NaCl ve diğer çözünenlerin derişimleri artarak, süzüntünün ozmolaritesini yükseltirler. En yüksek ozmolarite (yaklaşık 1.200 mOsm/L), Henle kulpunun dirsek bölümünde oluşur. Bu, süzüntü dirseği dönüp, tuza geçirgen ancak suya geçirgen olmayan yukarı çıkan kola girerken, tuzun tüpten dışarıya difüzyonunu maksimuma çıkarır. Yukarıya çıkan koldan NaCl difüzyonu, böbrek medullasının doku sıvısındaki yüksek ozmolaritenin korumasına yardım eder.

Balık solungaçlarının oksijen absorpsiyonunu maksimuma çıkaran (bakınız Şekil 42.22) ya da endotermlerdeki ısı kaybını indirgeyen (bakınız Şekil 40.12) mekanizmalar gibi, Henle kulpunun da ters akım sisteminin birkaç özelliğine sahip olduğuna dikkat ediniz. Bu durumlarda ters akım mekanizmaları, ya oksijen konsantrasyon gradiyenti ya da ısı gradiyenti sayesinde pasif hareketi içermektedir. Bunun aksine, Henle kulpundaki ters akım sistemi, yukarı çıkan kolun üst kısmındaki süzüntüden NaCl'ün aktif olarak taşınması için enerji harcamaktadır. Konsantrasyon gradiyenti yaratmak için enerji harcayan ters akım sistemleri, **ters akımla çoğaltıcı sistem** olarak adlandırılmaktadır. Henle kulpundaki ters akımla çoğaltıcı sistemin böbrek içerisindeki yüksek tuz konsantrasyonunu koruması, böbreğe konsantre idrar oluşturma yeteneği vermektedir.

Vasa recta kılcallarının, medulladaki doku sıvısındaki yüksek NaCl derişimini taşıyarak yok etmesini ne önlemektedir? Şekil 44.14'de gösterildiği gibi, vasa rectanın inen ve çıkan damarları, böbreğin ozmolarite gradiyenti bölgesinde kanı birbirine ters yönde taşımaktadır. İnen damar, kanı iç medullaya doğru taşırken, su kandan uzaklaşmakta ve NaCl difüzyonla kazanılmaktadır. Çıkan damarda ise bu akışlar tersine dönmekte, kan kortekse doğru akarken, su tekrar kana girmekte, tuz ise doku sıvısına difüze olmaktadır. Böylece vasa recta, iç ve dış medulladaki ozmolarite gradiyentini bozmaksızın, böbreğe kan yoluyla taşınan besin maddelerini ve diğer önemli maddeleri sağlamaktadır.



► **Şekil 44.16 İnsan böbreği idrarı nasıl yoğunlaştırır: iki çözünen modeli.** Doku sıvısının ozmolaritesine iki çözünenin etkisi vardır: NaCl (burada Na^+ ve Cl^- için kısaltılarak kullanılmıştır) ve üre. Henle kulpu, doku sıvısındaki korteksten iç medullaya doğru giderek artan NaCl gradiyentini oluşturur. Üre, toplama kanalından medulladaki doku sıvısına difüze olur (süzüntüdeki ürenin çoğu toplama kanlında kalır ve atılır). Süzüntü, korteks ve medulla arasında üç sefer yapar: toplama kanalında önce aşağıya, sonra yukarıya, ve sonra yeniden aşağıya. Süzüntü, ozmolaritesi giderek artan doku sıvısını kat eden toplama kanalında ilerlerken, su ozmosla, toplama kanalını terk eder. Bu su kaybı, üre de dahil olmak üzere çözünenleri ve atılan idrarı yoğunlaştırır.

EĞER ÖYLE İSE? *Furosemide adlı ilaç, Henle kulpunun çıkan kolundaki Na^+ ve Cl^- taşıyıcılarını engeller. Bu ilacın idrar yoğunluğuna nasıl bir etki yapmasını beklersiniz?*

Henle kulpunun ve vasa rectanın ters akım benzeri özellikleri, medulla ve korteks arasında ozmotik bakımdan abartılı bir farklılık oluşmasına yardım eder. Ancak, hayvan dokusundaki bu ozmotik gradient enerji harcanmak suretiyle desteklenmedikçe difüzyon tarafından sonunda ortadan kaldırılacaktır. Böbrekte bu enerji harcanması, ağırlıklı olarak Henle kulpunun yukarı çıkan kalın kolunda gerçekleşmektedir; burada NaCl, aktif olarak tübülden dışarı pompalanmaktadır. Ters akımla alış-verişin sağladığı yararlara karşın, bu süreç – diğer renal aktif taşıma sistemleriyle birlikte – önemli ölçüde ATP harcamaktadır. Böylece, boyutlarına rağmen, böbrek, diğer organların sahip olduğundan daha yüksek metabolik hıza sahiptir.

Yukarıya çıkan kolun kalın kısmından NaCl'ün aktif taşımayla dışarıya pompalanmasının sonucu olarak, süzüntü distal tübüle ulaştığında, vücut sıvılarına oranla hipoozmotik özellik kazanmıştır. Süzüntü daha sonra, suya geçirgen ancak tuza geçirgen olmayan toplama kanalına ulaşır. Daha sonra, toplama kanalındaki süzüntü tekrar aşağıya, yani medullaya doğru iner; toplama kanalı suya karşı geçirgendir fakat tuza geçirgen değildir. Süzüntü korteksten medullaya doğru geçerken ozmolaritesi giderek artan doku sıvısıyla karşılaşır; onun için su ozmosla süzüntüden çekilir. Bu süreç, süzüntüdeki tuz, üre ve diğer çözünenlerin derişimlerini artırır. Ürenin bir kısmı toplama kanalının alt bölümünden dışarı çıkar ve iç medullanın doku sıvısının ozmolaritesinin yüksek olmasına katkı yapar. (Bu üre, Henle kulpuna difüzyonla yeniden girer, ancak toplama kanalından sürekli sızıntı, doku sıvısındaki yüksek üre derişiminin korunmasını sağlar.) Böbrek, idrarı maksimum düzeyde yoğunlaştırdığı zaman idrarın ozmolaritesi 1.200 mOsm/L'dir; bu değer, aynı zamanda, iç medulladaki doku sıvısının ozmolaritesidir. İdrar, iç medulladaki doku sıvısıyla *izoozmotik* olmasına karşın, kana ve vücudun diğer doku sıvılarına oranla *hiperozmotiktir*. Bu yüksek ozmolarite, idrarda kalan çözünmüş maddelerin en az su kaybıyla vücuttan atılmalarına imkan verir.

Omurgalı Böbreğinin Farklı Çevrelere Karşı Adaptasyonları

EVRİM Omurgalı hayvanlar, yağmur ormanlarından çöllere, çok tuzlu sulardan neredeyse saf su özelliğindeki yüksek dağ su kaynaklarına değin uzanan ortamlarda yaşamaktadırlar. Farklı çevrelerde yaşayan omurgalıların böbreklerinde, ozmoregülasyon için nefron yapısı ve işlevinde değişiklikler oluşmuştur. Omurgalı böbreğindeki adaptasyonlar, çok çeşitli çevrelerde yaşayan türleri karşılaştırarak ya da benzer çevresel koşullara karşı farklı omurgalı gruplarının verdikleri cevaplar karşılaştırılarak ortaya konur.

Memeliler

İdrarı yoğunlaştırıcı özellikleriyle jukstamedullar nefronlar, karasal yaşam için anahtar adaptasyonlar olup, memelilerin suyu israf etmeden tuzları ve azotlu atıkları vücuttan atmalarını sağlamaktadır. Görmüş olduğumuz gibi, memeli böbreğinin hiperozmotik idrar oluşturmadaki eşsiz yeteneği, böbrek korteks ve medullasındaki tübüllerin ve toplama kanallarının hassas düzenlenmesine bağlıdır. Bu açıdan böbrek, doğal seçilimin bir organın işleviyle yapısı arasında nasıl bağlantı kurduğuna çok açık bir örnek oluşturmaktadır.

Avustralya zıplayan fareleri, Kuzey Amerika kanguru sıçanları ve diğer çöl memelileri gibi en hiperozmotik idrar atan memeliler, medullanın derinliklerine kadar uzanan Henle kulplarına sahiptir. Uzun kulplar, böbrekteki abartılı ozmotik gradienti korumaktadır; bu olay, idrar toplama kanalları içerisinde korteksten medullaya doğru geçerken idrarın çok fazla yoğunlaşmasıyla sonuçlanmaktadır.

Bunun tersine, yaşamlarının önemli bölümünü tatlısu ortamında geçiren ve ender olarak susuz kalma riskiyle karşılaşan kunduzlar, misk sıçanları ve diğer sucul memelilerin nefronlarının görece kısa kulplara sahip olması, onların idrarı yoğunlaştırma yeteneklerinin çok düşük olmasıyla sonuçlanmıştır. Nemli koşullarda yaşayan karasal memeliler, orta uzunlukta Henle kulplarına sahip olup, idrarı yoğunlaştırma kapasitesi bakımından tatlısu ya da çöl hayvanlarının arasında yer almaktadırlar.

Kuşlar ve Diğer Sürüngenler

Albatroslar (bakınız Şekil 44.1) ve koridor kuşlarının da (**Şekil 44.17**) aralarında bulunduğu birçok kuş, su kaybına yol açan ortamlarda yaşarlar. Memeliler gibi, kuşların da böbreklerindeki jukstamedullar nefronlar, suyu korumak üzere özelleşmiştir. Ancak, kuşların nefronları, memelilerinkine oranla medulla içinde çok daha az derinlere uzanan Henle kulplarına sahiptir. Böylece kuş böbreklerinin idrarı yoğunlaştırma derecesi, memeli böbrekleri tarafından gerçekleştirilen yüksek ozmolariteye erişemez. Kuşlar hiperozmotik idrar oluşturabilmelerine karşın, asıl su koruma adaptasyonları, azotlu atık molekülü olarak ürik asidi oluşturmalarıdır. Ürik asit macun kıvamında atılabildiğinden, idrar hacmini azaltmaktadır.

Sadece kortikal nefronlara sahip olan diğer sürüngenlerin böbrekleri, vücut sıvılarına göre izoozmotik ya da hipoozmotik idrar oluşturmaktadır. Bununla birlikte, idrar ve dışkının



▲ Şekil 44.17 **Koridor kuşu (*Geococcyx californianus*), kurak çevresine iyi uyum sağlamış bir hayvandır.**

vücudu terk ettiği odacığın (kloak) epiteli, atıklardan suyu geri emerek sıvının korunmasına yardım etmektedir. Aynı zamanda, kuşlar gibi diğer çoğu sürüngen, azotlu atıklarını ürik asit olarak atmaktadır.

Tatlı Su Balıkları ve Amfibiler

Tatlısu balıkları çevrelerine oranla hiperozmotiktir; bu nedenle, fazla suyu sürekli olarak vücuttan uzaklaştırmalıdırlar. Memeli ve kuşların aksine, tatlısu balıkları çok miktarda seyreltik idrar üretirler. Onların çok sayıda nefron içeren böbrekleri, yüksek oranda süzüntü oluşturur. Tatlısu balıkları, distal tübüllerindeki süzüntüden iyonları geri emmek suretiyle tuzları koruyup suyu atarlar.

Amfibi böbrekleri, tatlısu balıklarınınkine çok benzer şekilde işlev görür. Kurbağalar tatlısuda bulunduğu zaman, böbrekleri, seyreltik idrar atar; derileri ise belirli tuzları sudan aktif taşıma yoluyla alır. Karada olduklarında ise, su kaybı ozmoregülasyonun en önemli sorunu olduğundan, kurbağalar idrar keselerinin epitelinden suyu geri emerek vücut sıvısını korurlar.

Deniz Kemikli Balıkları

Deniz kemikli balıklarının dokuları, çevrelerinden fazla tuzu alır ve su kaybederler. Bu çevresel tehditler, tatlısudaki akrabalarının karşılaştıklarının tersidir. Tatlısu balıklarıyla kıyaslandıklarında deniz balıkları, daha az sayıda ve daha küçük nefronlar içermektedir, ve bu balıkların nefronları distal tübül kısmından yoksundur. Buna ilave olarak, onların böbrekleri, küçük glomeruluslara sahiptir ya da tamamıyla glomeruluslardan yoksundur. Bu özelliklere uygun olarak, süzülme hızı çok düşüktür ve çok az idrar atılır.

Deniz kemikli balıklarında böbreklerin temel işlevi, kalsiyum (Ca^{2+}), magnezyum (Mg^{2+}), ve sülfat (SO_4^{2-}) gibi iki değerlikli (yükleri 2^+ ya da 2^- olan) iyonları uzaklaştırmaktır. Deniz balıkları, iki değerlikli iyonları sürekli olarak deniz suyu içerek alırlar. Bunları uzaklaştırmak için de, onları nefronların proksimal tübüllerine salgılamak suretiyle idrarla atarlar. Solungaçlar yoluyla salgılama işlemi, Na^+ ve Cl^- gibi tek değerlikli (1^+ ya da 1^- yüke sahip) iyonları uygun düzeyde tutmaya yarar.

KAVRAM KONTROLÜ 44.4

1. Bir balığın böbreğindeki nefronların sayı ve uzunlukları, yaşam ortamı hakkında hangi bilgileri verir? İdrar oluşumu ile ne bağlantısı vardır?
2. Birçok ilaç, toplama kanalı epitelini suya daha az geçirgen hale getirmektedir. Böyle bir ilacı almak böbrek çıktısını nasıl etkiler?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir glomerulusa giden afferent arteriyoldaki kan basıncı azalacak olursa, Bowman kapsülündeki kan süzülme oranı nasıl etkilenir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 44.5

Hormonal devreler böbrek işlevi, su dengesi ve kan basıncı arasında bağlantı kurar

Memelilerde idrarın hem hacmi ve hem de ozmolaritesi, hayvanın su ve tuz dengesine ve idrar oluşturma hızına bağlı olarak ayarlanır. Bir memeli hayvan, yüksek oranda tuz alınması ve suyun az olduğu koşullarda, az miktarda hiperozmotik idrar üretmek suretiyle üre ve tuzu, minimum su kaybıyla vücuttan uzaklaştırabilmektedir. Eğer tuz çok az ve sıvı girdisi yüksekse bu durumda böbrek, yüksek hacimde hipoozmotik idrar oluşturmak suretiyle, fazla suyu çok az tuz kaybıyla vücuttan atabilir. Böyle durumlarda idrar, insan kanının 300 mOsm/L ozmolaritesine kıyasla 70 mOsm/L kadar seyreltik olabilir.

Şekil 44.18'de gösterilen Güney Amerika vampir yarasası, memeli böbreğinin çok yönlülüğünü göstermektedir. Bu türe ait yarasalar, geceleri büyük kuşların ve memelilerin kanlarıyla beslenmektedir. Yarasalar, keskin dişleriyle avlarının derilerinde küçük bir kesik oluşturarak yaradan akan kanı yalamaktadırlar (av bundan genelde fazla bir zarar görmemektedir). Yarasanın tükürüğünde bulunan pıhtılaşmayı engelleyen maddeler, kanın pıhtılaşmasını önlemektedir. Vampir yarasalar, çoğunlukla, saatlerce uygun bir av aradıklarından ve ava ulaşmak için uçarak uzun mesafeler kat ettiklerinden av bulduklarında olabildiğince fazla miktarda kan içmeleri gerekir; fakat, beslendikten sonra uçamayacak kadar ağır olmaları riski vardır. Ancak, yarasalar beslendiklerinde böbrekleri, yedikleri kandan absorblanan suyun çoğunu bol miktarda seyreltik idrar oluşturmak suretiyle atabilir; bir saatte atılan idrarın miktarı, vücut kütlesinin %24'ne ulaşabilir. Havalanabilmek için yeterli miktarda ağırlık kaybetmiş olan yarasa, gününü geçirdiği ağaç kovuğundaki ya da mağaradaki yuvasına dönebilir.

Yarasa, yuvasında, başka bir ayarlama sorunuyla karşı karşıyadır. Kandan aldığı besinin büyük çoğunluğu protein şeklindedir. Proteinlerin sindirimi de çok miktarda üre oluş-



▲ **Şekil 44.18 Vampir yarasa (*Desmodus rotundus*), özgün boşaltım işlevine sahip bir memeli hayvandır.**

turur; fakat tünekteki yarasanın bunu seyreltmek için gerekli içme suyuna ulaşması olanaksızdır. Bunun yerine, böbrekler az miktarda ve çok yoğun (4.600 mOsm/L'ye ulaşabilen) idrar üreterek, olabildiğince az su kaybıyla üreden kurtulmaktadır. Vampir yarasaların bol miktardaki seyreltik idrardan, çok az miktardaki hiperozmotik idrar oluşturmaya hızla geçebilme yeteneği, bu ender rastlanan beslenme şeklinin gerektirdiği bir adaptasyondur.

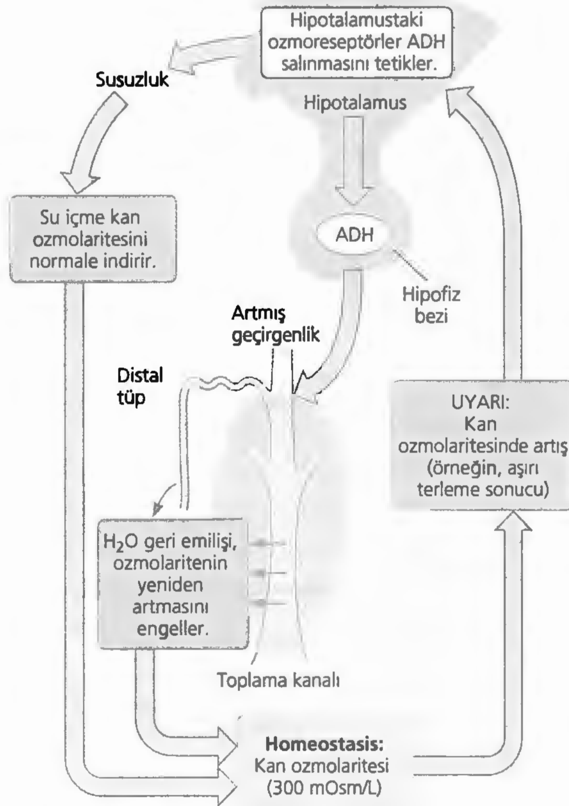
Antidiüretik Hormon

Memeli böbreğinin ozmoregülatör işlevini, sinirsel ve hormonal kontrol mekanizmaları birlikte yürütür. Bu düzenleme olayının anahtar hormonlarından biri, *vazopressin* olarak da adlandırılan **antidiüretik hormondur (ADH)**. ADH, beynin hipotalamus bölgesinde üretilir ve hipotalamusun hemen altında yer alan posteriyör hipofiz bezinde depolanır. Hipotalamustaki ozmoreseptör hücreler, kanın ozmolaritesini izleyerek posteriyör hipofizden ADH salınmasını düzenlerler.

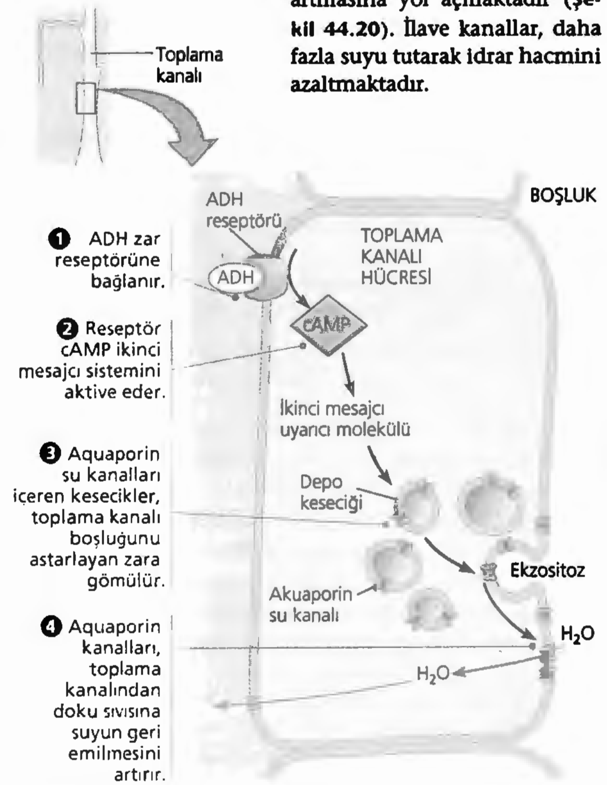
Antidiüretik hormonun rolünü daha iyi kavramak için, tuzlu yiyecekler yedikten sonra ya da terleyerek su kaybedince, kanın ozmolaritesi yükseldiği zaman neler olacağını inceleyelim (**Şekil 44.19**). Ozmolaritenin 300 mOsm/L olarak ayarlanmış noktasının üzerine çıkılacak olursa, kan dolaşımına daha fazla ADH salınır. ADH böbreğe ulaştığı zaman, onun ana hedefi toplama kanallarıdır. Burada ADH, epiteli suya karşı daha geçirgen kılan değişiklikler yapar. Su geri emilişinde artışın olması, idrarı yoğunlaştırır, idrar miktarını azaltır ve kan ozmolaritesinin yeniden normal değerine düşmesini sağlar. (Sadece besinlerle ya da içmek suretiyle ilave su alınması ozmolaritenin yeniden 300 mOsm/L ye geri dönmesini sağlar.) Kanın ozmolaritesi normale dönünce, negatif bir geri bildirim mekanizması, hipotalamustaki ozmoreseptör hücrelerin aktivitesini düşürür ve ADH salgılanması (şekilde gösterilmemiş) indirgenir.

Kan ozmolaritesinin ayarlanmış noktanın altına düşmesi ise, yukarıdakilerin tersi etkilere yol açar. Örneğin, çok fazla miktarda su alınması, ADH salgılanmasını çok düşük düzeye indirir. Toplama kanallarında su geri emilişinin azalması, çok miktarda seyreltik idrar atılmasına yol açar. (Diürez, atılan idrar miktarında artışın olmasını ifade eder ve ADH, bu duruma zıt yönde etki ettiğinden *anti*diüretik hormon olarak adlandırılır.)

ADH'nin böbrek toplama kanallarındaki su geri emilişini etkilemesi, aquaporinler tarafından oluşturulan su geçiren kanalları düzenlemesiyle gerçekleşmektedir. ADH'nin reseptör moleküllere bağlanması, toplama kanalı hücrelerinin zarlarındaki aquaporin proteinlerinin sayısının geçici olarak artmasına yol açmaktadır (**Şekil 44.20**). İlave kanallar, daha fazla suyu tutarak idrar hacmini azaltmaktadır.



▲ Şekil 44.19 **Antidiüretik hormon (ADH) tarafından böbrekte sıvının alıkonmasının düzenlenmesi.**



▲ Şekil 44.20 **Toplama kanalındaki ADH tepki yolu.**

ADH üretimini önleyen ya da ADH reseptör genini etkisiz kılan mutasyonlar, kanal sayısındaki artışı ve ADH cevabını engeller. Ortaya çıkan bozukluk, aşırı su kaybına ve çözünmüş madde dengesizliğine yol açarak, aşırı miktarda ve çok seyreltik idrar oluşmasına neden olur. Bu semptomlar, *diabetes insipidus* (Yunanca'da "geçip gitmek" ve "tatsız" anlamında) denen durumlara sebep olur.

Hollanda'daki araştırıcılar, aquaporin genindeki mutasyonların da diabetes insipidusa (yalancı şeker hastalığı) neden olup olmadığını merak etmişler ve bir hastada bu gen mutasyonunu bularak, değişikliklerin işlev görmeyen su kanallarına yol açıp açmadığını incelemişlerdir (**Şekil 44.21**).

Daha önceki çalışmalarla birlikte değerlendirilen deney, Şekil 44.21'de gösterildiği gibi, çok çeşitli genetik kusurların, vücuttaki su dengesinin ADH tarafından düzenlenmesini bozduğunu ortaya koymuştur. Örneğin, alkol, ADH salınmasını engelleyerek su dengesini bozmakta, idrar yoluyla aşırı kaybına ve dehidrasyona (akşamdan kalma belirtilerinin bir bölümüne yol açarak) neden olmaktadır. Normal olarak kanın ozmolaritesi, ADH salınışı ve böbrekte suyun geri emilmesi, homeostasise katkı yapan geri bildirim döngüsünde birbirleriyle bağlantılıdır.

Renin–Anjiyotensin–Aldosteron Sistemi

Böbrek üzerinde etkili olarak homeostasise katkıda bulunan ikinci bir ayarlama mekanizması, **renin–anjiyotensin–aldosteron sistemidir (RAAS)**. RAAS, glomerulusa kan getiren afferent arteriyolün ve çevresindeki hücrelerin oluşturduğu özel bir doku olan, **jukstaglomerular aygıt (JGA)** ile bağlantılıdır (**Şekil 44.22**). Afferent arteriyoldeki kan basıncı ya da kan hacmi azalacak olursa (örneğin su kaybetme sonucu) jukstaglomerular aygıt, renin enzimini salar. Renin, anjiyotensinojen denen plazma proteininin bir kısmını keserek onu sonunda **anjiyotensin II** denen bir peptide dönüştürecek olan kimyasal reaksiyon dizisini başlatır.

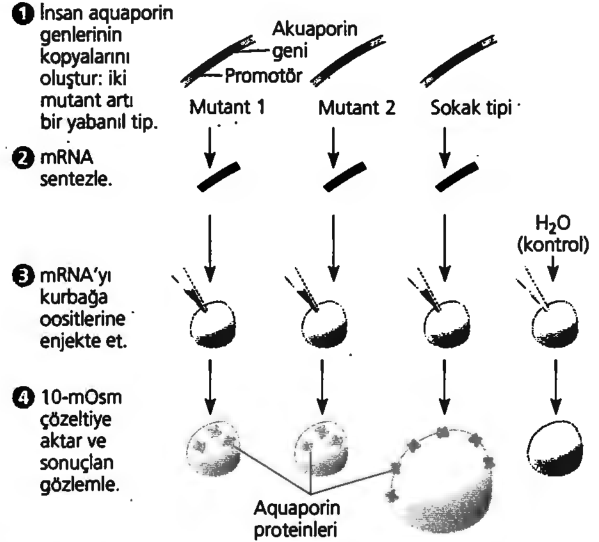
Anjiyotensin II, bir hormon gibi davranarak arteriyolleri daraltır ve kan basıncını yükseltir; arteriyollerin daralması böbrektekilerin de dahil olduğu birçok kılcal damara kan akışını azaltır. Anjiyotensin II, aynı zamanda, **aldosteron** denen hormonu salması için böbrek üstü bezlerini uyarır. Bu hormon, nefronun distal tübüllerini ve toplama kanallarını etkileyerek daha fazla Na^+ ve suyun geri emilmesini, böylece kanın hacminin ve basıncının artmasını sağlar.

Anjiyotensin II, kan basıncını artıran birkaç yolda etkili olduğundan, anjiyotensin II üretimini engelleyen ilaçlar, hipertansiyon (kronik yüksek kan basıncı) tedavisinde yaygın olarak kullanılmaktadır. Bu ilaçların çoğu, anjiyotensin II üretiminin ikinci basamağını katalizleyen anjiyotensin dönüştürücü enzimin (ACE) özgül inhibitörleridir. Şekil 44.21'de gösterildiği gibi, JGA'dan salınan renin, anjiyotensinojen (kanda) üzerine etki yaparak anjiyotensin I oluşmasını sağlar. Özellikle akciğer damarlarının damar endotelindeki

▼ **Şekil 44.21** **SORGULAMA**

Aquaporin mutasyonları diabetes insipidusa yol açabilir mi?

DENEY Nijmegen Üniversitesi'nden Bernard van Oost ve arkadaşları, ADH reseptör geni normal olan bir diabetes insipiduslu hasta üzerinde araştırma yapıyorlardı. Hastanın DNA sekansını çıkardıklarında, aquaporin geninin her iki kopyasında da iki ayrı mutasyona rastladılar. Her mutasyonun kanal oluşumunu engelleyip engellemediğini saptamak için, vücut dışında çalışılabilecek ve mutant proteinleriyle oynanabilecek bir hücre buldular. Seçtikleri hücre bir kurbağa oositi olup, erişkin bir dişiden çok miktarda toplanabilmekte ve yabancı genleri ifade edebilmekteydi. Araştırıcılar, yabanıl tip klonlarından mRNA ve mutant aquaporin genleri sentezletip, sentetik mRNA'yı oositlere enjekte ettiler. Oositlerdeki hücresel mekanizma, mRNA'yı aquaporin proteinlerine tercüme etti. Mutant aquaporin proteinlerinin plazma zarında işlevsel su kanalları oluşturup oluşturmadığını saptamak için araştırıcılar, oositleri 200-mOsm'den 10-mOsm'lük bir çözeltiye aktardılar. Daha sonra şişmeyi ışık mikroskobuyla gözlemleyerek, oositlerin suya geçirgenliğini ölçtüler.



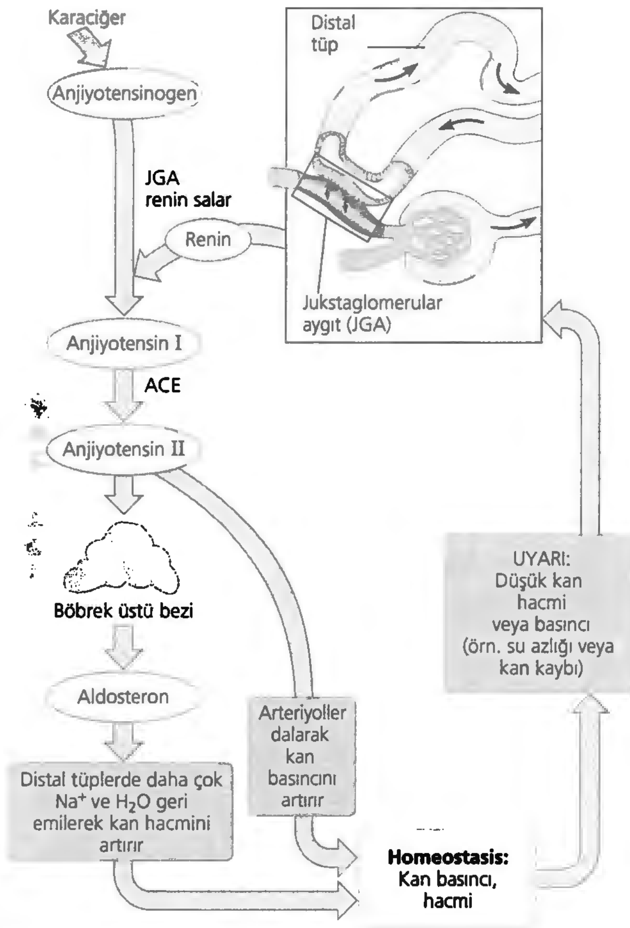
BULGULAR

Enjekte edilmiş RNA	Geçirgenlik (µm/sn)
Yabanıl tip aquaporin	196
Yok	20
Aquaporin mutant 1	17
Aquaporin mutant 2	18

SONUÇ Her mutasyon, aquaporini bir su kanalı olarak etkisiz kıldığından, hastanın rahatsızlığı bu mutasyonlar nedeniyle olabilir.

KAYNAK P. M. Deen, M. A. Verdjik, N. V. Knoers, B. Wieringa, L. A. Monnens, C. H. Van Os, ve B. A. van Oost, Requirement of human renal water channel aquaporin-2 for vasopressin-dependent concentration of urine, *Science* 264:92-95 (1994).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer ADH düzeylerini, ADH reseptör mutasyonları ve aquaporin mutasyonları olan hastalarda ölçmüşseniz, yabanıl tip deneklere kıyasla ne bulmayı beklersiniz?



▲ **Şekil 44.22 Kan hacminin ve kan basıncının renin-anjiyotensin-aldosteron sistemi (RAAS) tarafından ayarlanması.**

ACE, daha sonra, anjiyotensin I'den iki amino asidi ayırarak aktif olan anjiyotensin II'yi oluşturur. İlaçlarla ACE aktivitesini engellemek, anjiyotensin II üretimini önler ve çoğunlukla kan basıncını normal düzeye indirir.

Böbreğin Homeostatik Düzenlenmesi

Renin – anjiyotensin – aldosteron sistemi, sonunda homeostasisi sağlayacak olan karmaşık bir geri bildirim mekanizmasının bir parçası olarak işlev görür. Kan basıncında ve hacmindeki bir düşüş, JGA'dan renin salınmasını tetikler. Anjiyotensin II ve aldosteronun değişik etkileri ile kan basıncı ve hacmindeki artış ise, renin salınmasını azaltır.

ADH ve RAAS'in işlevleri gereksizmiş gibi görülebilir; ancak, durum böyle değildir. Her ikisi de böbrekte su geri emilişini artırır; fakat onlar ozmoregülasyonla ilgili farklı sorunlara karşı koyarlar. ADH salınması, vücut aşırı su kaybına uğradığında ya da su alınması yetersiz kaldığında ortaya çıkan kan ozmolaritesindeki artışa cevaptır. Ancak, hem tuz ve hem de vücut sıvılarının aşırı kaybına neden olan durumlar – örneğin büyük yaralanmalar ya da şiddetli ishal gibi – ozmolariteyi *artırmaksızın* kan basıncını düşürecektir. Bu, ADH salınımı etkilemeyecektir; fakat RAAS, su ve Na^+ geri emilişini artırarak kan hacmindeki ve basıncındaki düşüşe cevap verecektir. Böylece ADH ve RAAS, homeostasis için çalışan iki ortaktır. ADH tek başına, böbrekte su geri emilişini uyararak kandaki Na^+ düzeyini azaltacak, fakat RAAS, Na^+ geri emilişini uyararak vücut sıvılarının ozmolaritesinin ayar noktasında tutulmasına yardım edecektir.

Bir diğer hormon olan **atrial natriüretik peptid (ANP)**, RAAS ile zıt çalışır. Kan basıncındaki ve hacmindeki artışa tepki olarak, kalbin kulakçık duvarlarından ANP salınır. ANP, JGA'dan renin salınmasını engelleyerek toplama kanallarında NaCl geri emilişini durdururken, aynı zamanda böbrek üstü bezlerinden aldosteron salınmasını azaltmaktadır. Bu işlemler, kan basıncını ve hacmini azaltır. Böylece ADH, RAAS, ve ANP, böbreğin ozmolarite, tuz derişimi, kan hacmi ve basıncını kontrol etme yetisini dengeleyen ve düzenleyen çok karmaşık bir sistem oluştururlar. ANP'nin düzenlemedeki kesin rolünün ne olduğu, halen aktif araştırma alanıdır.

Tüm hayvanlarda, organ olarak tanımladığımız karmaşık oldukları kesin olan bu fizyolojik makineler, çözünmüş madde ve su dengesinin korunmasında ve azotlu atıkların uzaklaştırılmasında sürekli olarak çalışırlar. Bu bölümde incelediğimiz ayrıntılar, bu homeostatik süreçlerin düzenlenmesindeki sinirsel ve hormonal mekanizmaların ne denli karmaşık olduklarına ilişkin sadece bir ipucu niteliğindedir.

KAVRAM KONTROLÜ 44.5

1. Alkol, vücuttaki su dengesinin düzenlenmesini nasıl etkilemektedir?
2. Çok miktarda suyu kısa sürede içmek neden tehlikeli olabilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Conn sendromu, adrenal korteksteki tümörler nedeniyle, kontrolsüz olarak fazla miktarda aldosteron salınmasına yol açmaktadır. Bu bozukluğun ana belirtisinin ne olmasını beklersiniz?
4. **BAĞLANTI KUR** Renin–anjiyotensin–aldosteron sistemindeki renin enziminin aktivitesini, Şekil 11.10'de (s. 215) gösterilen birbirini izleyen fosforilasyon reaksiyonlarında yer alan protein kinazlarınkiyle karşılaştırınız. Bu enzimlerin rolleri, bu iki kontrollü yolda hangi yönleriyle benzeşmekte, hangileriyle ayrılmaktadır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

44 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 44.1

Ozmoregülasyon suyun ve çözünen maddelerin alınmasını ve kaybedilmesini dengeler (ss. 953-958)

- Hücreler, su kazancını ve kaybını **ozmoregülasyonla** dengeler. Bu, çözünenlerin iç sıvılarla dış çevre arasındaki kontrollü hareketine ve ozmos yoluyla bunu izleyen suyun hareketine dayalı bir süreçtir. **Ozmotik uyumlular**, çevrelerindeki deniz ortamıyla izoozmotik olup **ozmolaritelerini** düzenleyemezler. Bunun tersine, **ozmoregülatörler**, su alımı ve atımını sırasıyla hipoozmotik ve hiperozmotik bir çevrede kontrol ederler. Suyu koruyan boşaltım organları, karasal hayvanların kurumasını engeller. Geçici sularda yaşayan hayvanlar, yaşamlarının bir döneminde **anhidrobiyotik** olabilirler.

Hayvan	İçeri akış/Dışarı akış	İdrar
Tatlısu balığı. Vücut sıvılarından daha az yoğun olan suda yaşar; balık su almaya eğimli, tuz kaybetmeye değildir.	Su içmez; Tuz içeri (solungaçlardaki aktif taşımayla); H_2O içeri; Salt out	▶ Çok miktarda idrar ▶ İdrar vücut sıvılarından daha az derişime sahip
Deniz kemikli balığı. Vücut sıvılarından daha yoğun suda yaşar; balık su kaybetmeye ve tuz almaya eğimlidir	Su içer; Tuz içeri; H_2O dışarı; Tuz dışarı (solungaçlardaki aktif taşımayla)	▶ Az miktarda idrar ▶ İdrar vücut sıvılarından az miktarda daha yoğun
Karasal omurgalı. Karasal ortam; vücut suyunu havaya vermeye eğimli	Su içer; Tuz içeri (ağız yoluyla); H_2O ve tuz dışarı	▶ Orta hacimde idrar ▶ İdrar vücut sıvılarından daha yoğun

- **Taşıma epiteli** atık atımı ve vücut sıvılarındaki değişikliklerle başa çıkmak için gerekli çözünen hareketlerini düzenlemeye özelleşmiş epitel hücrelerini içerir.

? *Suyun ozmosla bir hücreye girmesi hangi çevre koşulları altında gerçekleşir?*

KAVRAM 44.2

Bir hayvanın azotlu atıkları, onun filogenisini ve habitatını yansıtır (ss. 958-959)

- Protein ve nükleik asit metabolizmaları **amonyak** oluşturur. Çoğu sucul hayvan amonyak atar. Memeliler ve çoğu erişkin amfibiler, amonyağı daha az toksik olan **üreye** dönüştürerek çok az su kaybıyla atarlar. Böcekler ve kuşlar da dahil olmak üzere birçok sürüngen, amonyağı çoğunlukla çözünmez bir bileşik olan **ürik aside** dönüştürür ve macun kıvamında bir idrar olarak atarlar.
- Atılan azotlu atığın cinsi, hayvanın evrimsel tarihine ve çevresine bağlıdır. Üretilen azotlu atığın miktarı, hayvanın enerji bütçesine ve beslenmesindeki protein miktarına bağlıdır.

ÇİZİNİZ *Üç ana azotlu atık tipini ve görece zehirliliklerini, enerji içeriklerini ve atılmaları sırasında götürdükleri su miktarını özetleyen bir tablo oluşturunuz.*

KAVRAM 44.3

Boşaltım sistemlerinin çeşitlilik göstermesi tübüllerdeki varyasyonlardandır (ss. 960-963)

- Çoğu boşaltım sistemi, **filtrasyon, geri emilim, salgılama** ve **boşaltım** işlevlerini başarır. Yassı solucanın alev hücresine sahip **protonefridiyumları**, seyreltik bir **süzüntü** oluşturur. Bir toprak solucanı, her segmentinde idrar oluşturan çiftler halinde yer almış açık uçlu **metanefridiyumlar** içerir. Böceklerde, **Malpighi tüpleri**, ozmoregülasyonda ve azotlu atıkların uzaklaştırmasında işlev görür. **Böbrekler**, omurgalılarda hem atık uzaklaştırmasında hem de ozmoregülasyonda işlev görür.
- Boşaltım tübülleri (**nefronlar** ve **toplama kanallarından** oluşan) ve kan damarları memeli böbreğini doldurur. Kan basıncı, **glomerulus** içindeki kanın sıvı kısmının **Bowman kapsülü** boşluğuna geçmesine yol açar. Geri emilme ve salgılamadan sonra süzüntü, toplama kanalına girer. **Üreter**, idrarı **böbrek pelvisinden idrar kesesine** iletir.

? *Tipik bir boşaltım sisteminin maddeleri seçici olarak geri emmesi ve salgılaması söz konusuysa, filtrasyon hangi işleve hizmet eder?*

KAVRAM 44.4

Nefron, kan filtratını kademeli olarak işlemek için organize olmuştur (ss. 963-968)

- Nefron içinde, **proksimal tübüldeki** seçici salgılama ve geri emilim, süzüntü hacmini ve bileşimini değiştirir. **Henle kulpunun** *inen kolu*, suya geçirgen, tuza değildir; su, doku sıvısına ozmos yoluyla geçer. *Çıkan kol*, tuza geçirgen, suya değildir; süzüntü çıkarken, tuz difüzyonla ve aktif taşımayla dışarı pompalanır. **Distal tübül** ve toplama kanalı, vücut sıvılarındaki K^+ ve NaCl düzeylerini ayarlar. Toplama kanalı, daha fazla suyu geri emmek için hormonal uyarılara tepki verir.
- Memeli böbreğinde, Henle kulpundaki **ters akım çoğaltma sistemi**, böbrek içindeki tuz gradientini oluşturur. Hormonal uyarılara tepki olarak idrar, toplama kanalında yoğunlaştırılabilir. İç medullada, toplama kanalından çıkan üre, böbreğin ozmotik gradientine katkıda bulunur.
- Doğal seçilim, çeşitli omurgalıdaki nefronların yapı ve işlevlerini hayvanın yaşam ortamındaki tehdit edici koşullara karşı şekillendirmiştir. Örneğin, en hiperozmotik idrarı atan çöl memeli-

lerinde, böbrek medullasının en derinlerine değin uzanan Henle kulpları varken, nemli ortamlarda yaşayan memelilerin daha kısa Henle kulpları olup, çok daha seyreltik idrar atmaktadırlar.

? *Kortikal ve jukstaglomerular nefronlar besin maddelerinin geri emilmesi ve idrarın yoğunlaştırılması yönlerinden nasıl farklılık gösterirler?*

KAVRAM 44.5

Hormonal devreler böbrek işlevi, su dengesi ve kan basıncı arasında bağlantı kurar (ss. 968-971)

- Posteriyör hipofiz bezi, kanın ozmolaritesi normal düzeyinin üzerine çıktığında (su alımı yetersiz kaldığı zaman gibi) **antidiüretik hormon (ADH)** salgılar. ADH, toplama kanalları epitelindeki su kanallarının sayısını artırarak suya karşı geçirgenliği yükseltir. Afferent arteriyoldeki kan basıncı ya da kan hacmi düşecek olursa, **jukstaglomerular aygıt (JGA)** renin salgılar. **Renine** tepki olarak oluşan **anjiyotensin II**, arteriyollerin daralmasına ve **aldosteron** hormonunun salgılanmasına yol açarak, kan basıncını yükseltir ve renin salgılanmasını azaltır. **Renin-anjiyotensin-aldosteron sistemi (RAAS)**, ADH ile örtüşen işlevlere sahip olup, **atrial natriüretik peptidle (ANP)** zıt çalışır.

? *Neden sadece bazı diabetes insipiduslu hastalar etkin olarak ADH ile tedavi edilebilirler?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1 : BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Bir toprak solucanının metanefridyumları gibi *olmayan* memeli nefronu:
   a. bir kılcal damar ağıyla iç içe girmiş yapıdadır
   b. bir tübüldeki sıvı bileşimini değiştirerek idrar oluşturur
   c. hem ozmoregülasyonda hem de boşaltımda işlev görür
   d. süzüntüyü sölom sıvısı yerine kandan alır
   e. taşıma epiteline sahiptir

2. Nefrondaki hangi süreç *en az* seçicidir?
   a. filtrasyon
   b. geri emilme
   c. aktif taşıma
   d. salgılama
   e. Henle kulpu tarafından tuz pompalanması

3. Aşağıdaki hayvanlardan hangisi en düşük hacimli idrar üretimine sahiptir?
   a. bir vampir yarasası
   b. tatlısudaki bir somon
   c. bir deniz kemikli balığı
   d. bir tatlısu kemikli balığı
   e. Nikaragua tatlısu gölünde yaşayan bir köpekbalığı

DÜZEY 2 : UYGULAMA/ANALİZ

4. Aşağıdakilerden hangisi böbrek medullasındaki yüksek ozmolaritenin korunmasında işlev *yapmaz?*
   a. Henle kulpunun çıkan kolunun ince bölümünden tuzun difüzyonu
   b. Henle kulpunun çıkan kolunun üst bölümünden tuzun aktif taşımayla çıkışı
   c. jukstamedullar nefronların uzaysal yerleşimi
   d. ürenin toplama kanalından difüzyonu
   e. Henle kulpunun inen kolundan tuzun difüzyonu

5. Doğal seçilim aşağıdaki türlerden hangisinde en yüksek oranda jukstamedullar nefron olmasını tercih eder?
   a. su samuru
   b. tropik yağmur ormanında yaşayan bir fare türü
   c. geniş yapraklı ılıman iklim ormanında yaşayan bir fare türü
   d. çölde yaşayan bir fare türü
   e. kunduz

6. Genelde durgun su birikintilerinde yaşayan Afrika akciğer balığı, azotlu atık olarak üre oluşturur. Bu adaptasyonun avantajı nedir?
   a. ürenin oluşumu amonyağınkine oranla daha az enerji gerektirir.
   b. küçük durgun sularda zehirli amonyağı seyreltmek için yeterli su bulunmaz.
   c. çok zehirli olan amonyak su birikintisini oradaki rekabetçiler için yaşanmaz kılar.
   d. üre çözünmeyen bir çökelti oluşturur.
   e. üre akciğer balığının dokularını suya oranla hipoozmotik yapar.

DÜZEY 3 : SENTEZ/DEĞERLENDİRME

7. **ÇİZİNİZ** Şekil 44.3'ü örnek alarak, bir köpekbalığı ile çevresindeki deniz ortamı araşındaki tuz (NaCl) alış verişini çiziniz.

8. **EVRİM BAĞLANTISI**
   Merriam kanguru fareleri (*Dipodomys merriami*), Kuzey Amerika'nın soğuk ormanları ile sıcak çölleri arasındaki alanlarda yaşarlar. *D. merriami* topluluklarında doğal seçilimin su korunması açısından farklılıklar oluşturduğunu varsayarsak, nemli bölgelerde yaşayanlara karşı, kurak bölgelerdekilerin buharlaşma yoluyla kaybettikleri görece su oranlarıyla ilgili bir hipotez ileri sürünüz. Kanguru farelerinin kaybettikleri suyu saptamak için bir nem ölçer kullanarak, hipotezinizi nasıl test edersiniz?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Kanguru farelerinde böbrek işlevini araştırıyorsunuz. İdrar hacmiyle ozmolaritesinin yanı sıra, idrardaki klor (Cl^-) ve üre miktarını da ölçtünüz. Eğer hayvanlara verilen normal su, %2'lik NaCl çözeltisine çevrilecek olursa, idrar ozmolaritesinde hangi değişikliği beklersiniz? Eğer bu değişiklik Cl^- ya da üre atımıyla bağlantılıysa, bunu nasıl saptarsınız?

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yapı ve İşlev Kısa bir denemde (100-150 kelimelik) memeli böbreğinin Henle kulpunda ve toplama kanalındaki zar yapılarının, süzüntüden su geri kazanımını ozmoregülasyon süreciyle nasıl gerçekleştirdiğini yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Bağlantı Kur Özel Ders Böbrek İşlevi (Bölüm 44) ve Pasif ve Aktif Taşıma (Bölüm 7)
Özel Ders Böbrek Yapı ve İşlevi
Aktiviteler İnsan Boşaltım Sisteminin Yapısı • Memeli Böbreği • Nefron İşlevi • Su Geri Emilişinin Kontrolü
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Kitabınızı online okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metni işaretleyiniz, ve daha fazlası.

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix® 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

45

Hormonlar ve Endokrin Sistem



▲ **Şekil 45.1 Bu kelebeğin bir tırtıl gövdesinin içerisinde büyümesini hangi uyarılar sağlamıştır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

45.1 Hormonlar ve diğer sinyal molekülleri hedef reseptörlere bağlanarak, özgül tepki yollarını tetiklerler

45.2 Geribildirim düzenlemesi ve antagonistik hormon çiftlerine, endokrin sistemlerde sıklıkla rastlanır

45.3 Hipotalamus ve hipofiz, endokrin düzenlemeler için merkezdir

45.4 Endokrin bezler homeostasis, gelişim ve davranışın düzenlenmesindeki çeşitli uyarılara tepki verir

GENEL BAKIŞ

Vücudun Uzun Mesafe Düzenleyicileri

Şekil 45.1'de görülen kırlangıç kuyruklu kelebeğin (*Papilio zelicaon*) bir zamanlar tırtıl olduğunu söylemek kısmen doğrudur. Kelebeği oluşturan olgun hücreler, embriyoda büyümeye başlarlar. Larva halindeki tırtılda, doku adacıkları halinde gelişerek sonunda kelebeğin gözlerini, kanatlarını, beynini ve diğer yapılarını oluştururlar. Bir zamanlar tombul olan ve sürünen tırtıl, olgun hücreler devreye girince sabit bir pupa halini alır. Onlar gelişme programını tamamlarken, larvaya ait dokular da programlanmış hücre ölümünü gerçekleştirirler. Sonuçta, özgürce uçan, narin ve önceki larva ve pupa dönemlerindeki yapılarla çok az benzerliği olan bir kelebek ortaya çıkar.



Bu denli vücut değişimini ya da *metamorfozu* oluşturan nedir? Bu ve birçok diğer biyolojik süreç için yanıt, **hormon** (Yunanca *horman*, uyarmak demek) olarak adlandırılan moleküldür. Hayvanlarda, hormonlar hücre dışı sıvıya salgılanarak hemolenf ya da kanda dolaşmakta ve tüm vücutta iletişimi düzenlemektedirler. Tırtıl söz konusu olduğunda, **ekdisteroid** adlı bir hormon, olgun hücrelerin büyümesini, larva hücrelerinin programlı ölümünü ve hatta hareketsiz pupa döneminin davranışlarını uyarmaktadır. Ekdisteroid ve diğer hormonlarla vücuttaki iletişim, metamorfozun zamanlamasını düzenlemekte ve kırlangıç kuyruğun ergin vücudunun farklı kısımlarının eşzamanlı gelişmesini garantiye almaktadır.

Her hormonun vücutta özgül reseptörleri bulunur. Belli bir hormon vücudun tüm hücrelerine ulaşmakla birlikte, sadece bazı hücrelerin o hormon için reseptörleri bulunmaktadır. Bir hormona karşı tepki – metabolizmada bir değişiklik gibi – sadece uygun reseptörleri içeren *hedef hücreler* tarafından verilir. Belli hormon için reseptör içermeyen hücreler etkilenmezler.

Hormonlarca yapılan kimyasal uyarılar, tüm vücutta iletişim ve düzenlemenin iki temel sisteminden biri olan **endokrin sistemin** işlevidir. Endokrin hücreler tarafından salgılanan hormonlar, üreme, gelişme, enerji metabolizması, büyüme ve davranışı düzenlerler. Diğer temel iletişim ve kontrol sistemi ise belirli yollardan uyarıları ileten özelleşmiş hücrelerin – yani nöronların – oluşturduğu **sinir sistemidir**. Bu uyarılar, nöronları, kas hücrelerini ve endokrin hücrelerini düzenlerler. Nöronların uyarıları hormonların salınmasını düzenlediğinden, sinir ve endokrin sistemlerinin işlevleri çoğunlukla örtüşür.

Bu bölümde hayvanlardaki farklı tipteki kimyasal uyarılara, genel bir bakışla başlayacak, endokrin ve sinir sistemleri etkinliklerinin eşgüdümlü olarak hangi yollarla gerçekleştirildiğini göreceğiz. Daha sonra, hormonların hedef hücreleri nasıl düzenlediklerini, hormon salgılanmasının denetimi ve hormonların homeostasisin korunmasındaki görevlerini inceleyeceğiz. En sonda da, Bölümler 46 ve 47'de görülecek başlıklar olan, hormonların büyüme, gelişme ve üremedeki rolleri üzerinde duracağız.

KAVRAM **45.1**

Hormonlar ve diğer sinyal molekülleri hedef reseptörlere bağlanarak, özgül tepki yollarını tetiklerler

Hormonal uyarı, hayvan hücreleri arasında bilginin iletildiği birkaç yoldan sadece birisidir. Bu farklı uyarı süreçlerinin arasındaki benzerlikleri ve farklılıkları inceleyelim.

Hücreler Arası İletişim

Hayvan hücreleri arasında uyarıların iletimi iki kritere göre sınıflandırılır: salgıyı yapan hücrenin tipi ve uyarının hedefine ulaşmak için izlediği yol.

Endokrin İletişim

Şekil 45.2a'da gösterildiği gibi, endokrin hücrelerin hücre dışı sıvılara salgıladığı hormonlar, hedef hücrelerine kan dolaşımı (ya da hemolenf) ile ulaşırlar. Endokrin uyarısı homeostasisi korur, çevreden gelen uyarılara verilecek tepkileri başlatır ve büyümeyle gelişmeyi düzenler. Örneğin, hormonlar, vücudun strese, susuzluğa ve düşük kan şekeri düzeyine karşı vereceği cevapları belirler. Ayrıca, eşeysel olgunluk ve üremeyle ilgili davranışları ve fiziksel değişimleri tetikler.

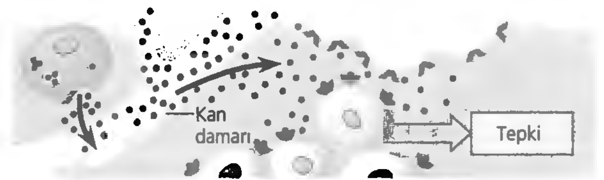
Parakrin ve Otokrin İletişim

Birçok tip hücre, kısa mesafelerde etkili olan ve hedef hücrelerine sadece difüzyon yoluyla ulaşan **lokal düzenleyiciler** adlı molekülleri üreterek salgılar. Örneğin, sitokinler, bağışıklık hücreleri arasındaki iletişimi düzenleyen lokal düzenleyicilerdir (bakınız Şekiller 43.16 ve 43.18). Hedef hücreye bağlı olarak, lokal düzenleyicilerin uyarıları parakrin ya da otokrin olabilir. **Parakrin** iletişimde (Yunanca *para*, bir yanına), hedef hücreler salgı yapan hücrenin yanında yer alır (**Şekil 45.2b**). **Otokrin** iletişim ise (Yunanca *auto*, kendi), hedef hücre salgıyı yapan hücrenin kendisidir (**Şekil 45.2c**). Bu bölümde ilerde de inceleyeceğimiz gibi, parakrin ve otokrin iletişim, kan basıncının düzenlenmesi, sinir sistemi işlevi ve üreme gibi birçok fizyolojik süreçte rol oynamaktadırlar.

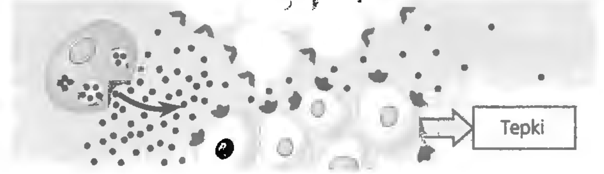
Sinaptik ve Nöroendokrin İletişim

Salgılanan moleküller, nöronlar tarafından gerçekleştirilen işaretleşmenin iki tipi için oldukça önemlidirler. *Sinaptik iletişimde*, nöronlar, diğer nöronlar ve kas hücreleri gibi hedef hücrelerle, sinaps adı verilen özelleşmiş birleşme noktaları oluştururlar. Sinapslarda nöronlar, hedef hücrelerdeki reseptörlere bağlanmak üzere çok kısa mesafeye difüze olan, **nörotransmitter** adı verilen molekülleri salgılarlar (**Şekil 45.2d**). Nörotransmitterler, Bölümler 48-50 de göreceğimiz gibi, duyu, hafıza, tanıma ve hareketlerde temel rol oynarlar.

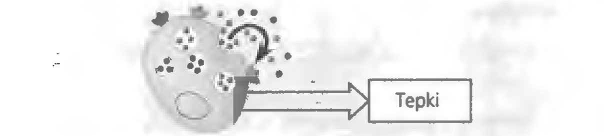
Nöroendokrin iletişimde, nörolojik salgı hücreleri olarak adlandırılan özelleşmiş hücreler, sinir hücre uçlarından difüze olan molekülleri kan dolaşımına salgılarlar (**Şekil 45.2e**). Kan dolaşımıyla hedef hücrelere taşınan bu moleküller, **nörohormon** olarak adlandırılan bir hormon sınıfındandırlar. Buna bir örnek, vazopressin olarak da bilinen antidiüretik hormon olup, böbrek işlevi ve su dengesi için elzemdir (bakınız Bölüm 44).



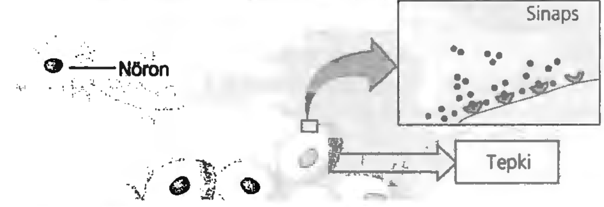
(a) Endokrin iletişimde, salgılanan moleküller kan dolaşımına difüze olarak, vücudun herhangi bir yerindeki hedef hücrelerin yanıtlarını tetiklerler.



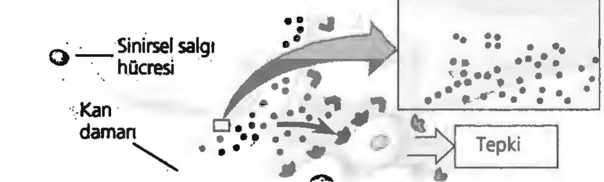
(b) Parakrin iletişimde, salgılanan moleküller, bölgesel olarak difüze olurlar ve komşu hücrelerin yanıtlarını tetiklerler.



(c) Otokrin iletişimde, salgılanan moleküller, bölgesel olarak difüze olurlar ve kendilerini salgılayan hücrelerin yanıtlarını tetiklerler.



(d) Sinaptik iletişimde, nörotransmitterler sinapslar arasında difüze olarak, hedef dokuların (nöronlar, kaslar ya da bezler) hücrelerinde yanıtı tetiklerler.



(e) Nöroendokrin iletişimde, sinirsel hormonlar kan dolaşımına difüze olarak vücudun herhangi bir yerindeki hedef hücrelerin yanıtlarını tetiklerler.

▲ **Şekil 45.2 Salgılanan moleküllerle hücreler arası iletişim.** Her uyarı tipinde, salgılanan moleküller (•), hedef hücre tarafından ifade edilen özgül bir reseptör proteine (✓) bağlanır. Bazı reseptörler hücrelerin içinde yer almaktadır, fakat basitleştirmek için burada tümü hücre yüzeyinde çizilmişlerdir.



▲ **Şekil 45.3 Feromonlarla iletişim.** Yere doğru eğilmiş antenleriyle bu Asya asker karıncaları (*Leptogenys distinguenda*), pupalarını ve larvalarını yeni bir yuva alanına taşırken feromonla işaretlenmiş yolu izlemektedirler.

Feromonlar Sayesinde İletişim

Salgılanan sinyal moleküllerinin hepsi vücut içinde işlev görmez. Aynı türe ait hayvanlar, bazen dış ortama salınan kimyasallar olan **feromonlar** aracılığıyla iletişim kurarlar. Örneğin, bir besin kaynağı bulan bir karınca, yuvasına dönen yolu feromonla işaretler. Karıncalar, kolonileri başka bir bölgeye göç ettiğinde feromonları yol bulma amaçlı kullanırlar (**Şekil 45.3**).

Feromonların rol oynadığı işlevler arasında, bölgelerini işaretlemek, avcıları uyarmak ve eş bulmak yer alır. Dev ipek güvesi (*Antheraea polyphemus*), belirtmeye değer bir örnek oluşturur: Bir dişi tarafından havaya salınan eşeysel feromon, türünün erkeğini 4.5 km öteden çekebilir.

Endokrin Dokular ve Organlar

Bazı endokrin sistem hücreleri, diğer organ sistemlerinin kısımlarını oluşturan organlarda bulunurlar. Örneğin, insan sindirim sisteminde mide, baskın hücre ve doku tiplerine ek olarak izole durumda endokrin hücreler içerir. Diğer durumlarda, endokrin hücreler, tiroit ve paratiroit bezleri gibi, **endokrin bezler** olarak adlandırılan kanalsız organlarda gruplanmışlardır. Endokrin işlevi olan çeşitli insan bezleri ve organları, **Şekil 45.4**'de gösterilmiş olup, bölüm içinde ilerlerken başvuru noktası olarak kullanılabilir.

Dikkat edileceği gibi, endokrin bezler, hormonlarını doğrudan çevrelerindeki sıvıya salgılarlar. Bu nedenle endokrin bezler, tükürük bezleri gibi salgılanan maddeyi vücut yüzeyine ya da boşluklarına taşıyan kanallara sahip olan *ekzokrin bezlerle* çelişir. Bu farklılık, isimlerinde yansıtılır: Yunanca *endo* ("içinde") ve *exo* ("dışında") vücut sıvılarının içine ya da dışına salgılanan anlamı taşımakta, *crine* (krin) ise (Yunanca "ayrı") salgılayan hücrenin uzağına giden demektir.



▲ **Şekil 45.4 Belli başlı insan endokrin bezleri.**

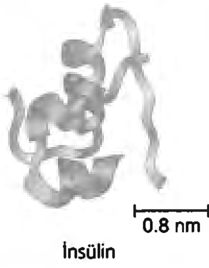
Hormonların Kimyasal Sınıfları

Hormon molekülleri, boyut ve kimyasal özellikleri bakımından önemli farklılıklar gösterirler. Bu farklılıklardan bazıları, üç ana kimyasal hormon sınıfı içinden seçilen örneklerde sergilenmektedir: polipeptidler (proteinler ve peptidler), steroidler, ve aminler (**Şekil 45.5**). Polipeptid hormonu insülin, iki polipeptid zincirinden oluşmuştur. Bu gruptaki çoğu hormon gibi, insülin tek bir uzun polipeptid zincirinin kesilmesiyle oluşur. Kortizol ve ekdisteroid gibi steroid hormonlar, birbirine kaynaşmış dört karbon halkası içeren lipidlerdir. Hepsi kolesterol steroidinden köken almıştır (bakınız Şekil 5.14). Epinefrin ve tiroksin amin hormonları olup, her biri tek bir amino asitten, tirozin ya da triptofandan sentezlenmişlerdir.

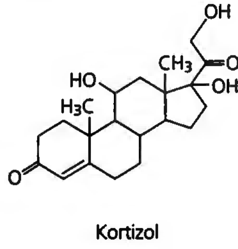
Şekil 45.5'de gösterildiği gibi, hormonlar sulu ve yağca zengin ortamlardaki çözünürlükleri açısından farklılıklar gösterirler. Polipeptid ve çoğu amin hormonları suda çözünürdürler. Yağda çözünmeyen bu hormonlar, hücrelerin plazma zarlarından geçemezler. Bunun yerine, hücre yüzeylerindeki reseptörlere bağlanarak bilgiyi, hücre çekirdeğine hücre içi yollardan iletirler. Bunun tersi olarak, steroid hormonlar ve tiroksin gibi çoğunlukla polar olmayan (hidrofobik) diğer hormonlar, yağda çözünür olup hücre zarlarından kolaylıkla geçebilmektedirler. Yağda çözünen hormonların reseptörleri tipik olarak sitoplazmada ya da çekirdekte yer almaktadır.

Suda çözünen (hidrofilik) | **Yağda çözünen (hidrofobik)**

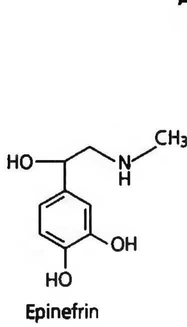
Polipeptidler

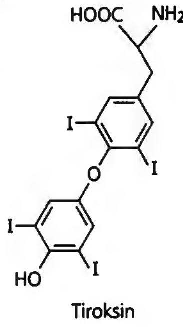


Steroitler



Aminler





▲ **Şekil 45.5 Hormonlar yapı ve çözünürlük bakımından farklılık gösterirler.**

BAĞLANTI KUR *Epinefrinin biyosentezi, tirozin amino asidinde sadece bir karbon-karbon bağını koparmadan ibarettir (bakınız Şekil 5.16, s. 79). Bu hangi bağdır?*

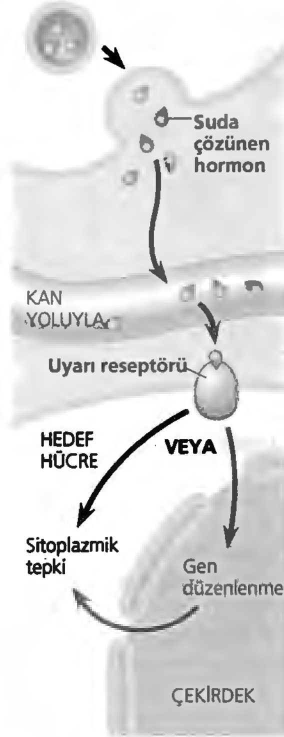
Hücresel Yanıt Yolları

Suda çözünen ve yağda çözünen hormonların yanıt yolları arasında bazı farklılıklar vardır. Bunlardan biri, hedef hücrelerin sinyal reseptörlerinin yerleşim yeridir (**Şekil 45.6**). Suda çözünen hormonlar, ekzositozla salgılanır, kanda serbest olarak taşınır ve hücre yüzeyinde yer alan sinyal reseptörlerine bağlanırlar. Bu grup hormonların reseptörlere bağlanması, sitoplazmik moleküllerde değişime neden olarak, bazen gen transkripsiyonunu (mesajcı RNA moleküllerinin sentezlenmesi) değiştirir. Bunun tersine, yağda çözünen hormonlar, endokrin hücrelerin zarlarından difüze olurlar. Hücre dışında, onları kan dolaşımının sucul ortamında çözünür kılan taşıma proteinlerine bağlanırlar. Kan dolaşımından çıktıklarında ise, hedef hücrelere difüze olarak hücre içi sinyal reseptörlerine bağlanırlar ve gen transkripsiyonundaki değişimleri tetiklerler.

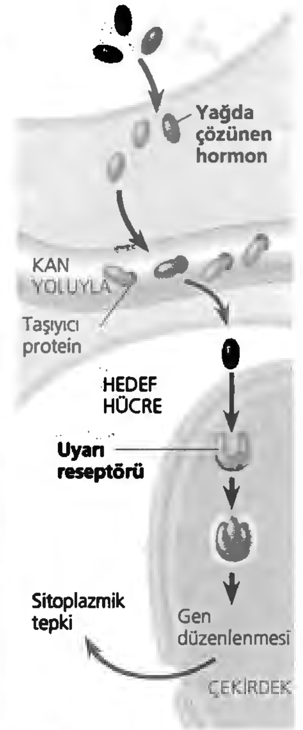
Suda çözünen ve yağda çözünen hormonlara karşı verilen belirgin hücresel yanıtları izlemek için, bu iki yanıt yolunu sırasıyla inceleyeceğiz.

Suda Çözünen Hormonlar İçin Yanıt Yolu

Suda çözünen bir hormonun bir sinyal reseptörü proteinine bağlanması, plazma zarında, sonunda hücresel yanıtla sonuçlanacak olan bazı olayları tetikler. Tepki, bazen bir enzimin etkinleştirilmesi, özgül bazı moleküllerin alınması ya da salgılanmasındaki değişimler, ya da hücre iskeletindeki yeni düzenlemeler olabilir. Buna ek olarak, bazı hücre yüzey reseptörleri, sitoplazmadaki proteinlerin çekirdeğe giderek özgül bazı genlerin transkripsiyonunu değiştirmesine neden olur.



(a) **Plazma zarında reseptör**



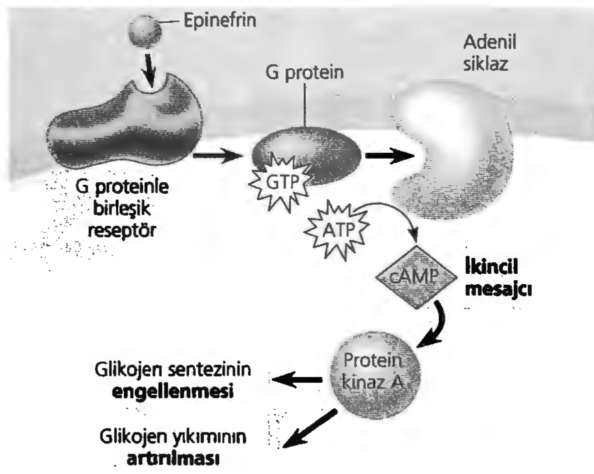
(b) **Hücre çekirdeğinde reseptör**

▲ **Şekil 45.6 Reseptörün yeri hormonun tipine göre değişir. (a)** Suda çözünen bir hormon, bir hedef hücrenin yüzeyindeki sinyal reseptör proteinine bağlanır. Bu etkileşim, ya sitoplazmik bir işlevde ya da çekirdekteki gen transkripsiyonunda farklılıklar yaratacak bir dizi olayı tetikler. **(b)** Yağda çözünen bir hormon, hedef hücrenin plazma zarını geçerek, ya sitoplazmada ya da çekirdekte (burada gösterilmiş) hücre içi bir sinyal reseptörüne bağlanır. Hormon-reseptör bileşiği, bir transkripsiyon faktörü gibi davranarak, tipik olarak gen ifadesini etkinleştirir.

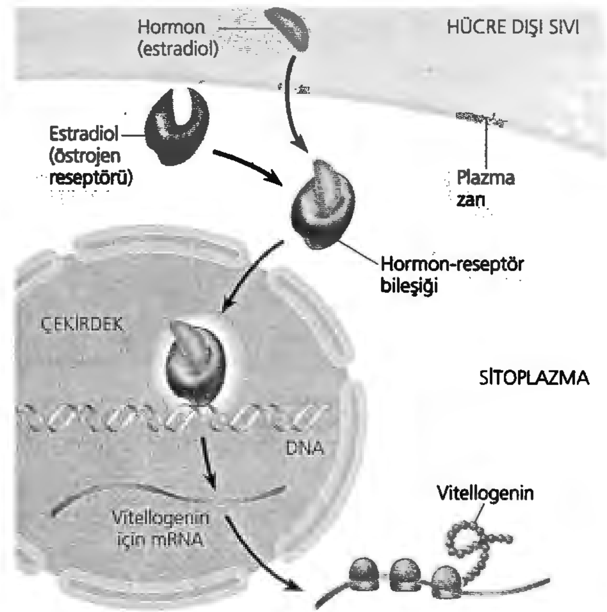
? *Belirli bir hormona karşı bir hücrenin yanıtını çalıştığınızı ve hücrenin transkripsiyonu engelleyen bir kimyasalla muamele edildiğinde bile hormona yanıt vermeyi sürdürdüğünü gözlemlediğinizi varsayınız. Hormon ve reseptörü hakkında hangi tahminde bulunabilirsiniz?*

Hücre dışı kimyasal uyarıları özgül hücre içi tepkiye dönüştüren hücresel proteinlerdeki değişim dizisi, **sinyal iletimi (sinyal transdüksiyonu)** olarak adlandırılır. Bölüm 11'de açıklandığı gibi, bir uyarı aktarımı yolu, tipik olarak her basamağında özgül moleküllerin rol oynadığı çok sayıda aşama içerir.

Hormonal uyarıda, aktarımın rolünü araştırmak için kısa süreli strese karşı tepkiyi ele alalım. Kaçan bir otobüsü yakalamak gibi, kendinizi strese sokacak bir durumla karşılaştığınızda, böbrek üstü bezleri, adrenalin olarak da adlandı-



▲ **Şekil 45.7 Hücre yüzeyindeki hormon reseptörleri sinyal iletimini tetiklerler.**



▲ **Şekil 45.8 Steroid hormon reseptörleri doğrudan gen ifadesini düzenlerler.**

rılan **epinefrin** hormonunu salgılar. Epinefrin karaciğere ulaştığında, Bölüm 11'de açıklandığı ve **Şekil 45.7**'de gösterildiği gibi, hedef hücrelerin plazma zarındaki G proteini ile bağlantı yapmış bir reseptöre tutunur. Hormonun reseptöre bağlanması, kısa yaşamlı *ikinci mesajcı* siklik AMP'nin (cAMP) de sentezinin yer aldığı bir dizi tepkimeyi tetikler. cAMP tarafından protein kinaz A'nın etkinleştirilmesi, glikojen yıkımı için gerekli bir enzimin etkin kılınmasını, glikojenin sentezlenmesi için kullanılan diğer bir enzimin de etkisiz hale getirilmesine yol açar. Sonuçta, karaciğer kana glukoz salarak, kaçan otobüsün peşinden koşabilmeniz için gerekli yakıtı sağlamış olur.

Yağda Çözünen Hormonlar İçin Yanıt Yolu

Yağda çözünen hormonların hücre içi reseptörleri, bir hedef hücre içinde sinyalin aktarımı ile ilgili tüm işlemleri gerçekleştirir. Hormon reseptörü etkinleştirir, o da doğrudan hücrenin yanıtını tetikler. Çoğu durumda, yağda çözünen bir hormona karşı tepki, gen ifadesindeki bir değişikliktir.

Steroid hormon reseptörleri, hormonun bağlanmasından önce sitozolde yer alırlar. Steroid bir hormon, sitozolik reseptörüne bağlandığında bir hormon-reseptör bileşiği oluşur ve çekirdeğe yönelir. Burada, bileşiğin reseptör bölümü, DNA ya bağlı özgül bir proteinle ya da DNA'daki tepki elementiyle (bakınız Şekil 18.9) tepkimeye girerek, belirli genlerin transkripsiyonunu değiştirir. Örneğin, omurgalılarda üreme işlevinde rol oynayan dişi steroid hormonu östrojenleri ele alalım. Dişi kuşlarda ve kurbağalarda, östrojenin bir tipi olan estradiol için karaciğer hücrelerinde özgül bir reseptör bulunmaktadır. Estradiolün bu reseptöre bağlanması, vitellogenin proteini geninin transkripsiyonunu etkinleştirir (**Şekil 45.8**). Mesajcı RNA'nın tercümesinden sonra, vitellogenin kana salgılanarak üreme sistemine taşınır ve orada yumurta sarısının oluşmasında görev alır.

Tiroksin, vitamin D, ve diğer yağda çözünen steroid olmayan hormonların reseptörleri tipik olarak çekirdekte yer almıştır. Bu reseptörler, kandan plazma zarına ve daha sonra çekirdek zarına difüze olan hormonları bağlarlar. Hormonun bağlandığı reseptör, hücrenin DNA'sındaki özgül bölgelere tutunarak belirli genlerin transkripsiyonunu sağlar.

Günümüzde, güçlü kanıtlar östrojenlerin ve diğer yağda çözünen hormonların bazen çekirdeğe girmeden hücre yüzeyinde tepkiyi tetiklediğini göstermektedir. Bu tepkilerin nasıl ve ne zaman oluştuğu halen araştırılmaktadır.

Hormonların Çoklu Etkileri

Çoğu hormon, vücutta birden fazla etki oluşturur. Belirli bir hormon tarafından oluşturulan etkiler, hedef hücrelerde o hormona karşı cevap veren ya da alan moleküller farklıysa, birbirinden değişik olur. Vücudun kısa süreli strese karşı vereceği cevabı belirleyen epinefrini ele alalım (**Şekil 45.9**). Epinefrin, eşzamanlı olmak üzere karaciğerde glikojen yıkımını tetiklerken, ana iskelet kaslarına kan akımını artırmakta ve sindirim kanalına giden kanı da azaltmaktadır. Bu farklı etkiler, vücudun acil durumlarda hızlı tepki vermesini sağlamaktadır.

Dokuların epinefrine karşı verdiği cevaplar, reseptörleri ya da sinyal iletim yolları farklı olduğundan birbirinin aynı değildir. Epinefrinin hedef hücre tanımasında G proteiniyle bileşik oluşturmuş reseptörler rol oynar. Karaciğer hücrelerinin, protein kinaz A enzimini etkinleştiren β tipi epinefrin reseptörleri vardır. Bu enzim de, glikojen metabolizmasındaki enzimleri düzenlemektedir (**Şekil 45.9a**). İskelet kasları-

nı besleyen kan damarlarında, aynı epinefrin reseptörünün etkinleştirdiği aynı kinaz, kasa özgül bir enzimi etkisiz kılmaktadır. Sonuçta, düz kasların gevşemesiyle kan akımının artması söz konusu olur (**Şekil 45.9b**). Bunun tersine, bağırsak kan damarlarında α tip epinefrin reseptörleri vardır (**Şekil 45.9c**). Bu reseptörler, protein kinaz A'yı aktive etmek yerine, farklı bir G proteinini ve farklı enzimleri aktive eden belirgin bir uyarı yolunu tetiklemektedirler. Sonuçta, düz kaslar kasılmakta ve bağırsaklara kan akımı kısıtlanmaktadır.

Yağda çözünen hormonlar, sıklıkla farklı hedef hücreler üzerinde değişik etkiler yaparlar. Örneğin, yumurta sarısı proteini vitellogenin sentezlemesi için bir kuşun karaciğerini uyaran östrojen, aynı zamanda üreme sistemini de yumurtanın beyazındaki proteinleri sentezlemesi için uyarmaktadır.

Lokal Düzenleyiciler Tarafından İletişim

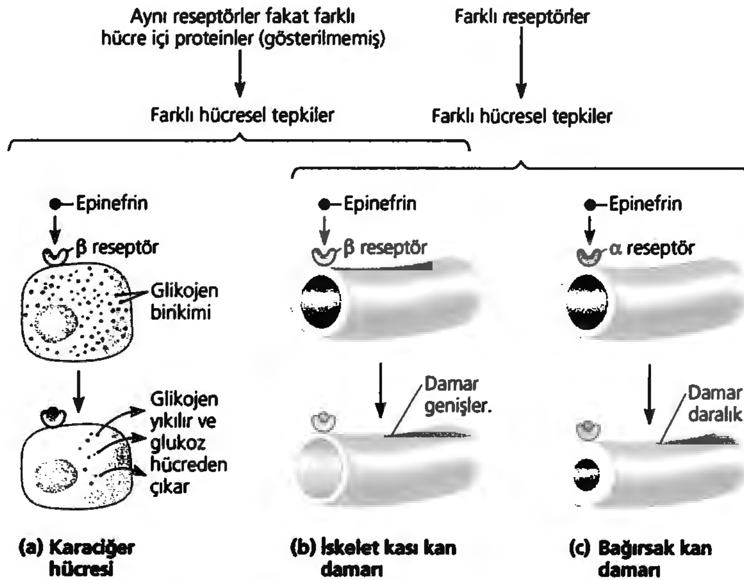
Anımsanacağı gibi lokal düzenleyiciler, ya komşu hücrelere bağlanan salgılanmış moleküllerdir (parakrin iletişim) ya da salgı yapan hücreyi doğrudan düzenleyen moleküllerdir (otokrin iletişim). Lokal düzenleyiciler bir kez salgılandı mı, hedef hücreleri üzerinde saniyeler hatta milisaniyeler süresinde etki ederek, hormonlardan daha hızlı yanıt oluştururlar. Yine de, lokal düzenleyicilerin yanıtı tetiklemek için kullandıkları yollar hormonlar tarafından aktive edilenlerle aynıdır. (Hormonların tanımı bazen genişletilerek, lokal düzenleyicileri kapsasa da, bu bölümde *hormon* terimi hedef hücrelere kan ya da hemolenf yoluyla ulaşan kimyasallar için kullanılmaktadır.)

Lokal düzenleyiciler olarak birkaç tip kimyasal bileşik işlev görmektedir. Polipeptid olan lokal düzenleyiciler içinde daha önce de söz edildiği gibi sitokinler ve çoğu **büyüme faktörü** yer almaktadır; büyüme faktörleri, hücre çoğalmasını ve farklılaşmasını uyarır. Birçok hücre tipi, sadece hücre dışı ortamlarındaki büyüme faktörlerinin varlığında büyür, bölünür ve normal gelişme gösterirler.

Nitrik oksit (NO) gazı, vücutta hem nörotransmitter hem de lokal düzenleyici olarak işlev görür. Kandaki oksijen (O_2) düzeyi azalınca, kan damarları duvarlarındaki endotel hücreler, NO sentezler ve salgılarlar. NO, çevredeki düz kas hücrelerinin gevşemesini sağlayan bir enzimi aktive ederek, damarların genişlemesini ve sonuçta dokulara daha bol kan girmesini sağlar. Oldukça reaktif ve toksik olabilen NO, temastan birkaç saniye sonra hedef hücrede bazı değişikliklere neden olduktan sonra parçalanır. İnsanların erkeklerinde, NO'in damar genişletme özelliği, penise gelen kan akımını artırarak ereksiyona ve cinsel işlevin yerine getirilmesini sağlar. Ereksiyon sorunlarına karşı kullanılan Viagra ilacı (sildenafil sitrat), NO'ya karşı tepki yolunu daha uzun süre açık tutmaktadır.

Prostaglandinler adı verilen bir grup lokal düzenleyici, değişime uğramış yağ asitleridir. Bu ismi almalarının nedeni, ilk kez semen sıvısını oluşturan prostat bezi salgısında bulunmuş olmalarıdır. Prostaglandinler, birçok tip hücre tarafından üretilirler ve farklı aktiviteler gösterirler. Bir dişinin üreme kanalına ulaşan semendeki prostaglandinler, rahim duvarındaki düz kasları uyararak kasılmalarına yol açar, böylelikle spermlerin yumurtaya ulaşmalarına yardımcı olurlar. Doğumun başlamasıyla da, plasentanın prostaglandin salgılayan hücreleri, rahim kaslarının uyarılara daha açık hale gelmesini sağlayarak doğumu kolaylaştırırlar (bakınız Şekil 46.18).

Bağışıklık sisteminde, prostaglandinler ateş ve yangıyı ilerleterek acı duyusunu da artırmaktadırlar. Aspirin ve ibuprofenin iltihap giderici ve ateş düşürücü etkileri, prostaglandin sentezini engellemelerindendir. Prostaglandinler, ayrıca kan pıhtılaşmasında bir basamak olan trombositlerin kümeleşmesine de yardımcı olmaktadırlar. Pıhtılar kalbi besleyen damarlarda kan akımına engel olarak kalp krizlerine neden olabildiklerinden (bakınız Bölüm 42), bazı doktorlar kalp krizi riski taşıyanların düzenli olarak aspirin almalarını önermektedir. Ancak, prostaglandinler midenin iç duvar yapısının korunmasında da işlev gördüğünden, uzun süreli aspirin tedavisinin mideye zarar verebileceği de göz önüne alınmalıdır.



▲ **Şekil 45.9 Bir adet hormon, farklı etkiler.** Başlıca "dövüş ya da kaç" hormonu, epinefrin, farklı hedef hücrelerde değişik tepkiler üretir. Aynı reseptöre sahip hedef hücreler, eğer farklı sinyal iletim yolları ve/ya da efektör proteinleri varsa, değişik tepkiler sergilerler; (a) ile (b)'yi kıyaslayınız. Hedef hücrelerin yanıtları, hormon için farklı reseptörleri varsa, yine değişiklikler gösterebilir; (b) ile (c)'yi karşılaştırınız.

Nöroendokrin ve Endokrin İletişimlerde Eşgüdüm

En basit omurgasızlar dışında tüm hayvanlarda endokrin ve sinir sistemleri üreme ve gelişmeyi kontrol etmek için eşgüdüm içinde çalışırlar. Örnek olarak, bu bölümün başında değinilmiş olan bir kelebeğin yaşam döngüsünü inceleyelim.

Bir kelebek larvası, aşamalar halinde gelişir. Dış iskeleti esneyemediğinden, larva belirli zamanlarda eski iskeletini atarak, yenisini salgılamalıdır. Bu değişikliğin uyarılan beyinden kaynaklanmaktadır (**Şekil 45.10**). Burada, nörosekresyon hücreleri, bir polipeptid nörohormon olan *protorasikotropik (PTTH)* hormonu salgılarlar. PTTH'a yanıt olarak, beynin arkasında yer alan bir çift endokrin bezden ekdisteroid salınır. Ekdisteroid, her deri değişimini tetiklediği gibi, sonunda larvanın kelebeğe başkalaşımını da sağlar.

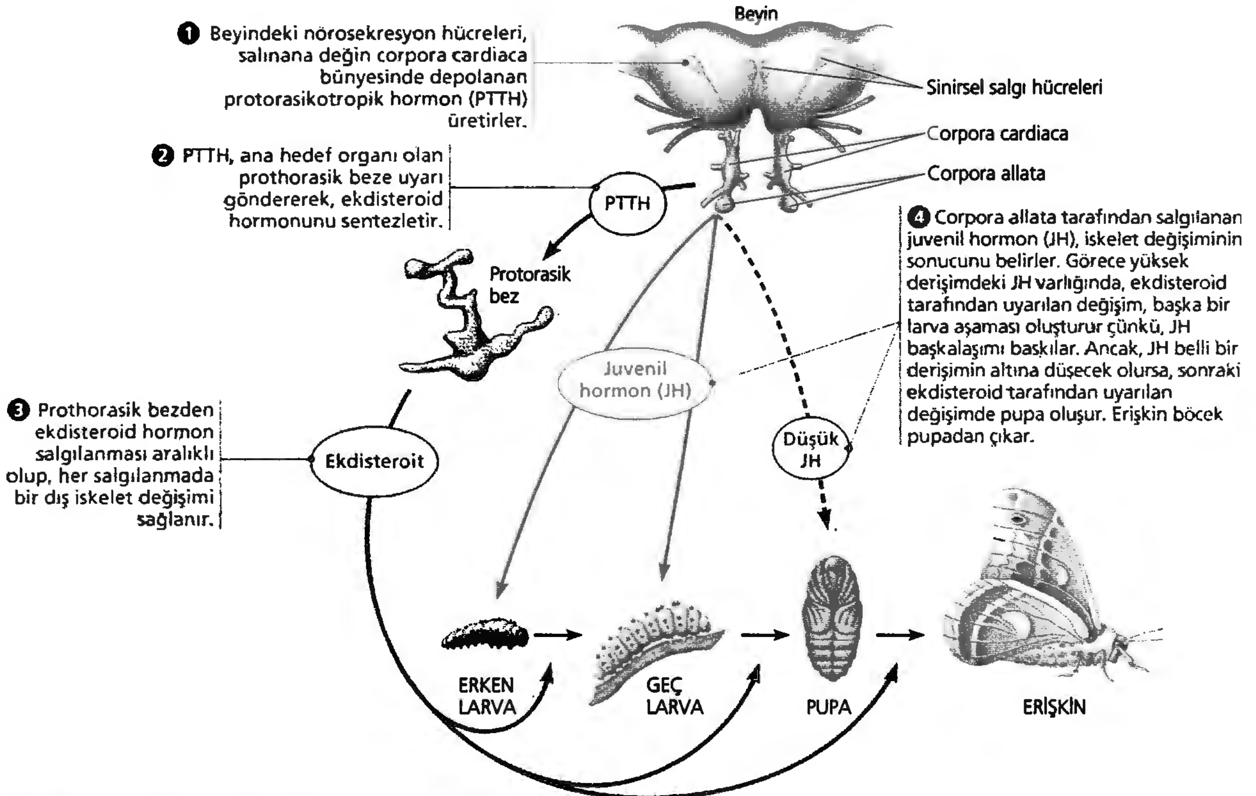
Ekdisteroidin hem deri değişimini hem de başkalaşımı tetiklediği düşünülürse, başkalaşımın ne zaman olması gerektiğini ne belirlemektedir? Yanıt, üçüncü bir molekül, beynin arkasındaki başka bir çift endokrin bezden salgılanan *juvenil hormon*dur. İsminden de anlaşılacağı gibi, juvenil hormonun birçok işlevinden biri de larval (juvenil) özellikleri sağlamaktır. Bu hormon, ekdisteroidin aktivitesini denetler. Juvenil hormonun düzeyi yüksek olduğu sürece, ekdisteroid larvadaki deri değişikliğini uyarır. Hormonun düzeyi düşecek olursa ekdisteroid bu kez, içinde başkalaşımın gerçekleşeceği pupa aşamasını başlatır.

Böceklerde endokrin uyarılarla ilgili bilgi sahibi olmak, zirai zararlılara karşı savaşta önemli uygulamaları sağlamıştır. Örneğin, ekdisteroid reseptörüne bağlanabilen sentetik kimyasallar, böcek larvalarının erken pupalaşmasına ve ölmelerine yol açmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 45.1

1. Hedef hücrelerdeki tepki mekanizmaları suda çözünen ve yağda çözünen hormonlar açısından hangi farklılıkları gösterir?
2. Prostaglandinler için geçerli olan hangi etkinlik feromonunkilere benzer?
3. **BAĞLANTI KUR** Özellik ve etkiler açısından epinefrinle bitki hormonu oksin arasında hangi benzerlikleri tanımlayabilirsiniz (bakınız Kavram 39.2, s.827-829) ?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 45.10 Böcek gelişimi ve başkalaşımın düzenlenmesi.** Burada bir güve için gösterilen, çoğu böceğin geçirdiği larva aşamalarında, her eski dış iskelet değişiminde daha büyük bir larva oluşmaktadır. Son larva aşamasındaki değişimde, böceğin erişkin halinin üretildiği pupa oluşmaktadır. Aşamaların ilerlemesini nörohormonlar ve hormonlar kontrol etmektedirler.

KAVRAM **45.2**

Geribildirim düzenlemesi ve antagonistik hormon çiftlerine, endokrin sistemlerde sıklıkla rastlanır

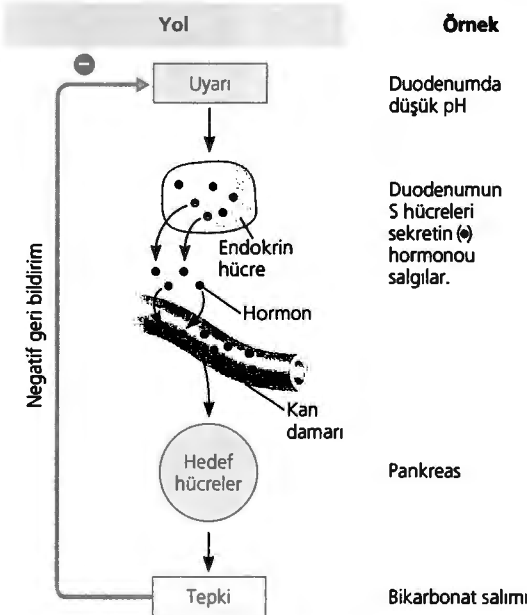
Şimdiye değin, hücreler arası haberleşme (iletişim) tipleri ve hormon yapıları ile tanıma ve tepkiyi inceledik. Şimdi de, hormon salgılanmasını kontrol eden yolların organizasyonu üzerinde duracağız.

Basit Hormon Yolları

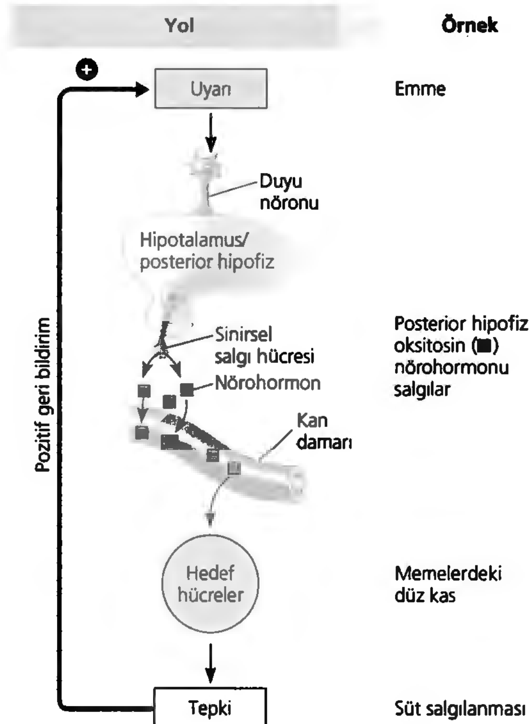
Hormon salgılanmasının düzenlenmesini incelerken, iki temel organizasyon tipinden – basit endokrin ve basit nöroendokrin yollarından – söz edeceğiz. *Basit endokrin yolunda,* endokrin hücreler, iç ya da dış uyarılara belirli bir hormonu salgılayarak doğrudan tepki verirler (**Şekil 45.11**). Hormon, kan yoluyla hedef hücrelere giderek, kendisine özgül reseptörlerle birleşir. Hedef hücrelerdeki sinyal iletimi, fizyolojik tepkiyi oluşturur.

Şekil 45.11'de gösterilmiş olan basit endokrin yolun bir örneğinde uyarıcı, midenin asidik içeriğinin duodenuma (ince bağırsağın ilk bölümü) dökülmesidir. Duodenumdaki düşük pH, oradaki S hücreleri olarak adlandırılan belirli endokrin hücreleri uyararak, *sekretin* hormonunu salgılamalarına yol açar. Sekretin kan dolaşımına girerek, midenin arka kısmında yer alan bir bez olan **pankreasa** gelir (bakınız Şekil 45.4). Daha sonra, pankreastaki hedef hücreler duodenuma ulaşan kanallara bikarbonat salarak, pH'yı yükseltir.

Basit nöroendokrin yolunda ise, bir duyu nöronu tarafından alınan uyarı, nörosekresyon hücresini uyarır (**Şekil 45.12**). Nörosekresyon hücresinin daha sonra salgıladığı nörohormon, kan dolaşımına girerek hedef hücrelere gider. Bu tip bir yol, memelilerde süt salgılanmasını sağlar. Yavrunun emzirilmesi, meme uçlarındaki duyu nöronlarını uyararak, sinir sistemi yoluyla hipotalamusa uyarı iletir. Hipotalamustan çıkan sinir uyarıları da, Posteriyör hipofiz bezinden **oksitosin** nörohormonunun salınmasını tetikler. Dolaşımdaki oksitosine tepki olarak, meme bezleri süt salgılarlar.



▲ **Şekil 45.11 Basit bir endokrin yolu.** Endokrin hücreler, iç ya da dış değişkenlere – uyarılara – hedef hücreler tarafından özgül bir yanıtın oluşmasını tetikleyen hormon molekülleri salgılayarak yanıt verirler. Sekretin uyarısında, basit endokrin yolu kendini kısıtlamaktadır, çünkü sekretin hormonuna yanıt (bikarbonat salınımı), uyarının (düşük pH) negatif geri bildirim yoluyla azalmasına yol açar.



▲ **Şekil 45.12 Basit bir nöroendokrin yolu.** Duyu nöronları bir uyarıya, nörosekresyon hücrelerine sinir impulsu göndermek suretiyle yanıt verirler, bu impuls onların nörohormon salgılamasını tetikler. Hedef hücreye kan dolaşımı yoluyla ulaşan nörohormon, reseptörüne bağlanıp sinyal iletimini tetikleyerek, özgül bir yanıtın oluşmasını sağlar. Oksitosin haberleşmesi için nöroendokrin yolundaki yanıt, sinyal vermeyi artırarak, bir pozitif geri bildirim döngüsü oluşturur ve yoldaki akışı genişletir.

Geri Bildirimle Düzenleme

Tepkiyi başlangıçtaki uyarıcıya bağlayan geri bildirim halkası, kontrol yollarının tipik bir özelliğidir. Birçok hormon için tepki yolu, ilk tepkinin azaltıldığı bir **negatif geri bildirim** halkası içerir. Sekretin uyarısında (bakınız Şekil 45.11), pankreas tarafından bikarbonat salınması, bağırsaktaki pH'yı yükselterek uyarının kesilmesine, böylelikle de uyarı yolunun kapanmasına yol açar. Hormon uyarısını azaltarak ya da yok ederek, negatif geri bildirimle düzenleme, yolun aşırı kullanılmasına engel olur.

Negatif geri bildirim uyarıyı nasıl zayıflatıyorsa, **pozitif geri bildirim** de uyarıyı güçlendirerek daha da yüksek bir tepkiye neden olur. Örneğin, Şekil 45.12'de gösterilen oksitosin yolu ele alınacak olursa, dolaşımdaki oksitosine tepki olarak meme bezleri süt salgılamaktadır. Tepki olarak salgılanan bu süt, daha çok süt emilmesine, bu da daha çok uyarı gitmesine yol açar. Yolun etkin tutulması, yavru emmeyi sürdürdüğü sürece var olur.

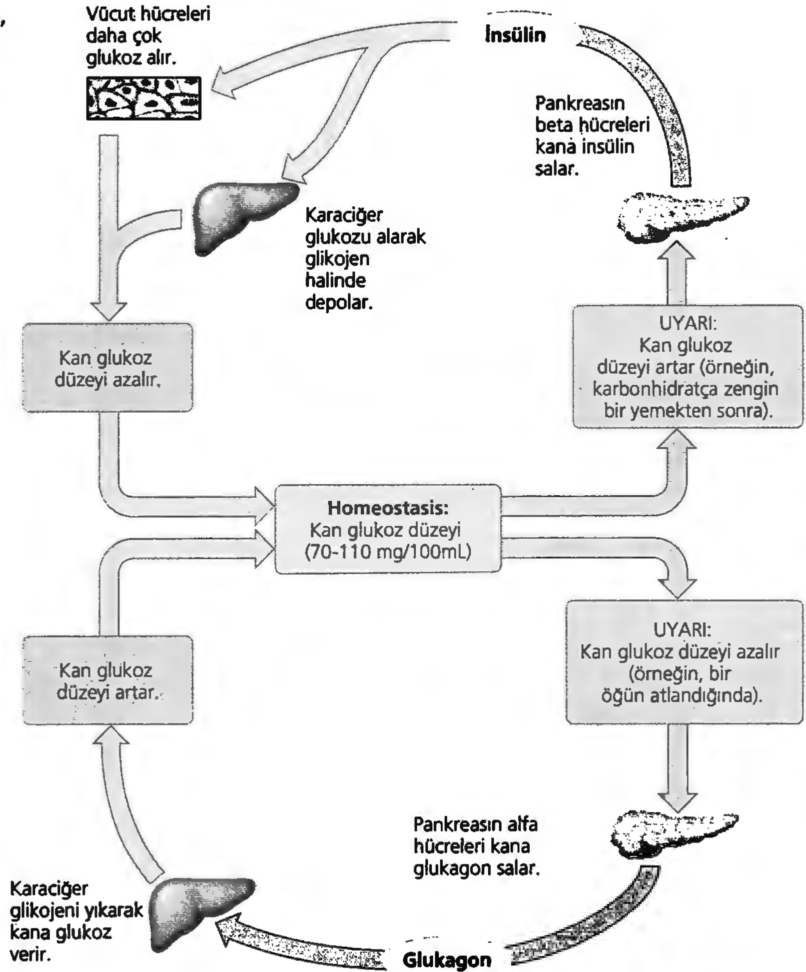
Oksitosinin üremedeki rolü meme bezi düzenlemesi ile sınırlı değildir. Memeliler doğum yaptığında, oksitosin rahim kaslarındaki hedef hücreleri kasılmaları için uyarır. Bu yol da, pozitif geri bildirime, doğumun tamamlanmasını sağladığından bir örnek olarak gösterilebilir.

Pozitif geri bildirim, hem uyarıyı hem de tepkiyi artırdığından, negatif geri bildirim, durumun eski haline geri dönmesine yardımcı olur. Bu nedenle, homeostasiste görev yapan hormon yollarının tipik olarak pozitiften çok negatif geri bildirim içermesi şaşırtıcı değildir. Aslında, bazı homeostatik kontrol sistemleri, her biri diğerini dengeleyen çift negatif geri bildirime dayalı hormon yollarıyla işlev görmektedir. Bu tip kontrol sistemlerinin nasıl çalıştığını, kan glukoz düzeylerinin ayarlanması üzerinde inceleyeceğiz.

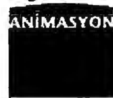
İnsülin ve Glukagon: Kan Glukozunun Kontrolü

İnsanlarda, metabolik denge kan glukoz düzeyinin 70-110 mg/mL arasında olmasına bağlıdır. Hücresel solunum için glukoz temel yakıt ve biyosentezde karbon iskelet için anahtar kaynak olduğundan, kan glukoz düzeyini bu normal sınırlar içinde tutmak son derece önemlidir.

İki antagonistik (zıt çalışan) hormon, insülin ve glukagon, kandaki glukoz düzeyini düzenlerler (**Şekil 45.13**). Bu hormonlardan her biri, negatif geri bildirimle düzenlenen basit endokrin yolla çalışır. Kan glukoz düzeyi normal sınırın üzerine çıktığında, **insülin** salınması, kandan vücut hücrelerine glukoz girişini tetikleyerek kandaki glukozu düşürür. Kandaki glukoz normalin altına inerse, **glukagonun** salınması, karaciğerdeki glikojen gibi depolardan kana glukoz verilmesini tetikler. İnsülin ve glukagon birbirine zıt etkilere sahip olduklarından, bu iki hormonun birleşik etkisi kandaki glukoz düzeyini hassas olarak kontrol eder.



▲ **Şekil 45.13 İnsülin ve glukagonla glukoz homeostasisinin sürdürülmesi.** İnsülin ve glukagonun antagonistik etkileri, kan glukoz düzeylerinin normal sınırlar içinde kalmasını sağlar.



BioFlix Homeostasis: Kan Şekerinin Düzenlenmesi üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

Glukagon ve insülin pankreasta üretilir. Bu organda dağınık durumda, pankreatik adacıklar olarak adlandırılan endokrin hücre toplulukları bulunur. Her pankreatik adacıkta glukagon yapan *alfa hücreleri* ve insülin yapan *beta hücreleri* vardır. Tüm hormonlar gibi, insülin ve glukagon da hücreler arası sıvıya salgılanarak dolaşım sistemine girerler.

Toplamda, hormon salgılayan hücreler pankreas kütlesinin sadece % 1-2 sini oluştururlar. Diğer hücreler, bikarbonat iyonları ve sindirim enzimlerini üretir ve salgılarlar. Bu ekzokrin salgılar, pankreas kanalına birleşen küçük kanalcıklara salgılanır, oradan da ince bağırsağa ulaşırlar. Böylece, pankreas hem endokrin hem de ekzokrin bez olup, endokrin ve sindirim sistemlerinin her ikisinde de işleve sahiptir.

İnsülin ve Glukagon İçin Hedef Dokular

İnsülin, beyin dışındaki neredeyse tüm vücut hücrelerini uyararak kandan glukozu alarak, düzeyin düşürülmesini sağlar. (Beyin hücreleri insülin olmadan da glukoz alabildiğinden, dolaşımdaki bu yakıta her zaman ulaşabilirler.) İnsülin aynı zamanda, karaciğerdeki glikojen yıkımını yavaşlatarak ve gliserolün (yağlardan) ve amino asitlerin glukoza çevrimini de engelleyerek kan glukoz düzeyini azaltabilmektedir.

Glukagonun kan glukoz düzeyini etkilemesi, genelde karaciğerdeki hedef hücreleri üzerinden gerçekleşmektedir. Karaciğer, iskelet kasları ve yağ doku, yüksek oranda yakıt depolar. Karaciğer ve kaslar şekeri glikojen olarak depolarlarken, yağ doku hücreleri şekerleri yağa dönüştürürler. Kan glukoz düzeyi normal sınırın (70-110 mg/100mL) altına düştüğünde, glukagonun ilk etkisi, karaciğer hücrelerini glikojen hidrolizini artırmak, amino asitleri ve gliserolü glukoza dönüştürmek ve glukozu kan dolaşımına vermek için uyarmak olur. Sonuçta, kan glukoz düzeyi normale döner.

Glukagon ve insülinin birbirine zıt olan etkileri, vücut hücrelerinin yakıtı depolaması ve kullanması açısından önem taşımaktadır. Önce de belirtildiği gibi, karaciğer her iki hormon için de önemli bir hedeftir. Bölüm 41'den anımsanacağı gibi, ince bağırsaktaki kan damarları tarafından emilen besin maddeleri, hepatik portal vena ile doğrudan karaciğere iletilmektedir. Karaciğerde, glukagon ve insülin, besin maddelerinin işlenmesini glukoz homeostasisini gözetecek şekillerde düzenlerler. Ancak, glukoz homeostasisi bu bölümün ilerisinde açıklanacağı gibi, vücudun diğer yerlerinde glukagon ve insülin tepkilerine bağlı olduğu kadar, diğer hormonlarınkine de – büyüme hormonu ve glukokortikoidler – bağlıdır.

Glukoz homeostasisinde insülin ve glukagonun rollerini tartışırken, hep sağlıklı bir metabolik yapıyı ele aldık. Ancak bazı düzensizlikler, sonuçları ciddi olabilecek şekilde özellikle kalp, kan damarları, gözler ve böbrekler için glukoz homeostasisini bozabilir. Bunların içinde en sıklıkla karşılaşılan ve en iyi bilineni – diabetes mellitusu – inceleyelim.

Diabetes Mellitus (Şeker Hastalığı)

Diabetes mellitus hastalığı, insülin azlığından ya da hedef hücrelerin insüline az tepki vermelerinden kaynaklanmaktadır. Kan glukoz düzeyi artar, ancak hücreler metabolik gereksinimlerini karşılamak için yeterli glukozu alamazlar. Onun yerine, hücresel solunum için başlıca kaynağı yağ oluşturur. Ciddi olgularda, yağların parçalanması sonucunda oluşan asidik metabolitler, kanda birikerek kan pH'sını düşürmek ve vücuttan sodyum ve potasyum iyonlarının çıkmasını sağlamak gibi etkilerle yaşamı tehlikeye düşürebilirler.

Diabetes mellituslu insanlarda, kan glukoz düzeyi böbreklerin geri emme kapasitesini aşabilir. Böbrek süzüntüsünde kalan glukoz, dışarı atılır. Bu nedenle, idrarda glukoz bulunması, bu hastalığın belirtilerinden biridir. Glukoz idrarda yoğunlaştıkça, onu uzaklaştırabilmek için daha fazla su kullanıldığından, idrar miktarı çok artar. *Diabetes* (Yunanca *diabainein*, içinden geçmek) terimi, bu bol miktardaki idrar için; ve *mellitus* (Yunanca *meli*, bal), idrardaki şeker için kullanılmaktadır. (Bölüm 44 de anlatılan *Diabetes insipidus*, az karşılaşılan bir böbrek işlev bozukluğu olup, bol miktarda seyreltik idrar atımı gözlenen, ancak glukoz metabolizmasında önemli bir zararın oluşmadığı bir rahatsızlıktır.)

Diabetes mellitusun başlıca iki tipi vardır. Her ikisinde de kan şekeri yüksektir, ancak çok farklı nedenlerle. *Tip 1 diyabet*, ya da insüline bağlı diyabet, otoimmün bir bozukluk olup, bağışıklık sisteminin pankreasın beta hücrelerini yok etmesi söz konusudur. Genellikle çocuklukta ortaya çıkan tip 1 diyabette, insanın insülin oluşturma yeteneği yok olur. Tedavide, günde birkaç kez enjekte edilen insülin kullanılır. Geçmişte, insülin hayvan pankreaslarından elde edilmekteyken, günümüzde insan insülini genetiği değiştirilmiş bakterilerden daha ucuz yolla sağlanmaktadır (bakınız Şekil 20.2). Tip 1 diyabet için kök hücre araştırmaları bir gün beta hücrelerini yenileyerek, pankreası yeniden insülin sentezler hale geçirecek bir tedaviyi bulabilir.

Tip 2 diyabet, ya da insüline bağlı olmayan diyabet, hedef hücrelerin normalde insüline tepki vermemesi ile karakterizedir. İnsülin üretilmekte, fakat hedef hücreler kandan glukozu alamadıklarından, kandaki düzey sürekli yüksek kalmaktadır. Tip 2 diyabette kalıtım rol oynamakla birlikte, aşırı kilolu olmak ve az egzersiz, riski önemli ölçüde artırmaktadır. Bu tip diyabet genelde 40 yaşından sonra çıkmakta, ancak aşırı kilolu ve hareketsiz yaşayan çocuklarda bile hastalık gelişebilmektedir. Diyabeti olan insanların % 90'ndan fazlasında tip 2 görülmektedir. Birçoğu, kan glukoz düzeylerini sürekli egzersiz ve sağlıklı beslenmeyle kontrol altında tutabilmektedirler; bazıları da ilaç tedavisi gerektirmektedir. Yine de, Birleşik Devletlerde tip 2 diyabet, yedinci en sık rastlanan ölüm nedeni olup, dünya çapında da giderek büyüyen bir sağlık sorunu yaratmaktadır.

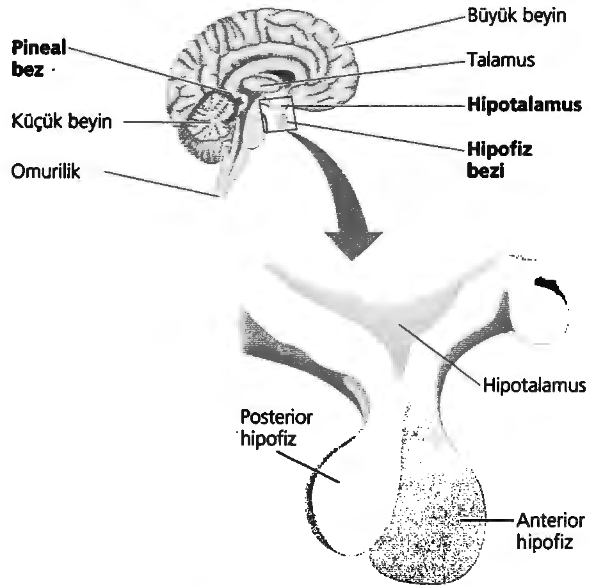
Tip 2 diyabette insülin uyarısına direnç, bazen insülin reseptöründeki genetik bir kusura ya da insüline tepki metabolik yolundaki bir bozukluğa bağlı olarak gelişebilmektedir. Ancak, çoğu olguda, tepki yollarında bir sorun olmazken

hedef hücredeki olumsuzluklar etkinliği önlemektedir. Bu engellemenin bir kaynağı da, görüldüğü kadarıyla doğuştan olan bağışıklığın ürettiği yangısal uyarılardandır (bakınız Bölüm 43). Bu engellemeye obezite ve hareketsizliğin nasıl etki ettiği, hem insanlar hem de laboratuvar hayvanları üzerinde çalışılmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 45.2

1. Bir glukoz tolerans testinde, birey glukozca zengin bir içecek içtikten sonra, belirli aralıklarla kan glukoz düzeyleri ölçülmüştür. Sağlıklı bir bireyde, kan glukoz düzeyi önce orta düzeyde yükselmekte fakat 2-3 saat içinde normale yakın hale gelmektedir. Bu testin diabetes mellitusu olan bir bireyde hangi sonuçları vereceğini tahmin ediniz. Yanıtlarınızı açıklayınız.
2. Bir hormon yolu, bir uyarıya geçici bir tepki oluşturursa, uyarının süresinin kısaltılması negatif bir geri bildirim gereksinimini nasıl etkiler?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Aile geçmişinde tip 2 diyabet olan, fakat hareketli ve obez olmayan bir şeker hastasını ele alalım. Hastada kusurlu olabilecek genleri tanımlamak için önce hangi genleri incelerdiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 45.14 İnsan beynindeki endokrin bezler.** Beynin yandan görünüşünde, hipotalamus, hipofiz ve epifiz bezlerin konumları yer almaktadır. (Epifiz bez biyoritmin ayarlanmasında rol oynar.)

KAVRAM 45.3

Hipotalamus ve hipofiz, endokrin düzenlemeler için merkezdir

Hormon yollarının organizasyonunu inceledikten sonra, endokrin yolların düzenlenmesinde sinir sisteminin rolüne bakacağız. Özellikle, omurgalı beyni ve endokrin sistem üzerinde yoğunlaşacağız.

Omurgalılarda Endokrin ve Sinir Sistemlerinin Eşgüdümü

Omurgalılarda **hipotalamus,** endokrin ve sinir sistemlerinin ortak çalışmasını sağlamak açısından merkezi bir rol oynar. Beyinde yer alan birkaç endokrin bezden (**Şekil 45.14**) biri olan hipotalamus, tüm vücuttaki sinirlerden ve beyinden bilgi alır. Tepki olarak da, hipotalamus çevresel koşullara uygun olarak endokrin uyarılar başlatır. Örneğin, birçok omurgalıda mevsimsel değişikliklerle ilgili olarak beyinden hipotalamusa sinir uyarıları iletilir. Buna karşılık hipotalamus, çiftleşme döneminde gereken üreme hormonlarının salınmasını düzenler.

Hipotalamustan çıkan uyarılar, hemen altında yer alan **hipofiz bezine** ulaşır ((bakınız Şekil 45.14). Büyücek bir fasulye tanesi şeklinde ve boyutlarındaki bu bezin; Posteriyör ve anteriyör olmak üzere farklı hormonlar salgılayan iki ayrı bölümü vardır.

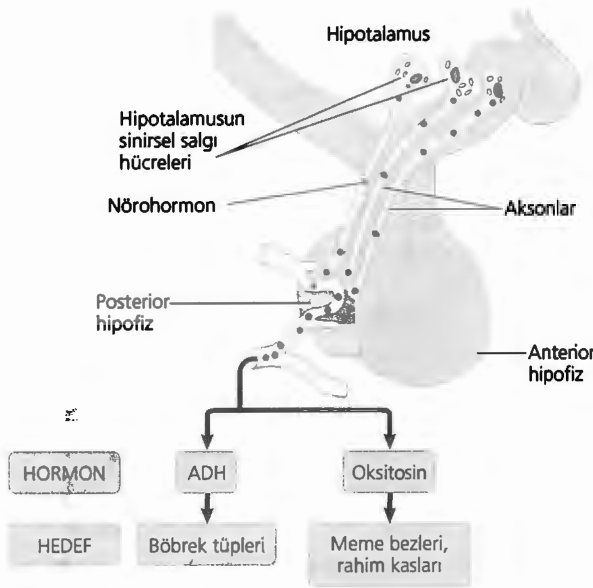
Posteriyör hipofiz, hipotalamusun bir uzantısıdır. Posteriyör hipofize ulaşan hipotalamusa ait aksonlar, hipotalamusta sentezlenen nörohormonları salgılarlar. Bunun tersine, **anteriyör hipofiz** bir endokrin bez olup, hipotalamustan gelen uyarılara tepki olarak hormon sentezleyip salgılar. Çoğu anteriyör hipofiz hormonu, **tropik hormondur**; yani diğer endokrin hücre ya da bezlerinin işlevlerini kontrol eder.

Posteriyör Hipofiz Hormonları

Hipotalamusun nörosekresyon hücreleri, iki tane posteriyör hipofiz hormonunu sentezler: oksitosin ve antidiüretik hormon. Hormonlar, nörosekresyon hücrelerinin uzun aksonları boyunca posteriyör hipofize taşınarak, hipofizin ilettiği sinir uyarılarına tepki olarak salınmak üzere orada depolanırlar (**Şekil 45.15**).

Kavram 45.2'de tartışıldığı gibi (bakınız Şekil 45.12), oksitosin meme bezlerinden süt salgılanmasını ve ayrıca doğum sırasında rahmin kasılmalarını düzenlemektedir. Buna ek olarak, oksitosinin beyindeki hedeflerinde, annelik güdüleri, farklı eşeylerin birbirlerine ilgi duymaları ve cinsel faaliyet gibi davranışlar yer almaktadır.

Oksitosin gibi, **antidiüretik hormon (ADH)**, ya da *vazopressin*, hem fizyolojiyi hem de davranışları düzenlemektedir. Bölüm 44'de okuduğunuz gibi, ADH böbrek faaliyetlerini düzenleyen birkaç hormondan biridir. Özellikle, ADH böbreklerde su geri emilişini artırarak idrar hacmini azaltmaktadır. Sonuçta, kan ozmolaritesi normal sınırlar içinde tutulmaktadır. ADH ayrıca, Bölüm 51'de ayrıntısıyla açıklandığı gibi sosyal davranışlarda da önemli rol oynamaktadır.



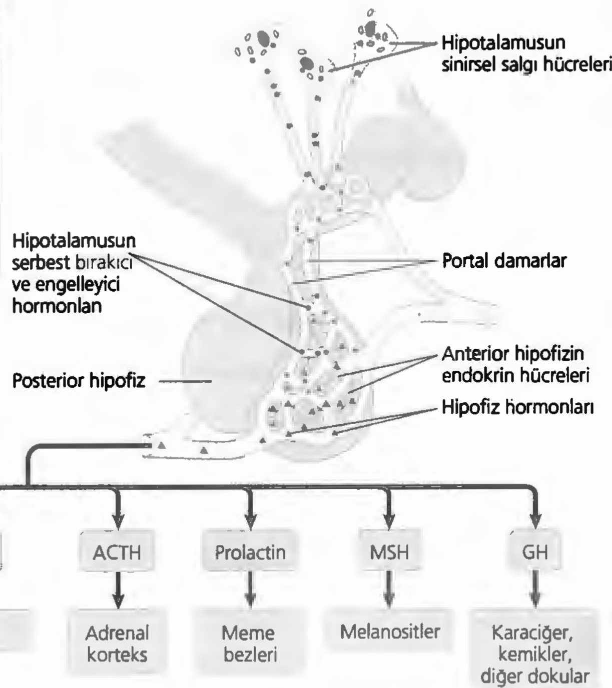
▲ **Şekil 45.15 Posteriyör hipofiz hormonlarının üretimi ve salınması.** Posteriyör hipofiz bezi, hipotalamusun bir uzantısıdır. Hipotalamustaki belirli nörosekresyon hücreleri, depolanmak üzere posteriyör hipofize taşınan antidiüretik hormon (ADH) ve oksitosini yaparlar. Beyinden gelen sinir uyanları, bu nörohormonların salınmalarını tetikler.

Anteriyör Hipofiz Hormonları

Hipotalamustan çıkan endokrin sinyaller, anteriyör hipofizin hormon salgılamasını düzenler (**Şekil 45.16**). Hipotalamusun her bir hormonu, ya *salgılatıcı hormon*, ya da *engelleyici hormon* olup, anteriyör hipofizden bir ya da daha fazla özgül hormonun salınmasına izin verdiğini ya da engellediğini vurgulamaktadır. Örneğin, *prolaktin -salgılatıcı hormon*, hipotalamus kaynaklı bir hormon olup, anteriyör hipofizi uyararak, süt üretimini de tetikleyen **prolaktin** salgılanmasını sağlar. Her anteriyör hipofiz hormonu, en az bir salgılatıcı hormon tarafından denetlenir. Prolaktin gibi bazılarının hem salgılatıcı hem de engelleyici hormonları vardır.

Hipotalamusun salgılatıcı ve engelleyici hormonları, hipotalamusun kaidesindeki kılcalların yakınına salgılanır. Bu kılcal damarlar, içeriklerini kısa damarlar olan portal damarlara boşaltır; portal damarlar ise anteriyör hipofiz içinde ikinci kılcal damar yatağına dallanırlar. Böylece, salgılatıcı ve inhibe edici hormonlar, kontrol ettikleri beze doğrudan giriş yaparlar.

Anteriyör hipofiz tarafından salgılanan hormonlar, insan vücudunda metabolizma, ozmoregülasyon ve üreme faaliyetleri gibi çok sayıda süreci düzenlerler. Bundan sonra, bu hormonları incelemeye başlayacağız ve inceleme işlemine tiroit hormonu ile başlayarak kontrol ettikleri süreçleri göreceğiz. Sonraki sayfadaki **Tablo 45.1**'de, endokrin sistemdeki ana hormonlar ve fizyolojik işlevleri, bu konuda referans olma açısından yararlı olacaktır.



◄ **Şekil 45.16 Anteriyör hipofiz hormonlarının üretimi ve salınması.** Anteriyör hipofiz bezinde sentezlenen hormonların salınması, hipotalamusun serbest bırakıcı ve engelleyici hormonları tarafından kontrol edilir. Hipotalamus hormonları, nörosekresyon hücrelerince salgılanır ve hipotalamustaki kılcal damar ağına girer. Bu kılcal damarlar, anteriyör hipofizde yer alan ikinci bir kılcal damar ağıyla bağlantısı olan portal damarlara boşalır.

Tablo 45.1 Başlıca İnsan Endokrin Bezleri ve Bazı Hormonları

Bez	Hormon	Kimyasal Sınıf	Başlıca Etkileri	Kontrol Eden
Hipotalamus	Posteriyör hipofizden salınan hormonlar ve anteriyör hipofizi denetleyen hormonlar (aşağıda)			
Posteriyör hipofiz (hipotalamusta yapılan nörohormonları salar)	Oksitosin	Peptid	Rahim ve meme bezlerinin kasılmalarını uyarır	Sinir sistemi
	Antidiüretik hormon (ADH)	Peptid	Böbreklerde su tutulumunu sağlar	Su/tuz dengesi
Anteriyör hipofiz bezi	Büyüme hormonu (GH)	Protein	Büyüme (özellikle kemiklerde) ve metabolik işlevleri uyarır	Hipotalamus hormonları
	Prolaktin	Protein	Süt üretimi ve salgılanmasını uyarır	Hipotalamus hormonları
	Folikül uyancı hormon (FSH)	Glikoprotein	Yumurta ve sperm üretimini uyarır	Hipotalamus hormonları
	Luteinize edici hormon (LH)	Glikoprotein	Yumurtalık ve testisleri uyarır	Hipotalamus hormonları
	Tiroit uyarıcı hormon (TSH)	Glikoprotein	Tiroit bezini uyarır	Hipotalamus hormonları
	Adrenokortikotropik hormon (ACTH)	Peptid	Adrenal korteksi uyararak glukokortikoidleri salgılatır	Hipotalamus hormonları
Tiroit bezi	Triiyodotironin (T_3) ve tiroksin (T_4)	Aminler	Metabolik süreçleri uyarır ve sürdürür	TSH
	Kalsitonin	Peptid	Kan kalsiyum düzeyini azaltır	Kandaki kalsiyum
Paratiroit bezleri	Paratiroit hormonu (PTH)	Peptid	Kan kalsiyum düzeyini artırır	Kandaki kalsiyum
Pankreas	İnsülin	Protein	Kan glukoz düzeyini azaltır	Kandaki glukoz
	Glukagon	Protein	Kan glukoz düzeyini artırır	Kandaki glukoz
Adrenal bezler Adrenal medulla	Epinefrin ve norepinefrin	Aminler	Kan glukoz düzeyini artırır; metabolik etkinlikleri artırır; bazı damarları daraltır	Sinir sistemi
Adrenal korteks	Glukokortikoidler	Steroidler	Kan glukoz düzeyini artırır	ACTH
	Mineralokortikoidler	Steroidler	Böbreklerde Na^+ geri emilimi ve K^+ atılımını hızlandırır	Kanda K^+; anjiotensin II
Gonadlar Testisler	Androjenler	Steroidler	Sperm oluşumunu desteklemek erkek ikincil karakterlerinin gelişim ve devamını sağlamak	FSH ve LH
Yumurtalıklar	Östrojenler	Steroidler	Rahim duvarı gelişimini desteklemek; dişi ikincil karakterlerinin gelişim ve devamını sağlamak	FSH ve LH
	Progestinler	Steroidler	Rahim duvarı gelişimini desteklemek	FSH ve LH
Epifiz bez	Melatonin	Amin	Biyolojik ritimde görevli	Aydınlık/karanlık Döngüler

Tiroit Düzenlenmesi: Bir Hormonun Akış Aşamaları

Hipotalamustan, anteriyör hipofizden ve hedef endokrin bezden gelen hormon grupları, sıklıkla bir *hormon akış yolu* oluşturur (**Şekil 45.17**). Beyne gelen sinyaller, hipotalamusu bir hormon salgılaması için uyarır; hipotalamusun salgıladığı hormon ise bir tropik anteriyör hipofiz hormonunun salgılanmasını ya da inhibe edilmesini uyarır. Anteriyör hipofiz hormonuna gelince, o da bir hedef endokrin dokuyu etkileyerek sistemik metabolik ya da gelişimsel etkiler yaratan başka bir hormonun salgılanmasını uyarır.

Hormon akış yolunun nasıl çalıştığını daha iyi anlamak için, bir çocuğun soğukla karşılaştığında tiroit bezinin uyarılmasını ele alalım (bakınız Şekil 45.17). Küçük bir çocuğun vücut sıcaklığı düşerse, hipotalamus, tirotropin-salgılatıcı hormon (TRH) salgılar. Anteriyör hipofiz, TRH a tepki olarak tiroit uyarıcı hormon (TSH) ya da diğer adıyla tirotropin salgılar. TSH, trakenin ön yüzünde iki loptan oluşmuş **tiroit bezi** tarafından (bakınız Şekil 42.24) tiroit hormonunun salınmasını uyarır. Tiroit hormonu biriktikçe, metabolik hızı artırarak ısı enerjisinin açığa çıkmasına yol açar ve vücut ısınır.

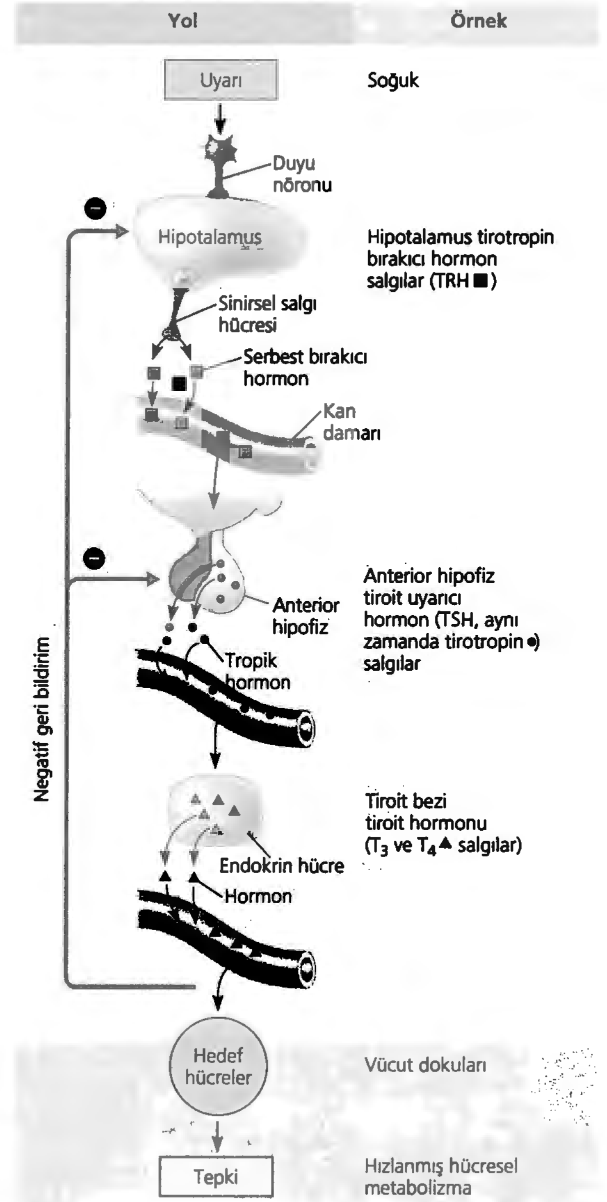
Basit hormon yolları gibi, hormon akış yolları da tipik olarak negatif geri bildirim içerir. Tiroit hormonu yolunda, hormonun kendisi negatif geri bildirimi gerçekleştirir. Tiroit hormonu, anteriyör hipofizden TSH salınmasını ve hipotalamustan TRH salınmasını engellediğinden, negatif geri bildirim döngüsü, tiroit hormonunun fazla üretilmesini durdurur. Sonuçta, hormon akış yolu, hedef hücrelerdeki ilk uyarının kendisi tarafından sınırlanması uyarısını gerçekleştirmiş olur.

İnsanlarda ve diğer memelilerde, tiroit hormonu biyoenerjetikleri düzenler; normal kan basıncı, kalp atış hızı ve kas gerginliği düzeyini ayarlar; sindirim ve üreme faaliyetlerini düzenler. Kanda çok fazla ya da çok az tiroit hormonu bulunması, ciddi metabolik bozukluklara yol açabilir.

Tiroit İşlevi ve Düzenlenmesindeki Bozukluklar

İnsanlarda, çok düşük tiroit işlevi demek olan hipotiroidizm, kilo alınması, bitkinlik ve erişkinlerde soğuğa dayanamama gibi belirtiler gösterebilir. Hipertiroidizm olarak bilinen aşırı tiroit salgılanması ise, yüksek vücut sıcaklığı, aşırı terleme, kilo kaybı, sinirlilik ve yüksek kan basıncı gibi belirtiler verebilmektedir.

Hipertiroidizmin en sık görülen tipi Graves hastalığıdır. Gözlerin arkasında sıvı birikmesi nedeniyle gözlerin dışarı doğru çıkması tipik bir belirtidir. Bu otoimmün bozuklukta, vücut, TSH reseptörüne bağlanarak onu uyaran antikorlar üretmektedir. Sonuçta, sürekli tiroit hormonu üretimi gerçekleşir.



▲ **Şekil 45.17 Bir hormon akış yolu.** Uyarıya yanıt olarak hipotalamus, anteriyör hipofizi hedef alan bir serbest bırakıcı hormon salgılar. Anteriyör hipofiz de buna tepki olarak, kan yoluyla bir endokrin beze gidecek ikinci bir tropik hormon salgılar. Bu tropik hormona yanıt olarak endokrin bez, hedef hücrelere giderek uyarı oluşturacak başka bir hormon salgılar. Tiroit hormon düzenlenmesi örneğinde, tiroit hormonu hipotalamus ve anteriyör hipofiz üzerinde negatif geri bildirim uygular. Bu negatif geri bildirim, TRH ve TSH salınmasını engelleyerek uyarıya (insan yavrusu örneğinde düşük sıcaklık gibi) aşırı tepki verilmesini önler.

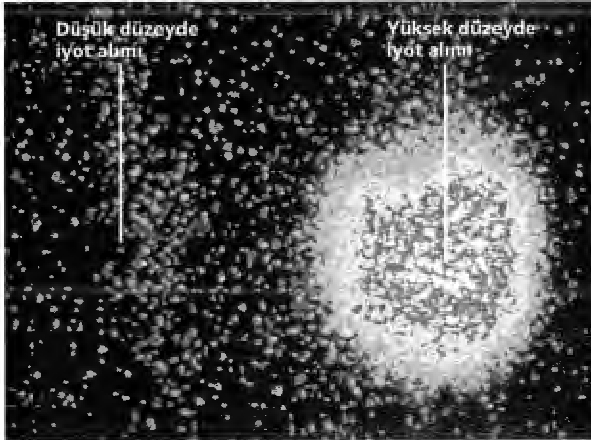
? *Her ikisi de aşırı tiroit hormonu üretme tanısı konmuş hastaların laboratuvar testinde, birinde yükselmiş TSH, diğerinde ise normal değer bulunmuş varsayınız. Hastalardan birinin test sonucu mutlaka yanlış mı demektir? Açıklayınız.*

Kötü beslenme, tiroit hormonu üretimini etkileyebilir. Beslenme ile tiroit hormonu sentezi arasındaki özgül ilişki, hormonun kimyasal yapısı hakkında fikir vermektedir. *Tiroit hormonu* terimi, aslında tirozin amino asidinden oluşmuş, birbirine çok benzeyen bir çift hormon için kullanılmaktadır. **Triiyodotironin** (T_3), üç iyot atomu içerirken, tetraiyodotironin, ya da **tiroksin** (T_4), dört iyot atomu içermektedir (bakınız Şekil 45.5). Memelilerde, her iki hormon da aynı reseptöre bağlanmaktadır. Tiroit bezi genelde T_4 salgılamakta, fakat hedef hücreler bir iyot atomunu kopararak çoğunu T_3'e çevirmektedirler.

İyot, deniz ürünleri ya da iyotlu tuzlardan kolaylıkla alınabilmekteyse de, dünyanın birçok yerinde insanlar yeterince iyot alamamaktadırlar. Yeterli iyot alınamayınca, tiroit bezi T_3 ve T_4'ü yeterli oranda sentezleyememekte, sonuçta kandaki düşük T_3 ve T_4, hipotalamus ve anteriyör hipofiz üzerinde gerekli negatif geri bildirimi gerçekleştirememektedir (bakınız Şekil 45.17). Bunun sonucu olarak, hipofiz TSH salgılamayı sürdürmektedir. Yükselmiş TSH düzeyi, tiroit bezinin büyümesi olan guatr hastalığına yol açmakta, bunun tipik belirtisi olarak da boyunda şişme gözlenmektedir.

İnsanların ve diğer omurgalıların kemik yapıcı hücrelerinin normal çalışması yanı sıra, beynin embriyonik gelişme sürecinde sinir hücrelerinin dallanmaları için tiroit hormonlarına gereksinimleri vardır. İnsanlarda, doğuştan olan kalıtsal hipotiroidizm, tiroit bezinin yetersiz çalışması sonucu gelişmemiş iskelet yapısı ve zeka geriliği ile kendisini göstermektedir. Eğer tiroit hormonları ile tedaviye erken başlanacak olursa, bu kusurlar en azından kısmen önlenebilmektedir. Çocukluk dönemindeki iyot eksikliği aynı kusurları oluşturmakta, fakat eğer besinlerde iyotlu tuz kullanılırsa tümüyle önlenebilmektedir.

İyodun tiroit hormonu yapımına bu önemli katkısı, tiroit işlevindeki eksiklikleri saptamak için kullanılan tanı yöntemlerinde yeni gelişmelere yol açmıştır: İyodun radyoaktif tipleri, tiroit bezinin özellikle görüntülenmesini sağlamaktadır (**Şekil 45.18**).



▲ **Şekil 45.18 Tiroit taraması.** Radyoaktif iyot, doktorların tiroit bozukluğu olabilecek anormal iyot alımını belirten tanıyı koymalarına olanak sağlamaktadır.

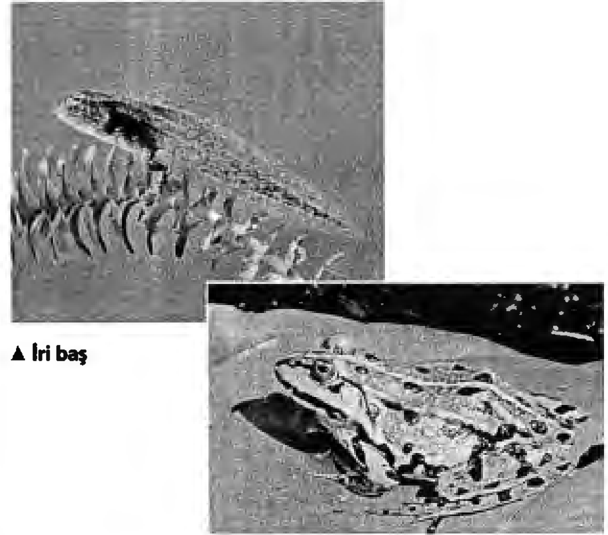
Hormon İşlevinin Evrimi

EVRİM Evrim sürecinde, bir hormonun işlevleri türler arasında genelde değişiklikler gösterir. Tiroit hormonu bir örnek olup, birçok evrimsel süreçte metabolizmayı düzenlemede rol oynamıştır. Ancak, kurbağalarda tiroit hormonu (tiroksin) tek bir işlev üstlenmiştir: iribaşın başkalaşımı sırasında kuyruğun rezorpsiyonunun uyarılması (**Şekil 45.19**).

Diğer çoğu omurgalının hormonlarında çok çeşitli işlevler evrimleşmiştir. Anteriyör hipofizin bir ürünü olan prolaktin, çok geniş bir etkinlik yelpazesine sahiptir. Prolaktin, memelilerde meme bezinin büyümesini ve süt sentezini uyarmakta, kuşlarda yağ metabolizmasını ve üremeyi düzenlemekte, amfibilerde başkalaşımı geciktirmekte ve tatlısu balıklarında su ve tuz dengesini ayarlamaktadır. Bu çeşitli roller, prolaktinin eski bir hormon olduğunu ve evrim sürecinde omurgalı grupları arasında işlevlerinin çeşitlenmeler oluşturduğunu göstermektedir.

Melanosit uyarıcı hormon (MSH), anteriyör hipofiz hormonlarına bir başka örnek olup, farklı evrimsel çizgilerde değişik işlevler üstlenmiştir. Amfibiler, balıklar ve sürüngenlerde MSH, melanosit adı verilen deri hücrelerinde pigment dağılımını denetleyerek, deri rengini kontrol etmektedir. Memelilerde, MSH renklenmenin yanı sıra, açlık ve metabolizmayla ilgili işlevler üstlenmektedir.

MSH'nın memeli beyninde evrimleşmiş özgül işlevi, özellikle tıbbi açıdan önem taşımaktadır. Kanserleri son aşamada olan birçok hastada, AIDS, tüberküloz ve bazı yaşlılıkla ilgili sorunlar, kaşeksi denilen son derece yıpratıcı bir olguya neden olmaktadır. Kilo kaybı, kas erimesi ve iştah kaybı ile



▲ İri baş

▲ Erişkin kurbağa

▲ **Şekil 45.19 Kurbağa başkalaşımında hormonun özelleşmiş rolü.** Kurbağa erişkin yapısını kazanırken, iribaşın kuyruğunu yok etmesinden tiroksin hormonu sorumludur.

karakterize olan kaşeksi, mevcut tedavi yöntemlerine çok az karşılık vermektedir. Ancak, MSH ya özgül bir beyin reseptörünün uyarılması, yağ metabolizmasını uyarmakta ve iştahı önemli düzeyde azaltmakta olup, kaşekside görülen değişikliklerdir. Bu olgu, bilim insanlarının, kaşeksiye neden olan bu MSH reseptörünün etkinleştirilmesinin kaşeksiye neden olduğu düşüncesine varmalarına yol açmıştır. Bunu test etmek için, kanser tümörleri oluşturan mutasyonlara sahip farelerde kaşeksi uyarılmıştır. Fareler, beyindeki MSH reseptörleri engellendiğinde, tümörler oluşmalarını sürdürmüş, ancak kaşeksi olmamıştır! Bu tip ilaçların insanlardaki kaşeksinin tedavisinde kullanılması konusu halen çalışılmaktadır.

Tropik ve Tropik Olmayan Hormonlar

Gördüğümüz gibi, tiroit uyarıcı hormon (TSH), tiroit bezini kontrol eder. Bu aktivite, TSH'yı tropik hormonların bir örneği yapar. MSH ve prolaktin, endokrin hücreler ya da bezleri kontrol etmediklerinden tropik değillerdir; ancak diğer üç anteriyör hipofiz hormonu, öncelikle ya da özellikle tropik hormon olarak davranırlar: **folikül uyarıcı hormon (FSH), luteinize edici hormon (LH),** ve **adrenokortikotropik hormon (ACTH).**

FSH ve LH, hem erkek ve hem de dişi gonadların yani testis ve yumurtalıkların aktivitelerini uyarır. Bu nedenle, FSH ve LH aynı zamanda *gonadotropinler* olarak bilinir ve her ikisi de hipotalamusun *gonadotropin-salgılatıcı hormonu* (*GnRH*) tarafından kontrol edilirler. Bölüm 46'da gonadotropinlerin üreme işlevlerini nasıl kontrol ettiklerini inceleyeceğiz.

ACTH, adrenal korteks tarafından üretilen ve salgılanan steroid hormonların uyarılmasını gerçekleştirir. ACTH ile ilgili hormon yoluna bu bölümde ileride daha ayrıntılı olarak bakacağız.

Büyüme hormonu (GH), anteriyör hipofizden salgılanmakta ve büyümeyi hem tropik hem de tropik olmayan şekillerde etkilemektedir. Ana bir hedef olan karaciğer, GH'ye, kanda dolaşan ve doğrudan kemik ve kıkırdak büyümesini uyaran, *insülin-benzeri büyüme faktörleri* (*IGF*) salarak tepki verir. (IGF, ayrıca, birçok hayvan türünde yaşlanmada da anahtar bir rol oynamakta olabilir.) GH'nin eksikliğinde, gelişmesini henüz tamamlamamış bir hayvanın iskeletinin büyümesi durabilir. GH ayrıca, kan glukoz düzeyini yükseltici çeşitli etkiler sergileyerek, insüline karşı gelmektedirler.

İnsanlarda anormal GH üretimi, sorunun ne zaman oluştuğuna, üretimin çok fazla mı, yoksa çok az mı olduğuna bağlı olarak, değişik bozukluklara yol açabilmektedir. Çocukluk döneminde fazla GH salgılanması, vücut oranlarının görece normal kalması, ancak insanın aşırı uzaması -neredeyse 2.4 m (8 feet)- olan devliğe (gigantizm) yol açabilmektedir. Erişkin dönemdeki aşırı GH üretimi, hala hormona hassas birkaç kemik dokuda büyümeyi uyarabilmektedir. Hala hassas olan hedef hücreler çoğunlukla yüzde, ellerde ve ayaklarda yer aldığından, sonuç bu ekstremitelerin aşırı büyümesi şeklinde ortaya çıkan akromegalidir (Yunanca'da *acros*, aşırı, ve *mega*, büyük).

Çocuklukta GH'nin az salgılanması, uzun kemiklerde gelişme geriliğine yol açarak hipofiz cüceliğine neden olabilmektedir. Bu kusura sahip bireyler çoğunlukla uygun orantılarda olmalarına karşın, genelde sadece 1.2 m (4 feet) boya ulaşabilmektedirler. Ergenliğe erişmeden tanı konması durumunda, hipofiz cüceliği, insan GH'si ile (HGH olarak da bilinir) başarılı bir şekilde tedavi edilebilmektedir. 1980'lerin ortalarından bu yana, bilim insanları, bakterilerde HGH üretmek için rekombinant DNA teknolojisi kullanmaya başlamışlardır (bakınız Bölüm 20). Genetik mühendisliğinin geliştirmiş olduğu bu HGH ile tedavi, etkilenmiş çocuklar için artık alışılagelmiş bir uygulamadır.

KAVRAM KONTROLÜ 45.3

1. Hipofizin birbirine yapışık iki bezi, işlevlerinde hangi farklılıkları gösterir?
2. Oksitosinin hipotalamus tarafından kontrolü, neden bir salgılayıcı etkene gereksinim göstermez?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Endokrin yollarında özgül kusurları olan insanların, neden tipik olarak hipotalamus ya da hipofizde değil de, en sondaki bezde kusurları olduğunu açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **45.4**

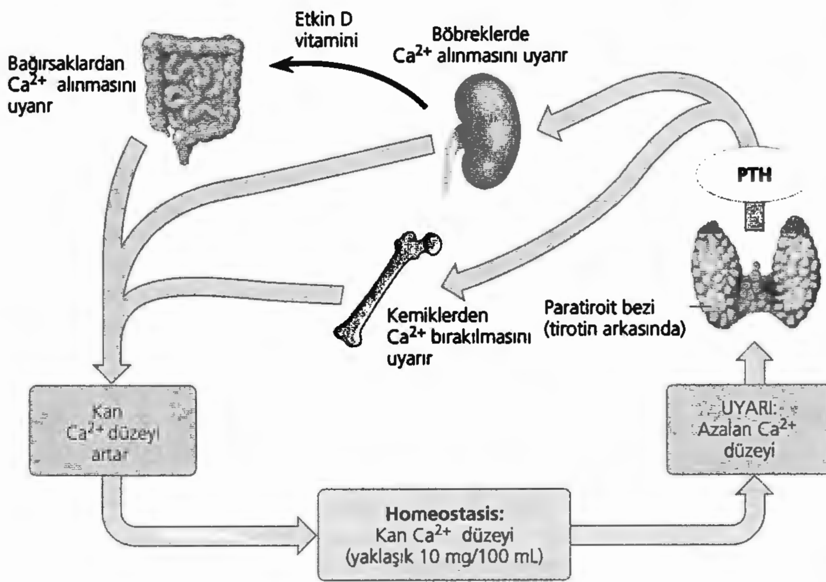
Endokrin bezler homeostasis, gelişim ve davranışın düzenlenmesindeki çeşitli uyarılara tepki verir

Beyindeki endokrin bezlerin hormon akış yollarını nasıl başlattığını gördükten sonra, daha kapsamlı bir soru olan, endokrin uyarılarının hayvan fizyolojisini nasıl düzenlediği üzerinde duralım. Homeostasis, gelişim ve davranış konularını inceleyecek, üremeyi daha sonraki bölümlere bırakacağız. Bu kısım, hormonal düzenlemenin metabolik uyarılar, sinir sistemi girdileri ve anteriyör hipofizin hormonlarıyla yürütülmesiyle ilgili örnekleri sunmaktadır. Önce, başka bir basit hormon yolunu, dolaşım sisteminde kalsiyum iyon yoğunluğunu düzenlemeyi inceleyelim.

Paratiroit Hormon ve D Vitamini: Kan Kalsiyumunun Kontrolü

Tüm hücrelerin normal işlevlerini sürdürebilmeleri için kalsiyum (Ca^{2+}) iyonlarının varlığı elzem olduğundan, kan kalsiyum düzeyinin homeostatik kontrolü çok önemlidir. Eğer kandaki Ca^{2+} düzeyi çok azalacak olursa, iskelet kaslarında tetani adı verilen ölümcül kasılmalar ortaya çıkabilir. Düzey çok yükselecek olursa da, vücut dokularında kalsiyum fosfat çökeltileri birikerek, geniş çaplı organ hasarları oluşabilir.

Memelilerde, tiroidin posteriyör yüzeyinde gömülü durumda dört küçük alt birimden oluşan **paratiroit bezleri**



▲ **Şekil 45.20 Memelilerde kan kalsiyum düzeylerini düzenleyen paratiroit hormonunun (PTH) rolü.**

kökenleri ve işlevleri de farklıdır: dış kısımdaki *adrenal korteks* ve merkezdeki *adrenal medulla*. Adrenal korteks gerçek endokrin hücrelerden oluşmuşken, adrenal medullanın salgı bezleri embriyonik gelişim döneminde sinir dokusundan köken almıştır. Böylece, hipofiz bezi gibi her adrenal bez de, endokrin ve nöroendokrin bezlerin birbiriyle kaynaşmış halidir.

Adrenal Medullanın Katekolaminleri

Gece ormanda yürürken yakınınızda homurtular duyduğunuzu varsayın. "Bir ayı mı?" diye endişelenirsiniz. Kalbiniz ve soluğunuz hızlanır, kaslarınız gerilir, beyniniz daha hızlı çalışmaya başlar. Algılanan tehlikeye karşı bunlar ve benzeri hızlı yanıtlar, "dövüş ya da kaç" ya da ani stres yanıtlarıdır. Bu eşgüdümlü fizyolojik değişiklikler bütünü, adrenal medullanın iki hormonu olan **norepinefrin** (noradrenalin olarak da bilinir) ve epinefrin (adrenalin) tarafından tetiklenir. Her ikisi de **katekolamin** olup, tirozin amino asidinden sentezlenen amin hormonlar sınıfındandırlar.

Adrenal medulla, epinefrin ve norepinefrini strese karşı -ister aşırı keyif, ister ölümcül tehlike olsun- salgılar. Bu hormonların ana aktivitesi, ani kullanıma hazır olan eldeki kimyasal enerji miktarını artırmaktır. Her iki hormon da karaciğerdeki ve iskelet kaslarındaki glikojen yıkımını hızlandırır ve hem karaciğerden glukoz, hem de yağ hücrelerinden yağ asitlerinin salınmasını uyarırlar. Salınan glukoz ve yağ asitleri vücut hücreleri tarafından yakıt olarak kullanılır.

Enerji kaynaklarının ulaşılabilirliğini artırmanın yanı sıra, norepinefrin ve epinefrin, kardiyovasküler ve solunum sistemleri üzerinde derin etkiler oluştururlar. Örneğin, kalp atım hızı ve hacmini artırırken, akciğerlerdeki bronşiolleri genişleterek, vücuda daha fazla oksijen taşınmasını sağlarlar. Bu nedenle, doktorlar astım krizlerinde hava yollarını genişletmek ya da kalbi güçlendirmek için epinefrin uygularlar. Katekolaminler, aynı zamanda bazı kan damarlarını daraltarak ya da diğerlerini genişleterek kan akışını da değiştirebilirler (bakınız Şekil 45.9). Sonuçta, deriye, sindirim organlarına ve böbreklere giden kanın çoğu, kalbe, beyine ve iskelet kaslarına yönlendirilerek bu organlara sağlanan kan artırılmış olur. Epinefrinin genelde kalp ve metabolik hız üzerinde daha güçlü etkisi varken, norepinefrinin ana işlevi, kan basıncını düzenlemektir.

Beyinden istemsiz (otonom) nöronlarla taşınan uyarılar, adrenal medullanın salgılarını düzenler. Stres kaynaklı uyarılara yanıt olarak, adrenal medullaya taşınan sinir iletileri, orada nörosekresyon hücrelerinden katekolaminlerin salın-

(bakınız Şekil 45.4), kan Ca^{2+} düzenlenmesinde başlıca rolü oynarlar. Kan Ca^{2+} düzeyi, normal değer olan yaklaşık 10 mg/100 mL'nin altına düşerse, bu bezler **paratiroit hormonu (PTH)** salarlar.

PTH, kan kalsiyum düzeyini doğrudan ve dolaylı olarak yükseltir **(Şekil 45.20)**. PTH, kemikteki mineralleşmiş matriksin parçalanarak açığa Ca^{2+} çıkarıp kana geçmesini sağlar. Böbreklerde, PTH dolaylı etkiyle, D vitamininin etkin bir hormona çevrimini uyarır. Steroid türevi bir molekül olan D vitamininin inaktif formu, besinlerden alınır ya da güneş ışığına maruz kalındığında deride sentezlenir. D vitamininin aktifleştirilmesi, PTH tarafından uyarılan bir süreçle karaciğerde başlar ve böbreklerde tamamlanır. D vitamininin aktif formu, bağırsakları doğrudan etkileyerek, besinlerden Ca^{2+} alınmasını uyarır; böylece, PTH'nın etkisini güçlendirir. Kan Ca^{2+} düzeyi yükselince, bir geri bildirim döngüsü paratiroit bezlerinden daha fazla PTH salınmasını durdurur (şekilde gösterilmemiş).

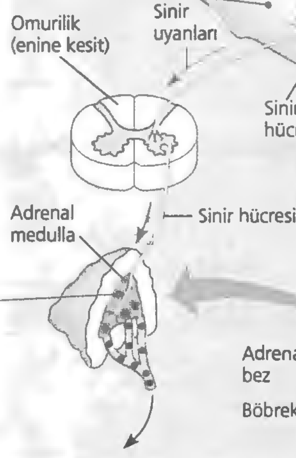
Tiroit bezi, kalsiyum homeostasisine de katkıda bulunur. Eğer kan Ca^{2+} düzeyi normal değerin üzerine çıkarsa, tiroit, **kalsitonin** adlı bir hormon salarak, kemikte kalsiyum yerleşmesini engeller ve böbrekten Ca^{2+} bırakılmasını artırır. Balıklarda, kemirgenlerde ve diğer bazı hayvanlarda kalsitonin, Ca^{2+} homeostasisi için gereklidir. Ancak insanlarda, görünüşte sadece çocukta aşırı kemik gelişmesi döneminde bu hormona gereksinim duyulur.

Adrenal Hormonlar: Strese Yanıt

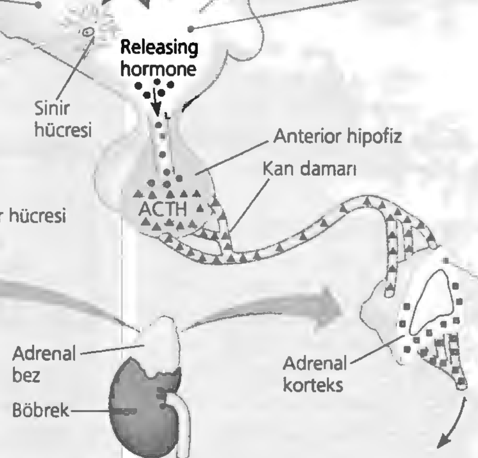
Omurgalılardaki **adrenal bezler**, böbreklerle birlikte yer alırlar (*renal* organlar). Memelilerde, her adrenal bez, aslında farklı hücre tiplerinden oluşan iki bez olup, embriyonik

▼ **Şekil 45.21 Stres ve Adrenal bez.**

(a) Kısa-süreli strese yanıt ve adrenal medulla.



(b) Uzun-süreli strese yanıt ve adrenal korteks



Epinefrin ve Norepinefrinin Etkileri:

- Glikojen glukoza yıkılır; yükselmiş kan glukozu
- Artmış kan basıncı
- Artmış solunum hızı
- Artmış metabolik hız
- Dikkatin artmasına, sindirim, boşaltım ve üreme sistem etkinliklerinin azalmasına yol açan kan dolaşım işlevlerinde değişiklikler

Mineralokortikoidlerin etkileri:

- Böbrekler tarafından sodyum iyonları ve suyun tutulması
- Kan basıncının ve hacminin artması

Glukokortikoidlerin etkileri:

- Protein ve yağların yıkılarak glukoza dönüşmesi sonucu kan glukozunda artış
- Bağışıklık sisteminin kısmen baskılanması

masını tetiklerler (**Şekil 45.21a**). Epinefrin ve norepinefrin, hedef dokuları etkileyerek basit nörohormon yolunda işlev görürler. Bölüm 48'de göreceğiniz gibi, epinefrin ve norepinefrin aynı zamanda nörotransmitter olarak da görev yapmaktadırlar.

Adrenal Korteksin Steroid Hormonları

Adrenal korteks hormonları, aynı zamanda, vücudun strese karşı yanıtında da işlev görür. Ancak, sinirsel verilere tepki veren adrenal medullanın tersine, adrenal korteks endokrin uyarılara yanıt verir. Stres kaynaklı uyarılar, hipotalamusun, anteriyör hipofizden tropik hormon ACTH salınmasını uyaran bir hormon salgılamasına yol açar. ACTH kan yoluyla adrenal kortekse ulaşınca, endokrin hücreleri uyararak **kortikosteroidler** denilen bir steroid ailesinin sentezlenip salgılanmasını tetikler (**Şekil 45.21b**). Kortikosteroidlerin insanlardaki iki ana tipi, glukokortikoidler ve mineralokortikoidlerdir.

İsimlerinden de anlaşılabileceği gibi, **glukokortikoidlerin** başlıca etkileri glukoz metabolizması üzerinedir. Glukokortikoidler, pankreas glukagonunun yakıt kullanımı üzerindeki etkilerini artırarak, proteinler gibi karbonhidrat olmayan kaynaklardan glukoz sentezlenmesini sağlayarak, daha çok glukoz yakıtının oluşmasına yol açar. Kortizol gibi (bakınız Şekil 45.5) glukokortikoidler, iskelet kaslarını etkileyerek kas proteinlerinin yıkılmasına yol açar. Açığa çıkan amino asitler, karaciğer ve böbreklere taşınarak orada glukoza dönüştürülür ve kana verilirler. Glukozun kas proteinlerinden sentezi, karaciğerdeki depo glikojenin glukoza çevrimi vücudun gereksinimlerine yetmediğinde kullanılır.

Glukokortikoidler, normalde vücutta bulunan düzeylerinden daha fazla değerlere ulaşırsa, vücudun bağışıklık sisteminin belli bileşenlerini baskılayabilir. Bu yangı giderici etkileri nedeniyle, glukokortikoidler bazen artrit gibi yangısal hastalıkların tedavisinde kullanılmaktadırlar. Ancak, uzun süreli kullanımın ciddi yan etkileri olup, özellikle metabolizmayı etkilemektedir. Bu nedenlerle, aspirin ve ibuprofen gibi steroid olmayan yangı giderici ilaçlar (NSAID), kronik yangısal rahatsızlıkların tedavisinde daha çok tercih edilmektedir.

Mineralokortikoidler, mineral metabolizması, özellikle de tuz ve su dengesinin korunması üzerindeki etkileri nedeniyle bu ismi almışlardır. Örneğin, mineralokortikoid *aldosteron*, kanın iyon ve su homeostasisinde işlev görür. Düşük kan hacmi ya da basıncı, aldosteron salgılanmasını uyaran anjiotensin II'nin üretilmesini sağlar (bakınız Şekil 44.22). Bunun karşılığında da aldosteron, böbreklerdeki hücreleri uyararak süzüntüden sodyum iyonları ve suyun geri emilmesini, böylece kan hacmi ve basıncının yükselmesini sağlar. Aldosteron ayrıca, vücudun aşırı strese karşı koymasında da işlev görür. Böyle koşullarda, kanda ACTH düzeyinin yükselmesi, adrenal korteksin aldosteron ve glukokortikoid salgılamasını artırır.

Adrenal korteksin kortikosteroid ürünleri içinde az orandaki bazı steroid hormonlar, cinsellikle ilgili işleve sahiptir. Bu steroid hormonların yapısal farklılıkları (bakınız s. 63), etkileri açısından önemli değişiklikler yaratır. Adrenal korteksin salgıladığı seks hormonların başlıcaları "erkek" hormonları (androjenler) olup, az oranda da "dişi" hormonları (östrojenler ve progestinler) bulunmaktadır. Adrenal androjenlerin erişkin dişilerde cinsel güdüleri uyardığına dair kanıtlar bulunmaktadır, fakat bunun ötesinde adrenal seks hormonlarının fizyolojik rolleri çok iyi anlaşılamamıştır.

Gonadlarda Üretilen Seks Hormonları

Seks hormonları, büyümeyi, gelişmeyi, üreme döngülerini ve cinsel davranışları etkiler. Adrenal bezler az miktarda bu hormonları üretirlerse de, erkeklerdeki testisler ve dişilerdeki yumurtalıklar, asıl kaynaklarıdır. Gonadlar üç ana tip steroid hormon üretir ve salgılar: androjenler, östrojenler ve progestinler. Her üç tip de hem erkeklerde hem de dişilerde bulunur; ancak, oranları önemli ölçüde farklıdır.

Testisler, öncelikle **androjenleri** sentezler, ve ana hormonlarından biri **testosterondur**. Testosteronun ilk işlevlerinin doğumdan önce başladığını 1940'larda Fransız araştırıcı Alfred Jost ortaya koymuştur. Alfred Jost, bir bireyin erkek ya da dişi olmasını hormonların nasıl belirlediğini merak etmiştir. Jost, tavşanlarla yaptığı cerrahi deneylerde, basit ve beklenmeyen bir sonuca ulaşmıştır **(Şekil 45.22)**. Onun çalışmaları, memelilerde (ama tüm hayvanlarda değil) dişi gelişiminin embriyoda varsayılan bir işlemden kaynaklandığını tespit etti.

Androjenlerin, insan erkek eşey karakterlerinin gelişimi söz konusu olduğunda, ergenliğe erişmede önemli işlevleri vardır. Yüksek orandaki androjenler, kalın ses, erkek tipi kıllanma, kas ve kemik kütlesinde artış gibi özellikleri oluşturur. Testosteronun kas geliştirici ya da anabolik etkileri, tüm spor dallarında kullanımlarının yasaklanmasına karşın, bazı atletlerin onlardan destek amaçlı yararlanmalarına yol açmıştır. Kas geliştirmek için anabolik steroidlerin kullanılması, aşırı sivilce oluşumuna ve karaciğer hasarlarına yol açmakta, ayrıca sperm sayısında azalmaya ve testislerin küçülmelerine de neden olmaktadır.

En önemlisinin **estradiol** olduğu **östrojenler**, dişi üreme sisteminin işlevini sürdürmesi ve ikincil dişi karakterlerinin gelişmesinden sorumludurlar. Memelilerde, içinde **progesteronun** da olduğu **progestinler**, embriyonun büyümesi ve gelişmesini desteklemek için gerekli olan rahmin dokularını hazırlama ve koruma işlevini üstlenmişlerdir.

▼ **Şekil 45.20** **SORGULAMA**

Bir memelinin erkek ya da dişi olmasında hormonların rolü nedir?

DENEY Paris'teki College de France'tan Alfred Jost, gonad hormonlarının bir embriyonun gelişimi sırasında kromozomlarına bağlı olarak, erkek ya da dişi olmasını etkileyip etkilemediğini merak etti. Hala annenin rahminde ve eşeysel farklılıklar belirlenmeden önceki dönemlerindeki tavşan embriyolarıyla çalışarak, yumurtalık ya da testisleri oluşturacak bölümleri cerrahi olarak çıkardı. Tavşanlar doğduklarında, genital yapılarındaki farklılıkları ve kromozoma bağlı eşeylerini not etti.

Kromozom takımı	Eşey Organlarının Görünümü	
	Cerrahi girişim yok	Embriyo gonadı çıkarılmış
XY (erkek)	Erkek	Dişi
XX (dişi)	Dişi	Dişi

SONUÇ Tavşanlarda, erkek gelişimi erkek gonadından Hormonal bir uyarının gelmesine bağlıdır. Bu uyarının eksikliğinde, tüm embriyolar dişi olarak gelişirler. Jost'un daha sonra gösterdiği gibi, eğer cerrahi olarak çıkartılmış gonadların yerine testosteron kristali konulacak olursa, erkek eşey organları gelişmektedir. Eşeyin belirlenmesi insanlarda ve tüm memelilerde hemen hemen aynı şekilde olmaktadır.

KAYNAK A. Jost, Recherches sur la differanciation sexuelle de l'embryon de lapin (Studies on the sexual differentiation of the rabbit embryo), *Archives d'Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale* 36:271-316 (1947).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer dişi gelişimi de gonad kaynaklı bir uyarıya bağlı olsaydı, Jost hangi sonucu elde ederdi?

Östrojenler ve diğer gonad kaynaklı seks hormonları, hormon akış yollarının elemanlarıdır. Bu hormonların sentezi, anteriyör hipofizin gonadotropinleri (FSH ve LH) tarafından kontrol edilir (bakınız Şekil 45.16). Buna karşılık, FSH ve LH salgılanması ise, hipotalamusun salgılatıcı hormonu olan GnRH (gonadotropin-salgılatıcı hormon) tarafından kontrol edilir. Gonadlardan steroid salgılanmasını düzenleyen geri bildirim ilişkilerini ayrıntılı olarak Bölüm 46'da inceleyeceğiz.

Endokrin Bozucuları

1938 ile 1971 yılları arasında bazı hamilelik sorunları yaşayan kadınlara dietilstilbestrol (DES) adlı sentetik bir östrojen verilmişti. 1971 yılına değin bilinmeyen, DES ile karşılaşmanın, fetüste üreme sistemi gelişiminde farklılaşmalara neden olduğuydu. Tümüyle, DES almış olan kadınların kızları, bazı tür vajinal ve rahim ağzı kanserlerine yakalanma, üreme organlarında yapısal değişiklikler ve artmış düşük riski gibi üreme ile ilgili bazı sorunlarla daha sık karşılaşmaya başla-

mışlardı. DES şimdi, hormon yolunun normal işlevini bozan yabancı bir molekül, bir *endokrin bozucu* olarak tanınmaktadır.

Yakın yıllarda, çevredeki bazı moleküllerin de endokrin bozucular gibi davrandığı ileri sürülmüştür. Soya fasulyesi ve diğer yenen bitkisel ürünlerde bulunan bazı östrojen benzeri moleküllerin meme kanseri riskini azalttığı belirtilmiştir. Plastik yapımında kullanılan bir kimyasal olan bisfenol A gibi diğerleri de, normal üreme ve gelişmeye etkileri açısından incelenmiştir. Ancak, bu tip etkileri açığa çıkarmak oldukça güç olmaktadır; çünkü sindirim kanalı yoluyla vücuda giren bu tip moleküllerin özelliklerini karaciğer enzimleri değiştirmektedir.

Melatonin ve Biyoritimler

Omurgalı endokrin sistem üzerindeki tartışmamızı memeli beyninin merkezine yakın bir bölgesinde yer alan küçük bir doku kütlesi, **epifiz bezi** ile sonlandıralım (bakınız Şekil 45.14). Epifiz bezi, değişime uğramış bir amino asit olan **melatonin** hormonunun asıl kaynağıdır.

Melatonin, ışık ve mevsimsel gün uzunluğu ile ilgili işlevleri düzenler. Melatonin çoğu omurgalıda deri pigmentasyonunu etkilerse de, asıl işlevleri üreme ve günlük aktivite düzeyleriyle bağlantılı biyolojik ritimlerle ilgilidir. Melatonin gece salgılanır ve salınan miktar gece uzunluğuna bağlıdır. Örneğin, kışın günler kısa, geceler uzun olduğundan, daha çok melatonin salgılanır. Ayrıca, geceleri melatonin salgısının artmasıyla uykunun gelmesi arasında sağlam kanıtlar bulunmaktadır.

Epifiz bezi tarafından melatonin salınması, hipotalamusta suprakiyazmatik çekirdek (SCN) adı verilen bir grup nöron tarafından kontrol edilmektedir. SCN, biyolojik bir saat gibi çalışmakta ve gözün retinasındaki özelleşmiş ışığa hassas nöronlardan uyarı almaktadır. SCN, 24 saatlik aydınlık/karanlık döngüsü içinde melatonin üretimini düzenlerse de, melatonin ayrıca SCN'nin aktivitesini de etkilemektedir. Biyolojik ritimleri, SCN işlevleri üzerindeki araştırmalardan da söz edeceğimiz Bölüm 49'da göreceğiz.

Sonraki bölümde, hem omurgalılarda hem de omurgasızlardaki üreme üzerinde durulacaktır. Orada göreceğimiz gibi, endokrin sistem, sadece bireyin yaşamını sürdürmesi için değil, türlerin devamı için de merkezi rol oynamaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 45.4

1. İki adrenal hormon, aslında, adrenal bezin gelişimsel orijini ile ilişkili olarak nörotransmitterler gibi nasıl davranır?
2. Hipotalamustaki kortikosteroid reseptörlerinin sayısındaki azalma, kandaki kortikosteroidlerin düzeylerini nasıl etkileyecektir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Sizin iltihaplı ekleminize bir glukokortikoid olan bir kortizon enjeksiyonu yapıldığını farz edelim. Glukokortikoid aktivitesinden hangi bakımdan fayda sağlayacaksınız? Eğer, glukokortikoid hapı da iltihabi durumu tedavi etmede etkiliyse, lokal ilaç kullanımının tercih edilmesinin nedeni nedir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

45 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 45.1

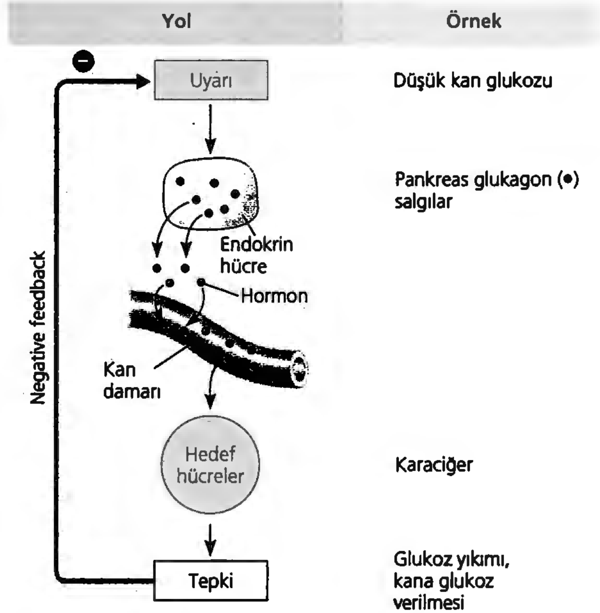
Hormonlar ve diğer sinyal molekülleri hedef reseptörlere bağlanarak, özgül tepki yollarını tetiklerler (s. 975-980)

- Hayvan hücreleri arasındaki iletişim tipleri, salgı yapan hücre cinsi ve uyarının hedefe gittiği yol açısından farklılıklar gösterir. **Endokrin** sinyaller, ya da **hormonlar**, hücre dışı sıvılara endokrin hücreler tarafından ya da kanalsız bezlerce salgılanarak hedef hücrelere dolaşım sıvıları aracılığıyla ulaştırılırlar. **Parakrin** sinyaller komşu hücreleri etkilerken, **otokrin** sinyaller salgı yapan hücrenin kendisini etkiler. **Nörotransmitterler** de bölgesel olarak etkilidirler, ancak **nörohormonlar** tüm vücudu etkilerler. **Feromonlar**, aynı türden hayvanların iletişimi için ortama salınırlar.
- Böceklerde, iskelet değişimi ve gelişim PTTH tarafından kontrol edilir; PTTH salınması **ekdisteroid** ve juvenil hormon tarafından tetiklenir. Sinir ve endokrin sistemlerinden gelen uyarıların eşgüdümü ve bir hormonun aktivitesinin diğer biri tarafından değiştirilmesi, erişkin hale gelmeyi sağlayan bir dizi gelişme aşaması ile gerçekleşir.
- Belirgin hücresel yanıtlar, suda ve yağda çözünen hormonlarla ilintilidir. Polipeptid hormonlar ve çoğu amin hormonları suda çözünürler ve plazma zarına gömülü reseptörlere bağlanırlar. Suda çözünen hormonların hücre yüzey reseptörlerine bağlanması, hücre içi **uyarı aktarımını** tetikleyerek, sitoplazmada özgül yanıtlara ya da gen ifadesinde değişikliklere yol açar. Bunun tersine, steroid ve tiroit hormonları yağda çözünürler ve hedef hücrelere kolaylıkla girerler. Burada, sitozoldeki ya da çekirdekteki özgül protein reseptörlerine bağlanırlar. Yağda çözünen hormon ve reseptörünün bileşkesi, çekirdekte özgül genlerin transkripsiyonunu düzenlerler. Aynı hormon, o hormon için farklı reseptörlere sahip ya da farklı uyarı aktarım yolları olan hedef hücreler üzerinde değişik etkiler oluşturabilir.
- Parakrin ve otokrin iletişimi gerçekleştiren, **lokal düzenleyiciler**, sitokinler ve **büyüme faktörleri** (proteinler/peptidler), **nitrik oksit** (bir gaz) ve **prostaglandinlerdir** (değişime uğramış yağ asitleri).

? *Suda çözünen bir hormonu, doğrudan bir hedef hücrenin sitozolüne enjekte edecek olursanız ne olacağını tahmin ediniz.*

KAVRAM 45.2

Geribildirim düzenlemesi ve antagonistik hormon çiftlerine, endokrin sistemlerde sıklıkla rastlanır (s. 981-984)



- Hormon yolları, uyarıyı hafifleten **negatif geri bildirimle** ya da uyarıyı güçlendirerek tepkinin tamamlanmasını sağlayan **pozitif geri bildirimle** düzenlenebilir. Negatif geri bildirim yolları bazen antagonistik çiftler halinde, glukoz homeostasisindeki **glukagon** (**pankreasın** alfa hücrelerinden) ve **insülin** (pankreasın beta hücrelerinden) gibi çalışırlar. İnsülin, glukozun hücreler tarafından alınmasını, karaciğerde glikojen oluşumunu, protein sentezini ve yağ depolanmasını sağlayarak kandaki glukoz düzeyini düşürür. Kandaki yüksek glukoz düzeyleri ile belirlenen **diabetes mellitus** hastalığı, ya yetersiz insülin üretimi (tip 1), ya da hedef hücrelerin insüline tepki vermemeleri (tip 2) nedeniyle gelişir.

? *Glukagonun etkisini azaltacak bir ilaç almak, şeker hastalığının belirtilerini azaltır mı, yoksa daha mı kötü hale getirir? Açıklayınız.*

KAVRAM 45.3

Hipotalamus ve hipofiz, endokrin düzenlemeler için merkezdir (s. 984-989)

- **Hipotalamustaki** bazı nörosekresyon hücreleri, **posteriyör hipofiz** tarafından salgılanan hormonları üretir. Diğer hipotalamus hücrelerinin ürettiği hormonlar, portal damarlar aracılığıyla **anteriyör hipofize** giderek belirli bazı hormonların salınmasını ya engellerler ya da uyarırlar.
- **Posteriyör hipofizden** salınan iki hormon, endokrin olmayan dokuları doğrudan etkiler. **Oksitosin**, rahim kasılmalarını ve meme bezlerinden süt salgılanmasını uyarır. **Antidiüretik hormon** (ADH), böbreklerde su geri emilimini artırır.
- Anteriyör hipofiz hormonları sıklıkla aşamalı akış özelliğindedirler. Tirotropin, ya da tiroit uyarıcı hormon (TSH) söz konusu olduğunda, TSH salgılanması, tirotropin-salgılatıcı hormon (TRH) tarafından düzenlenir. Bunun karşılığında TSH, **tiroit bezini** uyararak, iyot içeren T_3 ve T_4 hormonlarının bir karışımı olan **tiroit hormonunun** salgılanmasını sağlar. Tiroit hormonu, metabolizmayı uyarır ve gelişmeyi sağlar.
- Hormonlar, evrim sürecinde bazen farklı türlerde belirgin roller üstlenirler. **Prolaktin**, memelilerde süt üretimini uyarırken, omurgalılar arasında değişik etkiler gösterir. **Melanosit-uyarıcı hormon** (MSH), bazı omurgalılarda deri pigmentasyonunu, memelilerde ise yağ metabolizmasını etkilemektedir.
- Prolaktinin ve MSH'nin endokrin olmayan hedefleri etkilemesine karşın, çoğu anteriyör hipofiz hormonu tropik olup, endokrin dokular ya da hormon salgısını düzenleyen bezler üzerinde etkilidir. Anteriyör hipofizin **tropik hormonları**, TSH, **folikül uyarıcı hormon** (FSH), **luteinize edici hormon** (LH) ve **adrenokortikotropik hormon**dur (ACTH). **Büyüme hormonunun** (GH), hem tropik hem de tropik olmayan etkileri vardır. Büyümeyi doğrudan etkiler, çeşitli metabolik işlevleri vardır ve diğer dokular tarafından büyüme faktörlerinin üretimini uyarır.

? *Hangi ana endokrin organlar hipotalamus ve hipofizden bağımsız olarak düzenlenirler? Açıklayınız.*

KAVRAM 45.4

Endokrin bezler homeostasis, gelişim ve davranışın düzenlenmesindeki çeşitli uyarılara tepki verir (s. 989-993)

- **Paratiroit bezleri** tarafından salgılanan **paratiroit hormonu** (PTH), kemiklerden kana Ca^{2+} bırakılmasını ve böbreklerde Ca^{2+}'un geri emilmesini sağlar. PTH, ayrıca böbrekleri uyararak, bağırsaklarda besinlerden Ca^{2+} alınmasını artıran D vitamininin etkinleştirilmesini gerçekleştirir. Tiroit tarafından salgılanan **kalsitonin**, kemik ve böbreklerde PTH'nın ters etkisini gösterir. Kalsitonin, insan dışındaki bazı omurgalıların erişkin bireylerinde kalsiyum homeostasisi için önemlidir.
- Strese tepki olarak, adrenal medulladaki nörosekresyon hücreleri **epinefrin** ve **norepinefrin** salgılayarak, farklı dövüş ya da kaç tepkilerini oluşturur. Adrenal korteksin salgıladığı kortizol gibi **glukokortikoidler**, glukoz metabolizması ve bağışıklık sistemini, aldosteron gibi **mineralokortikoidler** ise, tuz ve su dengesini düzenler.
- Adrenal korteks az oranda seks hormonu salgılasa da, gonadlar – testis ve yumurtalıklar – vücudun çoğu eşey hormonlarını salgılarlar. Her üç tip –**androjenler**, **östrojenler** ve **progestinler** – hormon da, hem erkek hem de dişilerde, ancak farklı oranlarda bulunurlar.
- Beyinde yer alan **epifiz bezi**, üreme ve uyku ile ilgili biyolojik ritim işlevlerini üstlenen **melatonini** salgılar. Melatonin salınması, beynin biyolojik saat olarak görev yapan SCN bölgesi tarafından kontrol edilir.

? *ADH ve epinefrin, kana salındıklarında hormon olarak, nöronlar arasındaki sinapslar içine salındıklarında ise nörotransmitter olarak davranmaktadırlar. Bu iki molekülü üreten endokrin bezler arasındaki benzerlik nedir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir?*
   a. Hormonlar dolaşım sistemi aracılığıyla hedef hücrelere giden kimyasal habercilerdir.
   b. Hormonlar homeostasisi çoğunlukla antagonistik işlevler yoluyla düzenlerler.
   c. Aynı kimyasal sınıfa ait hormonlar genelde aynı işleve sahiptir.

d. Hormonlar genelde endokrin bezlerde yer alan özelleşmiş hücrelerden salgılanırlar.
e. Hormonlar genelde geri bildirim döngüleri aracılığıyla düzenlenirler.

2. Aşağıdakilerden hangisi homeostasisi kontrol eden antagonistik hormonlara bir örnektir?
a. Kalsiyum dengesinde tiroksin ve paratiroit hormon.
b. Glukoz metabolizmasında insülin ve glukagon.
c. Eşeysel farklılaşmada progestinler ve östrojenler.
d. Dövüş ya da kaç davranışlarında epinefrin ve norepinefrin.
e. Süt üretiminde oksitosin ve prolaktin.

3. Lokal düzenleyiciler olan büyüme faktörleri:
a. anteriyör hipofiz tarafından üretilirler.
b. kemik ve kıkırdak büyümesini uyaran farklılaşmış yağ asitleridir.
c. kanser hücrelerinin yüzeyinde yer alır ve anormal hücre bölünmesini uyarırlar.
d. hücre yüzey reseptörlerine bağlanır ve hedef hücrelerin büyüme ve gelişmelerini uyarırlar.
e. sinir hücreleri arasında mesaj iletirler.

4. Hangi hormon işlevi ile *yanlış* eşleştirilmiştir?
a. Oksitosin-doğum sırasında rahim kasılmalarını uyarır
b. Tiroksin-metabolik süreçleri uyarır
c. İnsülin-karaciğerde glikojen yıkımını uyarır
d. ACTH-adrenal korteks tarafından glukokortikoidlerin salınmasını uyarır
e. Melatonin-biyolojik ritimleri, mevsimsel üremeyi etkiler

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Steroid ve peptid hormonlarının tipik ortak noktası hangisidir?
a. Sentezlendikleri yapı taşları.
b. Hücre zarlarında çözünür olmalar.
c. Kan dolaşımıyla taşınmalarının gerekliliği.
d. Reseptörlerinin yerleşim yerleri.
e. Hücredeki sinyal iletimine dayanmaları.

6. Aşağıdakilerden hangisi iyot düzeyi normal olan bir hastanın hipotiroidizmi olmasını en iyi açıklamaktadır?
a. T_3 üretiminin T_4 den fazla olması.
b. TSH'ın az salgılanması.
c. TSH'ın fazla salgılanması.
d. MSH'ın fazla salgılanması.
e. Tiroidin kalsitonin salgısında azalma.

7. Karbonhidratça zengin bir tabak hamur işi yedikten sonra kanınızdaki hormon düzeylerini ölçtünüz. Yemekten önceki değerlerle kıyaslandığında hangi sonuçları beklersiniz?
a. Yüksek insülin, düşük glukagon.
b. Düşük insülin, düşük glukagon.
c. Yüksek insülin, yüksek glukagon.
d. Düşük insülin, yüksek glukagon.
e. Düşük insülin, değişmemiş glukagon.

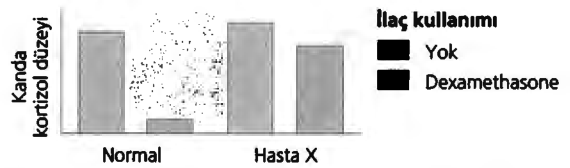
8. Böcek hormonları ekdisteroid ve PTH arasındaki ilişki hangisine bir örnektir?
a. Endokrin ve sinir sistemleri arasındaki ilişki.
b. Pozitif geri bildirimle sağlanan homeostasis.
c. Peptid kaynaklı hormonların steroid hormonlara göre nasıl daha geniş kapsamlı etkileri olduğu.
d. Antagonistik hormonlarca sağlanan homeostasis.
e. Bir hormon reseptörünün rekabete dayalı engellenmesi.

9. **ÇİZİNİZ** Memelilerde, meme bezleri tarafından süt üretimi, prolaktin ve prolaktin salgılatıcı hormon ile kontrol edilir. Bu yolun basit bir şemasını, bezler, dokular, hormonlar, hormon hareket yolları ve etkilerini gösterecek şekilde çiziniz.

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
Steroid ve tiroit hormonları tarafından kullanılan hücre içi reseptörler yapısal olarak o denli benzeşirler ki, hepsi proteinlerin "süper ailesinin" birer ferdi sayılırlar. Bu reseptörleri kodlayan genlerin nasıl evrimleştiğine dair bir hipotez öneriniz. (*İpucu:* Bakınız Şekil 21.13). DNA sekans verilerine dayanarak hipotezinizi nasıl test edersiniz?

11. **BİLİMSEL SORGU**
Kronikleşmiş yüksek düzeydeki glukokortikoidler, obezite, kas zayıflığı ve depresyon gibi belirtilerle kendini gösteren Cushing sendromuna neden olabilir. Hipofiz ya da adrenal bezin aşırı etkinliği buna yol açabilir. Belirli bir hastada hangi bezin anormal etkinlik gösterdiğini saptamak için doktorlar, ACTH salınmasını engelleyen sentetik bir glukokortikoid olan dexamethasone kullanmaktadırlar. Grafiğe göre, X hastasında hangi bez etkilenmiştir?



KONU HAKKINDA YAZINIZ

12. **Çevresel Etkileşimler** Bir hayvanın çevresindeki değişimlere tepkilerinde hormonların rolünü tartışmak için özgül örnekler vererek kısa bir deneme (100-150 kelimelik) yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
BioFlix Özel Ders Homeostasis: Kan Şekerini Düzenleme
Özel Ders Endokrin ve Sinir Sistemlerinin Eşgüdümü
Aktiviteler Steroid Hormon Etkinliği • Peptid Hormon Etkinliği • Endokrin Sistem Anatomisi • İnsan Endokrin Bezleri ve Hormonları • Hedef Hücrelere Hormonların Etkileri • Discovery Kanalı Videosu: Endokrin Sistem
Sorular Öğrencilerin Yanlış Anladıkları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

2. E-Tekst
Kitabınızı online okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, metni işaretleyiniz, ve daha fazlası.

3. Çalışma Alanı
Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

46 Hayvan Üremesi



▲ Şekil 46.1 **Bu iki deniz tavşanı aynı zamanda hem dişi hem erkek nasıl olabilmektedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

46.1 Hayvanlar aleminde hem eşeysiz hem de eşeyli üreme vardır
46.2 Döllenme aynı türün sperm ve yumurtalarını bir araya getiren mekanizmalara dayanır
46.3 Üreme organları gametleri üretir ve nakleder
46.4 Tropik ve eşey hormonlarının karşılıklı etkileşimi memelilerde üremeyi düzenler
46.5 Plasentalı memelilerde, embriyo tüm gelişimini annenin rahminde tamamlar

GENEL BAKIŞ

Eşeyli Üreme İçin Eşini Bulmak

Şekil 46.1'deki deniz tavşanları ya da kabuksuz salyangozlar (*Nembrotha rutilans*), çiftleşmektedir. Rahatsız edilmedikleri takdirde, bu deniz yumuşakçaları saatler boyu bir arada kalacaklardır. Spermler aktarılacak ve yumurtalar döllenecektir. Birkaç hafta sonra, eşeyli üreme tamamlanacaktır. Yeni bireyler dünyaya gelecek; fakat hangi ebeveyn annedir? Yanıt basit fakat beklenmediktir: her ikisi de. Aslında, her deniz tavşanı hem yumurta *hem de sperm* oluşturur.

Biz insanlar olarak, üremeyi, erkek ve dişi bireylerin çiftleşmesi ve spermlerle yumurtanın kaynaşması olarak düşünme eğilimindeyiz. Ancak, hayvan üremesi birçok şekilde olabilir. Bazı türlerde, bireyler cinsiyetlerini yaşamları içinde değiştirebilmektedir; deniz tavşanları gibi diğer bazılarında, bir birey hem erkek hem dişidir. Kendi yumurtalarını dölleyebilen hayvanlar olduğu gibi, hiçbir eşey olmadan üreyebilenler de vardır. Bal arıları gibi bazı türlerde, büyük bir populasyonda sadece birkaç birey üremektedir.

Bir populasyonun bireylerinin öncekilerden daha fazla yaşaması, üreme ile olasıdır. Bu bölümde, hayvanlar aleminde evrimleşmiş olan çeşitli mekanizmaları karşılaştıracağız. Daha sonra, özellikle insanlar olmak üzere memeli üremesini ayrıntılı olarak inceleyeceğiz. Embriyo gelişimini bir sonraki bölüme bırakarak üremenin fizyolojisini, daha çok ebeveynlerin açısından göreceğiz.

KAVRAM **46.1**

Hayvanlar aleminde hem eşeysiz hem de eşeyli üreme vardır

Hayvanların üremesinde iki yol vardır-eşeyli ve eşeysiz. **Eşeyli üremede**, haploid gametlerin kaynaşması, **zigot** adı verilen diploid bir hücre oluşturur. Zigottan oluşan bir hayvan, mayoz bölünme ile (bakınız Şekil 13.8) gametler oluşturur. Dişi gamet olan **yumurta**, hareketsiz ve büyük bir hücredir. Erkek gamet olan **sperm** ise, genelde çok daha küçük ve hareketlidir. **Eşeysiz üreme**, yumurta ve sperm kaynaşması olmadan yeni bireylerin oluşmasıdır. Çoğu eşeysiz hayvanda, üreme tümüyle mitotik hücre bölünmesine dayanır.

Hayvanların büyük çoğunluğu için üreme, öncelikli olarak ya da sadece eşeylidir. Ancak, sadece dişi bireylerden oluşan türlerde olduğu gibi, bazı türlerde üreme öncelikle eşeysizdir. Bunların arasında, mikroskobik bdelloid rotiferler (bakınız s. 677) ve birazdan tartışacağımız kamçı kuyruklu kertenkele (*Aspidoscelis*) yer almaktadır.

Eşeysiz Üremenin Mekanizmaları

Eşeysiz üremenin bazı tipleri sadece omurgasızlarda bulunur. Bunlardan biri, ebeveyn organizmanın yaklaşık olarak eşit büyüklükte iki bireye ayrılması olayı olan **fizyondur** (**Şekil 46.2**). Omurgasızlar arasında yaygın olan bir diğer eşeysiz üreme şekli, mevcut bireylerden dışarıya doğru gelişen çıkıntıların yeni bireyleri oluşturması olan **tomurcuklanmadır** (bakınız Şekil 13.2). Örneğin, taş mercanlarında oluşan tomurcuklar, ebeveyne bağlı olarak kalmaktadır. Sonuçta, birbirine bağlı binlerce bireyden oluşan 1 m'den daha geniş bir koloni ortaya çıkmaktadır. Eşeysiz üremenin bir



▲ **Şekil 46.2 Bir deniz anemonunda (*Anthopleura elegantissima*) eşeysiz üreme.** Bu fotoğrafın merkezindeki büyük birey, bir eşeysiz üreme şekli olan ikiye bölünme geçirmektedir. Ebeveyn yaklaşık iki eşit yarıya ayrıldığında iki daha küçük birey oluşacaktır. Her yavru, ebeveynle aynı genetik kopyaya sahip olacaktır.

başka tipi ise içlerinde süngerlerin de yer aldığı bazı omurgasızların salmış oldukları özel hücre gruplarından yeni bireylerin gelişebilmesidir.

Eşeysiz üremenin başka bir süreci, iki basamaktan oluşmaktadır: vücudun birkaç parçaya bölünmesi olan *parçalanma*, ve onu izleyen, kaybedilmiş vücut kısımlarının yeniden oluşturulması olayı olan *rejenerasyon*. Eğer birden fazla parça büyüyüp tam bir hayvana gelişecek olurlarsa, net etki çoğalmadır. Örneğin, belirli halkalı solucanlar, vücutlarını birkaç parçaya ayırabilmekte, sonra bir haftadan daha kısa sürede her parça ayrı bir birey oluşturmaktadır. Çok sayıda sünger, Cnidaria üyeleri, poliketler ve tulumlular parçalanma ve rejenerasyonla da çoğalmaktadırlar.

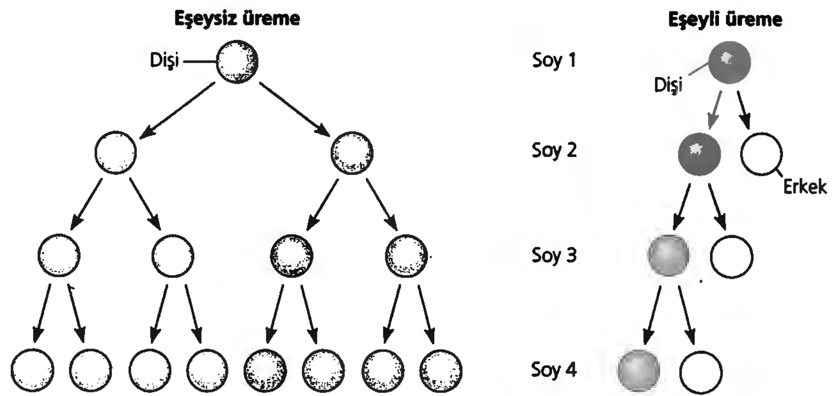
Partenogenez, bir yumurtanın döllenmeden geliştiği eşeysiz bir üremedir. Omurgasızlar arasında partenogenez, bazı arı türlerinde, eşek arılarında ve karıncalarda yer almaktadır. Soylar haploid ya da diploid olabilir. Eğer haploid ise, yavrular, mayoz geçirmemiş yumurta ya da sperm üreten erginlere gelişmektedirler. Bal arılarında, erkekler partenogenez ile oluşmuş fertil haploid erginlerdir. (Bunun tersine, kısır olan işçi arılar ve fertil olan kraliçe de dahil olmak üzere tüm dişi arılar, döllenmiş yumurtalardan oluşmuş diploid erişkinlerdir.) Omurgalılar arasında partenogenez, yaklaşık olarak her bin türün birinde gözlenmektedir. Yakın zamanda, hayvanat bahçesi görevlileri bir Komodo ejderinde ve bir çekiç başlı köpekbalığında partenogenezi gözlemlemiştir. Her iki olguda da, dişiler türlerinin erkeklerinden tamamen ayrı tutuldukları halde yavru oluşturmuşlardır.

Eşeyli Üreme: Evrimsel Bir Gizem

EVRİM Eşey, üreme başarısını ya da hayatta kalma şansını artırmalıdır; aksi taktirde hızla ortadan kalkacaktır. Bunun nedenini anlamak için, bir hayvan populasyonundaki dişilerin yarısının eşeyli, diğer yarısının da eşeysiz çoğaldığını varsayalım (**Şekil 46.3**). Her dişinin sabit sayıda, iki yavru oluşturduğunu düşünelim. Eşeysiz bir dişinin her iki yavrusu da dişi olup, onlar da doğurgan iki dişi oluşturacaklardır. Bunun tersine, eşeyli dişilerin yavrularının yarısı erkek olacaktır. Eşeyli yavruların sayısı, her kuşakta aynı sayıda kalacaktır; çünkü üreme için hem erkek ve hem de dişi gereklidir. Böylece, eşeysiz üremenin frekansı her nesilde artacaktır. Yine de, bu "iki kat artışa" karşın, eşeysiz olarak da üreyebilen hayvan türlerinde bile eşey korunmuştur.

Eşey hangi avantajı sağlamaktadır? Bunun yanıtı çok açık değildir. Çoğu hipotez, mayotik rekombinasyon ve döllenme sırasında oluşan, ebeveynlere ait genlerin ender bileşimleri üzerine odaklanmaktadır. Değişik genotiplere sahip yavrular oluşturmakla eşeyli üreme, patojenler gibi çevresel etkenler hızla değiştiğinde, ebeveynlerin üreme başarısını artırabilmektedir. Bunun tersine, durağan çevrelerde ise eşeysiz üreme çok daha elverişli olmaktadır; çünkü, başarılı olmuş genotipleri aynen korunmaktadır.

Eşeyli üreme sonucu oluşmuş benzersiz gen kombinasyonlarının avantajlı olabileceğinin birkaç nedeni vardır. Bunlardan biri, rekombinasyonla oluşan yararlı gen kombinasyonlarının adaptasyonu hızlandırabileceğidir. Bu fikir açık ve net olmasına karşın, teorik avantaj, eğer yararlı mutasyonlar yüksek ve populasyon büyüklüğü küçükse önem kazanmaktadır. Diğer bir görüş de, eşeyli üreme sırasında genlerin karışmasının, populasyonun zararlı genlerden kur-



▲ **Şekil 46.3 Eşeyin "üreme dezavantajı".** Bu çizimler, dişileri (mavi küreler) dört soy boyunca eşeyli üremeyle eşeysiz üreme açısından kıyaslamakta ve her dişi için iki yavrunun sağ kaldığını varsaymaktadır. Eşeysiz üreyen populasyon, eşeyli üreyene göre daha hızlı büyümektedir.

tulmasını kolaylaştırmasıdır. Bunları ve diğer hipotezleri test eden çalışmalar birçok laboratuvarda sürdürülmektedir.

Üreme Döngüleri

Çoğu hayvan, üreme faaliyeti ile ilgili döngülerini mevsim değişikliklerine göre sergiler. Bu yolla, hayvanlar kaynaklarını korur ve sadece çevresel koşullar yavruların yaşamlarını sürdürebileceği en uygun özellikteyken ürerler. Örneğin, koyunların üreme döngüsü 15-17 gün sürmektedir. Olgun yumurtaların bırakılması olan **ovulasyon**, her döngünün ortasında gerçekleşir. Bir koyunun döngüsü, genelde sadece sonbaharda ve kış başında oluşur ve gebelik süresi 5 aydır. Böylece çoğu kuzu, yaşama şanslarının en yüksek olacağı ilkbaharda dünyaya gelir. Üreme döngüleri hormonlar tarafından kontrol edilir ve onları da çevresel etkiler yönlendirir. Başlıca çevresel etkiler, gün uzunluğunun değişmesi, mevsimsel sıcaklıklar, yağmurlar ve ay döngüleridir.

Üreme için mevsimsel sıcaklıkların önemli olması nedeniyle, iklim değişiklikleri üreme başarısını azaltabilmektedir. Danimarkalı araştırıcılar, karibu (vahşi ren geyiği) üzerinde böyle bir etkiyi gözlemlemiştir. Karibular, ilkbaharda otlaklara göç ederek beslenmekte, doğurmakta ve yavrularına bakmaktadırlar (**Şekil 46.4**). Gün ışığı süresindeki değişimler, göçü tetiklemekte, bu sırada da sıcaklıklardaki mevsimsel artışlar tundra buzlarının çözülmesine ve bitkilerin yeşermesine yol açmaktadır. 1993'ten önce, karibuların otlaklara gelmesi, otların besleyici ve kolay sindirilebilir olduğu kısa döneme rastlamaktaydı. 1993 ile 2006 arasında, otlaklardaki ortalama ilkbahar sıcaklıkları 4°C'den fazla artarak, bitkilerin iki hafta önce yeşermesine yol açmıştı. Gün uzunluğu, mevsimsel değişiklikten etkilenmediğinden, karibuların göç



▲ **Şekil 46.4 Anne karibu (*Rangifer tarandus*) ve yavrusu.** Yerküredeki iklim değişikliğine bağlı olarak ısınma sonucu, Batı Grönland çalışma alanındaki yavru karibuların sayısı dört katına ulaşmıştır.

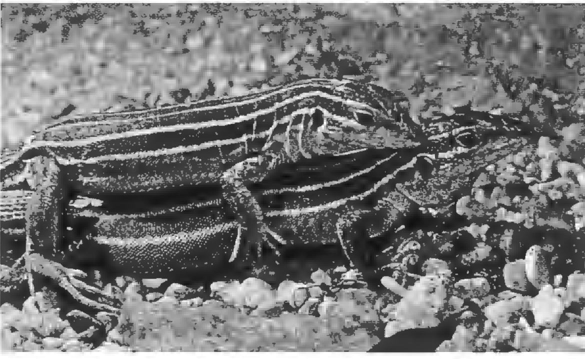
zamanı aynı kalmıştı. Sonuçta, karibuların doğurması ile bitki yeşermesi zamanları örtüşmemişti. Süt veren dişilerin yeterli beslenme olanağı bulamaması, karibu yavrulamasında % 75'lik bir azalmaya neden olmuştur.

Üreme döngüleri, hem eşeyli hem de eşeysiz çoğalan hayvanlar arasında da görülmektedir. Örneğin, bir supiresini (*Daphnia* cinsi) ele alalım. Bir *Daphnia* dişisi, iki tip yumurta oluşturabilir. Bir tip, gelişmek için döllenme gerektirir, ancak diğeri partenogenezle gelişebilmektedir. Eşeysiz üreme, çevresel koşullar uygun olduğunda gerçekleşirken, eşeyli üreme zorlayıcı koşullarda oluşmaktadır. Sonuçta, eşeyli ve eşeysiz üreme arasındaki geçiş, kabaca mevsimlerle bağlantılıdır.

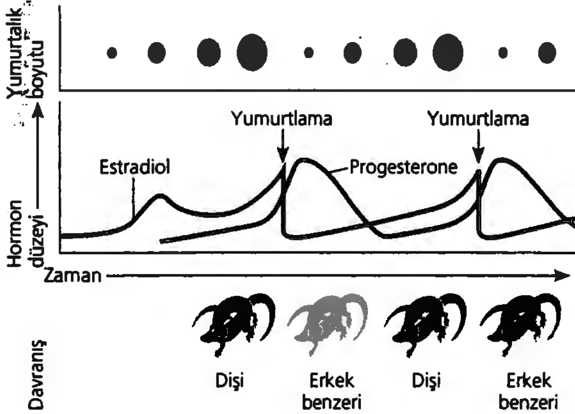
Sadece eşeysiz üreyen hayvanlar arasında çok farklı bir tip üreme döngüsü bulunmaktadır. Bazı balık, amfibi ve sürüngen cinslerinde, mayozdan sonra kromozomların iki katına çıkması sonucu diploid yavrular oluşturan karmaşık bir tip partenogenez gerçekleşmektedir. Bunların arasında, *Aspidoscelis* cinsine ait yaklaşık 15 tane kamçı kuyruklu kertenkele türü bulunmaktadır. Erkek birey olmamasına karşın, kur yapma ve çiftleşme davranışları, aynı cins içerisindeki eşeyli türlerinkiyle aynıdır. Üreme mevsiminde çift oluşturmuş dişilerden biri, erkeği taklit eder (**Şekil 46.5a**). Mevsim boyunca, çiftin her bireyi dönüşümlü olarak erkek ve dişi rolü üstlenir. Bir birey, ovulasyondan önce dişilik hormonu estradiol yüksekken dişi davranışlarını benimser, ovulasyondan sonra ise progesteron artınca erkek davranışlarına geçer (**Şekil 46.5b**). Hormon döngüsünün kritik zamanında eğer birey çiftleşme hareketi yapmışsa, ovulasyonun olma olasılığı yüksektir; izole edilmiş kertenkeleler, çiftleşme hareketleri yapanlara oranla daha az yumurta oluşturmaktadırlar. Bu gözlemler, partenogenetik kertenkelelerin iki eşeye sahip olanlardan evrimleştiğini ve en yüksek üreme başarısını gösterebilmeleri için belli bazı cinsel uyarılara gereksinim duydukları hipotezini desteklemektedir.

Eşeysel Üreme Tiplerindeki Varyasyonlar

Birçok hayvan için, eşeyli üreme amacıyla bir eş bulmak zorlayıcı olabilmektedir. Bazı türlerin evrimi boyunca, bu tip zorlukları aşmak için – erkek ve dişi bireyler arasındaki kesin farklılıkları belirsizleştirerek – yeni adaptasyonlar oluşmuştur. Bu tip bir adaptasyon, kaya midyesi (Cirripedia) gibi sesil (hareketsiz) ve yassı solucan gibi bazı parazit hayvanlar arasında görülmektedir. Hareketsiz olduklarından bu hayvanların eş bulabilme fırsatları çok sınırlıdır. Bu soruna evrimsel bir çözüm, her bireyin hem erkek hem de dişi üreme sistemine sahip olması anlamındaki, **hermafroditizmdir** (*hermafrodit* terimi, Yunan tanrı ve tanrıçası olan Hermes ve Afrodit isimlerinden gelmektedir). Her hermafrodit, hem erkek hem de dişi olarak ürediğinden, *herhangi* iki birey çiftleşebilmektedir. Şekil 46.1'deki deniz tavşanlarında görüldüğü gibi, çiftleşme sırasında her hayvan hem sperm vermekte hem de almaktadır. Bazı türlerde, hermafroditler kendilerini



(a) Bu fotoğraftaki her iki kertenkele de *A. uniparens* dişisidir. Üstte olan erkek rolü oynamaktadır. Üreme mevsiminde her iki ya da üç hafta bireyler eşeysel rollerini değişirler.



(b) *A. uniparens*'in cinsel davranışı, eşey hormonlarınca yürütülen yumurtlama döngüsüyle örtüştürülmüştür. Estradiolün kandaki düzeyi artınca, yumurtalıklar büyümekte ve kertenkele bir dişi gibi davranmaya başlamaktadır. Yumurtlamadan sonra, estradiol düzeyi hızla düşmekte, progesteron ise artmaktadır; bu hormon düzeyleri ile erkek davranışı sergilemek, örtüşmektedir.

▲ **Şekil 46.5 Partenogenetik kertenkelelerde cinsel davranış.** Çöl-çayır kamçı kuyruklu kertenkelesi (*Aspidoscelis uniparens*) hepsi dişilerden oluşmuş bir türdür. Bu sürüngenler döllenmemiş bir yumurtanın gelişmesi olan partenogenez ile ürerler. Yine de, yumurtlama çiftleşme davranışı ile uyarılır.

dölleme yeteneğine sahip olup, eşe gereksinim duymayan bir eşeyli üreme sergilemektedirler.

Mercan resiflerinde yaşayan mavi başlı ördekbalığının (*Thalassoma bifasciatum*), oldukça farklı bir eşeyli üreme yapması nedeniyle üzerinde çok araştırma yapılmıştır. Bu balıklar, bir erkek ve birkaç dişiden oluşan haremler halinde yaşamaktadırlar. Tek erkek ölürse, eşeyli üreme şansı yok olacaktır. Bu durumda, bir dişi ördek balığı cinsiyetini değiştirir. Değişime uğramış dişi, bir hafta içerisinde, artık yumurta yerine sperm üretir hale gelir. Araştırıcılar, değişime uğrayan dişinin haremdeki en iri (ve genellikle en yaşlı) dişi olduğunu gözlemlemişlerdir. Bu, mavi başlı ördekbalığının evriminde hangi avantajı sağlamıştır? Haremi dışardan gelecek tehlikelere karşı savunan erkek olduğundan, başarılı bir üreme için iri yapı, dişilerden çok erkekler için önemlidir.

Bazı istiridye türleri de cinsiyet değişimi geçirir. Bu durumda, bireyler önce erkek olarak daha sonra da boyutları en iriyken, dişi olarak ürerler. Üretilen gamet sayısı genelde boyutlarla paralel arttığından, bu yöndeki bir cinsiyet değişikliği fazla sayıdaki gameti garantiler. Sonuçta, üreme başarısı artmış olur: İstiridyeler hareketsiz hayvanlar olduğundan ve çiftleşmek yerine gametlerini çevrelerindeki suya bıraktıklarından, çok sayıda gamet daha çok yavru demektir.

KAVRAM KONTROLÜ 46.1

1. Eşeysiz ve eşeyli üremenin olumlu ve olumsuz yönlerini kıyaslayınız.
2. Partenogenez, diğer zamanlarda eşeyli çoğalan hayvanların en sık uyguladığı eşeysiz bir üremedir. Partenogenezin hangi özelliği bu durumu açıklar?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir hermafrodit kendisini döllerse, yavru ebeveynin aynısı mı olur? Açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Bitki üremesinde hangi örnekler hayvanlardaki eşeysiz üremeyle en çok benzeşir? (bakınız Kavram 38.2, s. 812).

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 46.2

Döllenme aynı türün sperm ve yumurtalarını bir araya getiren mekanizmalara dayanır

Sperm ve yumurtanın birleşmesi – **döllenme** – dışarıda ya da içerde olabilir. **Dış döllenme** yapan türlerde, dişi yumurtalarını çevreye bırakır, erkek de onları döller. Diğer türlerde **iç döllenme** olup, sperm dişinin üreme kanalı içine ya da yakınına bırakılır, döllenme kanal içinde gerçekleşir. (Döllenmenin hücresel ve moleküler ayrıntılarını Bölüm 47'de inceleyeceğiz.)

Dış döllenmede, gametlerin kurumaması ve spermlerin yumurtaya yüzebilmeleri için hemen her zaman nemli bir ortam gerekmektedir. Birçok sucul omurgasız, yumurta ve spermlerini dış ortamlarına bırakmakta ve ebeveynlerin hiçbir fiziksel teması olmadan döllenme gerçekleşmektedir. Ancak, zamanlama çok önemli olup, yumurta ve spermlerin birbirini bulması gerekmektedir.

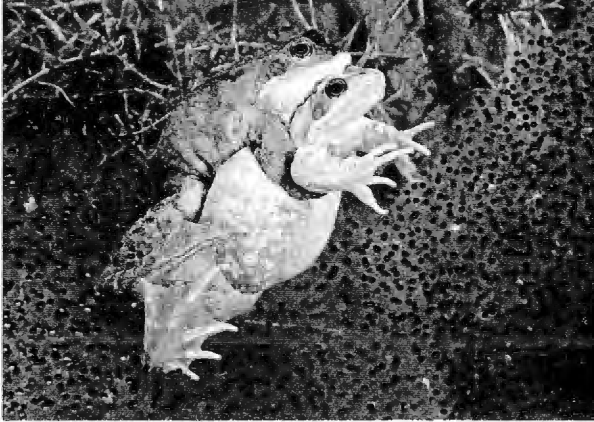
Dış döllenme yapan bazı türlerde, aynı ortamda toplanmış bireyler gametlerini, *yumurta dökmek* olarak tanımlanan bir süreçle, eşzamanlı olarak suya bırakmaktadırlar. Bazı durumlarda, bir bireyin gametlerini bırakırken ürettiği kimyasal uyarıcılar, gametlerini bırakmaları için diğerlerini tetiklemektedir. Bazen de, sıcaklık ya da gün uzunluğu gibi

çevresel faktörler, tüm populasyonun gametleri bir seferde bırakmalarını sağlamaktadır. Örneğin, Güney Pasifik mercan resiflerine özgü palolo solucanı, yumurta dökme zamanını hem mevsime hem de ayın döngüsüne göre ayarlamaktadır. İlkbaharda, ay son dördündeyken palolo solucanları ikiye bölünerek, kuyruklarında sperm ve yumurtalarla dolu bölümü serbest bırakmaktadırlar. Bu paketler okyanus yüzeyine yükselerek patlamakta ve yüzeye yayılan gametlerin sayısı nedeniyle deniz sütlü bir görünüme bürünmektedir. Spermler, yüzmekte olan yumurtaları hızla döllemekte ve saatler içinde palololarn yılda bir kez olan bu üreme çılgınlığı tamamlanmaktadır.

Bir populasyonda dış döllenme eşzamanlı olmadığı zaman, bireyler, bir dişinin yumurtalarının bir erkek tarafından döllenmesini sağlayan özgül çiftleşme davranışları sergileyebilirler (**Şekil 46.6**). Bu "kur yapma" davranışının iki yararı vardır: Eş seçmeye olanak tanır (bakınız Bölüm 23) ve hem spermlerin hem de yumurtaların bırakılmasını tetikleyerek, başarılı bir döllenme olasılığını artırır.

İç döllenme, spermin yumurtaya çevre koşulları kuru bile olsa, etkin bir şekilde ulaşmasını sağlayan bir adaptasyondur. Bu, çiftleşmeyle sonuçlanan ortak bir çalışmayı olduğu kadar, karmaşık ve işlevle uyumlu üreme sistemini de gerektirir. Erkek çiftleşme organı spermi iletir, dişi üreme kanalı ise spermi depolayıp, olgun yumurtalara iletecek yapıya sahiptir.

Döllenme nasıl olursa olsun, çiftleşen hayvanlar, aynı türün diğer bireylerinin fizyoloji ve davranışlarını etkileyen *feromon* adlı kimyasalları salgılayabilirler. Feromonlar, küçük, suda çözünen ya da uçucu moleküller olup, çevreye dağılarak hormonlar gibi çok az miktarlarda da aktiftirler (bakınız Bölüm 45). Birçok feromon, erkek eşleri çekme görevi yapan ve bazı dişi böceklerin bir mil uzaktan bile erkeklerin onları fark etmesini sağlayan etkiye sahiptir (Çiftleşme davranışlarını ve feromonları Bölüm 51'de tartışacağız.)



▲ **Şekil 46.6 Dış döllenme.** Amfibilerin birçok türü dış döllenme ile ürer. Bu türlerin çoğunluğunda, davranışsal adaptasyonlar, dişi yumurtladığında erkeğin orada olmasını sağlar. Burada, bir dişi kurbağa (altta) erkek tarafından yakalanmaya yanıt olarak yumurtalarını bırakmaktadır. Erkek de aynı anda spermini bırakmakta (görülmemekte) ve dış döllenme su içinde gerçekleşmektedir.

Yavruların Hayatta Kalmalarını Garantileme

İç ve dış döllenme birçok tür açısından karşılaştırılınca, iç döllenmenin tipik olarak daha az gamet oluşumu sağladığı, ancak sağ kalan zigot sayısının daha fazla olduğu ortaya çıkmaktadır. Zigotların sağ kalması bir bakıma, içeride döllenen yumurtaların avcılardan uzak kalmasındandır. Ancak, iç döllenme sıklıkla embriyolara daha iyi koruma sağlayan mekanizmaların varlığı ve yavruların gördüğü bakım ile de ilgilidir. Örneğin, birçok karasal hayvan türünün içeride döllenen yumurtaları, dışarıdaki gelişimleri sırasında onları su kaybından ve fiziksel hasarlardan koruyan adaptasyonlar sergiler. Kuşlar ve diğer sürüngenlerin olduğu kadar Monotremata üyelerinin (yumurtlayan memeliler) zigotları, kalsiyum ve protein içeren kabuklar ve birkaç tabaka iç zar ile çevrilidir (bakınız Şekil 34.25). Bunun tersine, balık ve amfibilerin döllenmiş yumurtaları sadece jelatinimsi bir kılıf içinde olup, iç zar içermezler.

Bazı hayvanlar, koruyucu bir kabuk salgılamaktansa, embriyoyu gelişiminin belli bir süresince dişinin üreme kanalında tutmayı tercih eder. Kanguru ve opossumlar gibi keseli memelilerin embriyoları, rahimde çok kısa bir süre bulunurlar; daha sonra sürünerek dışarı çıkar ve geri kalan fetal dönemlerini annenin kesesindeki memeye asılı durumda tamamlarlar. Ancak, insanlar gibi Eutheria (plasentalı) grubuna ait memelilerin embriyoları, fetal gelişmenin tümü boyunca rahimde kalırlar. Orada, geçici bir organ olan plasenta yoluyla annenin kanıyla beslenirler. Bazı balık ve köpekbalıklarının embriyoları da gelişimlerini içerde tamamlasalar da, tipik olarak anne ve embriyo arasında beslenme işlevi yapan bir bağ bulunmaz.

Bir yavru kartal, yumurtadan çıkınca ya da insan doğunca, yeni doğan bağımsız yaşayamaz. Bu nedenle erişkin kuşlar ve memeliler, yavrularını beslerler. Anne bakımı, tahmin edilenden çok daha fazla yaygındır. Örneğin, yavrularına bakan çok sayıda omurgasız bulunur (**Şekil 46.7**). Omurgalılar arasında, Avustralya'daki bazı kurbağalar (*Rheobatrachus* cinsi), 1980'lerde soylarının tükenmesi öncesinde, ender rastlanan bir örneği oluşturmaktaydılar. Dişi kurbağa, üreme sırasında, yavrularını (iribaş) başkalaşım geçirip, ağzından erişkin kurbağalar olup dışarıya atlayıncaya dek midesinde taşımaktaydı.

Gametlerin Üretimi ve İletimi

Hayvanlardaki eşeyli üreme, yumurta ve spermlerin öncüleri olan bir takım hücrelere bağlıdır. Bu amaca yönelik bir grup hücre, embriyonun oluşumunda, vücut yapısı gelişmeden çok önce aktif olmayan bir şekilde hazır beklemektedir. Daha sonra, büyüme ve mitoz döngüleri bu hücreleri yu-

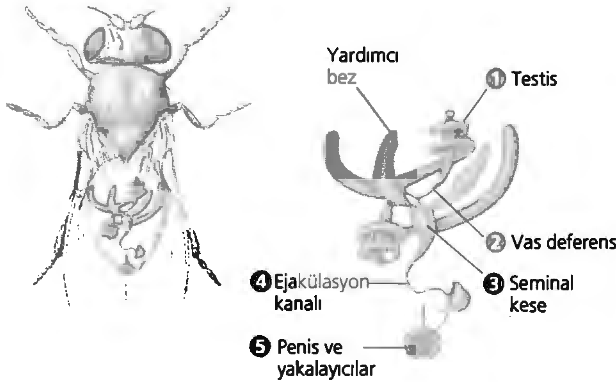
murta ya da sperm yapmak üzere çoğaltmakta ya da *amplifiye* etmektedir.

Hayvanlar, çoğaltılmış öncü hücrelerden gamet oluştururken ve onları döllenmeye hazırlarken, değişik üreme sistemlerini kullanırlar. En basit sistemlerde, gametleri oluşturan ayrı **gonadlar** bile yoktur; gonadlar, çoğu hayvanda gametleri üreten organlardır. Palolo ve diğer çoğu poliket solucanların (Şube Annelida), farklı eşeyleri olmasına karşın belirgin gonadları yoktur; onun yerine, yumurtalar ve spermler sölomu (vücut boşluğu) döşeyen farklılaşmamış hücrelerden gelişir. Gametler olgunlaşınca, vücut duvarından ayrılarak sölomu doldururlar. Türe bağlı olarak, olgun gametler boşaltım açıklığından dışarıya bırakılır ya da büyüyen yumurta kütlesi vücudun bir bölümünü yırtarak çevreye dökülür.

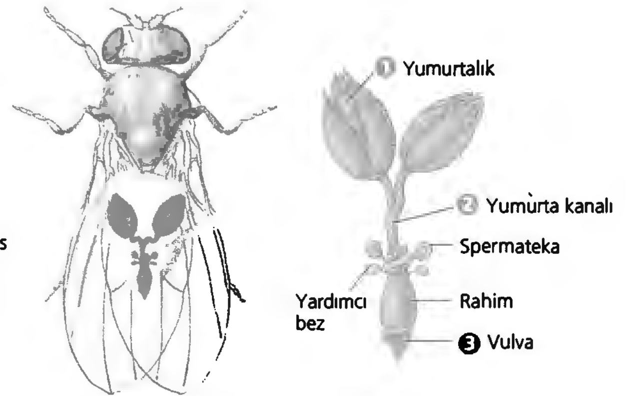
Daha ayrıntılı üreme sistemlerinde gametleri, bazen de gelişmekte olan embriyoları taşıyan, besleyen ve koruyan yardımcı tüpler ve bezler bulunur. Örneğin, çoğu böcek türü, gelişmiş üreme sistemleri olan ayrı eşeylere sahiptir (**Şekil 46.8**). Erkeklerde, spermler bir çift testiste gelişir ve kıvrımlı bir kanaldan geçerek, depolanmak üzere iki seminal keseye iletilir. Çiftleşme sırasında, spermler dişi üreme sistemine boşaltılır. Burada, yumurtalar bir çift yumurtalıkta gelişmekte ve kanallar aracılığıyla uterusa gönderilmektedirler. Yumurtalar uterusta döllenir ve daha sonra gelişmek üzere dışarıya bırakılırlar. Birçok böcek türünde, dişi üreme sisteminde **spermateka** denilen, bir yıl boyunca, bazı türlerde daha da uzun süreyle spermleri depolayan keseler bulunur.



▲ **Şekil 46.7 Bir omurgasızda ebeveyn davranışı.** Birçok diğer böcekle kıyaslandığında *Belostoma* cinsine ait dev su böcekleri görece daha az sayıda yavru oluşturmakta, ancak daha çok koruma sağlamaktadır. İç döllenmeden sonra dişi, döllenmiş yumurtalarını erkeğin sırtına yapıştırır (gösterilen). Erkek onları günlerce taşımakta; nemlendirmek, havalandırmak ve parazitlerden uzak tutmak için sıklıkla üzerlerine su serpmektedir.



(a) Erkek meyve sineği. Spermler testiste oluşur, kanallardan (vas deferens) geçer ve seminal veziküllerde depolanır. Erkek, spermle birlikte yardımcı bezlerin yaptığı sıvıyı da boşaltır. (Bazı böcek türlerinin erkekleri ve diğer eklembacaklıların çiftleşme sırasında dişileri yakaladıkları kıskaç benzeri çıkıntıları vardır.)



(b) Dişi meyve sineği. Yumurtalar, yumurtalıklarda oluşur ve kanallardan geçerek uterusa ulaşır. Çiftleşmeden sonra, sperm kısa kanallarla uterusa bağlanmış olan spermatekada depolanır. Dişi, depolanmış spermi uterusa ulaşan her bir yumurtayı döllemek için kullanır ve vulvadan dışarı atar.

▲ Şekil 46.8 **Böcek üreme sistemi anatomisi.** Yuvarlak içindeki numaralar sperm ve yumurta hareketlerinin sırasını göstermektedir.

Dişiler, spermatekadan spermleri sadece belirli uyarılara tepki olarak bıraktıklarından döllenme, embriyo gelişimi için en uygun koşullar varsa gerçekleşir.

Tüm omurgalı üreme sistemlerinin temel yapısı oldukça benzerdir, fakat bazı önemli farklılıklar da içerir. Memeli olmayan çoğu omurgalıda, sindirim, boşaltım ve üreme sistemlerinin dışarıya ortak olarak açıldığı ve muhtemelen tüm omurgalıların da atalarında var olmuş olan **kloak** adlı bir yapı bulunmaktadır. Bunun tersine, memeliler genelde kloak içermezler ve sindirim için ayrı bir kanala sahiptirler. Buna ek olarak, çoğu dişi memelinin boşaltım ve üreme için de ayrı kanalları vardır. Çoğu omurgalıda uterus kısmen ya da tümüyle iki bölmeye ayrılmış durumdadır. Ancak, insanlarda ve bir seferde tek ya da az sayıda yavru doğuran memelilerde olduğu gibi, kuşlarda ve birçok yılanda, uterus tek bir yapıdır. Erkek üreme sistemlerinde farklılık genelde çiftleşme organlarındadır. Tüm sürüngen ve amfibilerin de içinde olduğu memeli olmayan birçok omurgalıda, iyi gelişmiş bir penis bulunmamakta, bunun yerine kloakı tersine çevirerek spermi boşaltmaktadırlar.

Döllenme, tek bir yumurta ile spermin birleşmesi olmasına karşın, hayvanlar çoğunlukla karşı cinsten birden fazla eşle çiftleşirler. Nitekim, iki bireyin sürekli beraberliği olan monogami, memeliler de dahil olmak üzere hayvanlar arasında görece seyrektir. Ancak, bir erkeğin belirli bir dişiyle üreme başarısını artıran mekanizmalar evrimleşmiş olup, dişinin başka bir eşle çiftleşmesi olasılığını yok etmiştir. Örneğin, bazı erkek böcekler dişinin kur yapmasına engel olan bazı salgıları iletmekte, böylece onun yeniden çiftleşme olasılığını azaltmaktadırlar.

Dişiler de eşlerinin görece üreme başarılarını etkileyebilirler mi? Bu soru, Avrupalı iki araştırıcıyı meraklandırmıştır. Arka arkaya iki ayrı erkekle çiftleşen dişi meyve sineklerini inceleyen araştırıcılar, ilk birleşmede aktarılan spermleri izlediklerinde, **Şekil 46.9**'da gösterildiği gibi, çoklu eşleşmelerin sonucunu belirlemede dişinin başlıca rolü oynadığını gözlemlediler. Yine de, üreme sırasında gametlerin ve bireylerin rekabetindeki süreçler kısmen anlaşılmış olup, halen canlı bir araştırma alanıdır.

KAVRAM KONTROLÜ 46.2

1. İç döllenme karadaki yaşamı nasıl kolaylaştırmıştır?
2. Hayvanlarda yavruların erişkin olabilme şansını artırmak açısından, (a) dış döllenme ve (b) iç döllenme uygulayanlarda hangi mekanizmalar evrimleşmiştir?
3. **BAĞLANTI KUR** Bir böcekteki uterus ile çiçekli bir bitkideki yumurtalık arasında ortak ve ayrılan işlevler nelerdir? (bakınız Şekil 38.6, s. 806.)

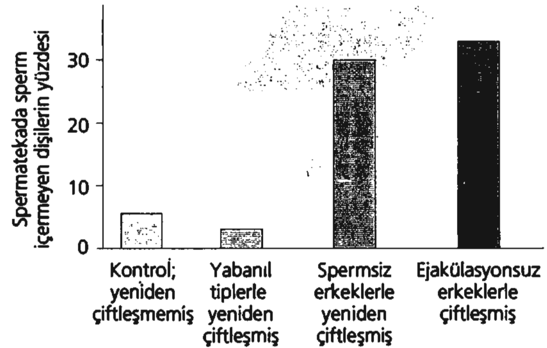
Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

▼ **Şekil 46.9** **SORGULAMA**

Sperm kullanımı dişi meyve sineği iki kez çiftleştiğinde neden değişir?

DENEY Dişi bir meyve sineği çiftleştiğinde, yavruların % 80'i ikinci çiftleşmeden oluşmaktadır. Araştırıcıların önerdiğine göre, ikinci çiftleşmede gelen sperm, birincidekinin yerini almaktadır. Bu kuramı test etmek için, Sheffield Üniversitesinden Rhonda Snook ve Zürih Üniversitesinden David Hosken, üreme sistemleri değiştirilmiş mutant erkekler kullanmışlardır. "Ejakulasyon yapmayan" erkekler çiftleşmekte fakat dişiye sperm ya da sıvı aktarmamaktadırlar. "Spermsiz" erkekler de çiftleşmekte, ejakulasyon yapmakta fakat sperm oluşturmamaktadırlar. Araştırıcılar, dişilerin önce yabanıl tiplerle çiftleşmesini daha sonra da spermsiz ve ejakulasyonsuz erkeklerle çiftleşmesini sağlamışlardır. Kontrol için bazı dişiler sadece bir kez çiftleştirilmiştir. Araştırıcılar sonra, dişileri mikroskop altında disekte ederek, ana sperm depo organı olan spermatekada sperm varlığını araştırmışlardır.

BULGULAR



SONUÇ Sperm ya da sıvı aktarımı olmadan yeniden çiftleşme sperm depolanmasını azalttığından, ikinci çiftleşmede gelen ejakulatın depo spermin yerini aldığı savı doğru değildir. Göründüğü üzere, dişiler ikinci çiftleşme sonunda depo spermi boşaltmaktadırlar. Bu muhtemelen, dişilerin eski spermleri yenisiyle değiştirme yolunu tercih etmelerindendir.

KAYNAK R. R. Snook and D. J. Hosken, Sperm death and dumping in *Drosophila*, *Nature* 428: 939-941 (2004).

EĞER ÖYLE İSE? İlk çiftleşmedeki erkeklerin daha küçük gözler için baskın mutant allelleri olduğunu varsayınız. Dişilerin oluşturacağı yavruların hangi yüzdesi küçük gözlü olacaktır?

KAVRAM 46.3

Üreme organları gametleri üretir ve nakleder

Hayvanlarda üremenin genel özelliklerine göz attıktan sonra, bölümün geri kalanında insanların üreme sistemi anatomisini her iki cinsiyet için inceleyeceğiz.

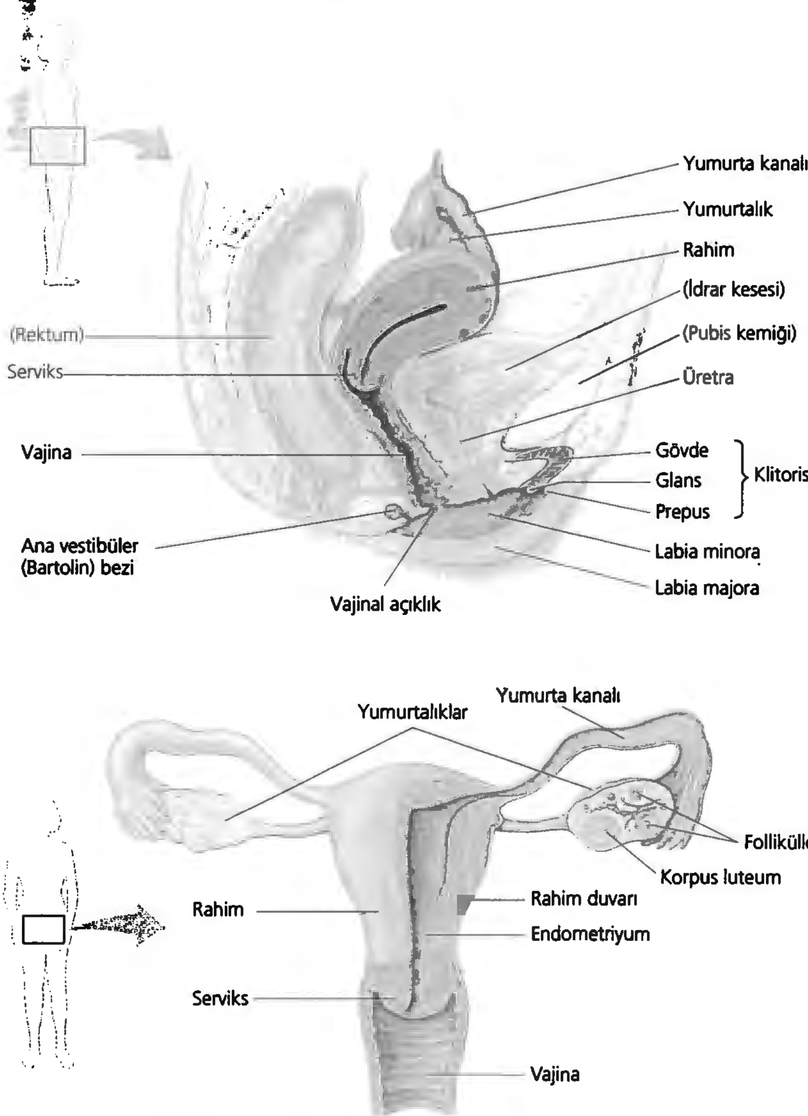
Kadın Üreme Anatomisi

Kadının dış üreme yapıları, klitoris ve vajinal açıklığı çevreleyen iki çift labiumdan (dudaklar) oluşur. İç organlar, yu-

murtaları ve üreme hormonlarını yapan gonadlar, gametleri alıp taşıyan, embriyoyu ve sonra da fetüsü barındıran kanallar ve bölmeler sisteminden oluşur (**Şekil 46.10**).

Yumurtalıklar

Kadında gonadlar, rahmin her iki yanında yer alan ve karın boşluğunda ligamentlerle yerinde tutulan bir çift yumurtalıktır. Her yumurtalığın dış tabakası, **foliküllerle** dolu olup, her birinde **oosit** denilen kısmen gelişmiş bir yumurta ve onu çevreleyen destek hücreleri yer alır. Bu hücreler, yumurtanın oluşumu ve gelişimi sırasında onu beslemek ve korumakla görevlidirler. Doğumda, her iki yumurtalıkta yaklaşık 1-2 milyon folikül varken, ergenlikle menopoz arasında sadece 500 kadar folikül tam olarak olgunlaşır. Dört haftalık tipik bir adet döneminde, ovulasyon (yumurtlama) denilen bir süreçle bir folikül olgunlaşarak yumurtasını atar. Yumurtlamadan önce, folikül hücreleri birincil dişi eşey hormonu olan estradiol (bir tip östrojen) salgılar. Yumurtlamadan sonra kalıntı folikül dokusu, yumurtalık içinde büyüyerek **korpus luteum** ("sarı cisim") adlı bir kütleyi oluşturur. korpus luteum, bir miktar daha estradiol ve gebelik sırasında rahim duvarının oluşmasında rol oynayan progesteron hormonunu salgılar. Eğer yumurta hücresi döllenmezse, korpus luteum parçalanır ve bir sonraki döngüde yeni bir folikül olgunlaşır.



▲ **Şekil 46.10 İnsan dişisinin üreme sistemi anatomisi.** Üremeyle ilgisi olmayan bazı yapılar yer saptama açısından parantez içinde gösterilmiştir.

Yumurta Kanalları ve Uterus

Bir **yumurta kanalı** (**ovidukt**) ya da fallop tüpü, rahimden yumurtalığa uzanır. Bu tüpün boyutları, ilerledikçe farklılıklar gösterir. Uterus yakınında bir insan saçı kadar dardır. Yumurtlama sırasında yumurta, tüpün huni benzeri ağız kısmı yakınlarında karın boşluğuna bırakılır. Tüp epitelindeki siller, karın boşluğundaki sıvıyla birlikte yumurtayı tüpün içine yönlendirirler. Yumurta kanalındaki dalgalanma hareketlerinin de yardımıyla siller, yumurtayı **uterusa** (rahim) iletirler. Rahim, gebelik sırasında 4-kg'lık bir fetüsü barındırabilecek düzeyde esneyebilen, kalın ve kaslı bir yapıya sahiptir. Rahmin iç duvarı olan **endometriyum**, kan damarları yönünden zengindir. Rahmin **serviks** adı verilen boyun kısmı, vajinaya açılır.

Vajina ve Vulva

Vajina, çiftleşme sırasında penisin yerleşeceği ve spermlerin boşaltılacağı kaslı fakat esnek bölümdür. Aynı zamanda bebeğin doğum kanalı olarak da görev yapan vajina, dışarıya **vulva** adı verilen dişi dış genital organlarıyla açılır.

Bir çift kalın ve yağlı kabartı şeklinde olan **labia majora** (dış dudaklar), vulvanın geri kalanını sarmalayıp korur. Vajinal açıklık ve üretranın ayrı çıkışı, bir çift ince deri kıvrımı olan **labia minora** (küçük dudaklar) tarafından çevrelenen bir çukurlukta yer alır. **Himen** (kızlık zarı) adlı ince bir doku parçası, cinsel birleşme ya da aşırı fiziksel aktivite nedeniyle yırtılmadığı sürece

vajinal açıklığı kısmen örter. Küçük dudakların üst kısmında yer alan **klitoris**, kanla şişebilen **glans** ya da baş, ve onu örten küçük bir deri parçası **prepus** (başlık) yapılarını içerir. Cinsel heyecan sırasında, klitoris, vajina ve küçük dudaklar kanla dolarak genişlerler. Çok sayıda sinir ucu içeren klitoris, cinsel uyarı açısından en duyarlı noktalardan biridir. Cinsel heyecan, aynı zamanda vajinal açıklığın yanındaki vestibüler bezleri de uyararak, ilişkiyi kolaylaştırmak amacıyla kayganlaştırıcı mukus salgılamalarını sağlar.

Meme Bezleri

Meme bezleri her iki eşeyde de olmasına karşın, sadece dişilerde süt salgılar. Üreme sisteminde yer almamasına karşın, dişi meme bezleri üreme açısından önemlidir. Bezlerin içinde, küçük kesecikler halindeki epitel dokuların salgıladığı süt, meme başına açılan birçok kanalda ilerler. Meme bezlerinin yanı sıra, memede bağ ve yağ (adipoz) dokuları da bulunur. Erkeklerdeki düşük estradiol düzeyi, yağ birikmesine yol açmadığından, memeler çoğunlukla küçük kalır.

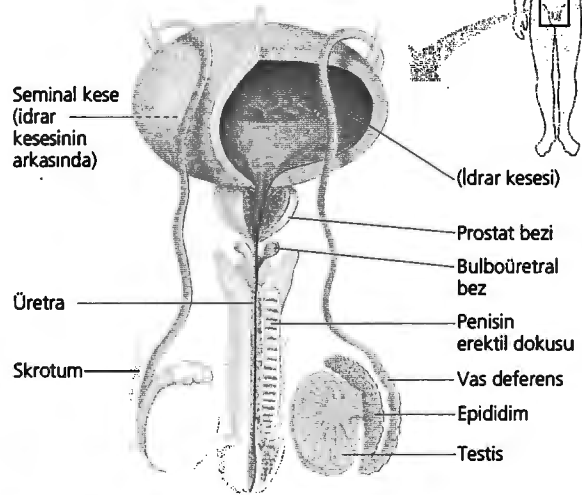
Erkek Üreme Anatomisi

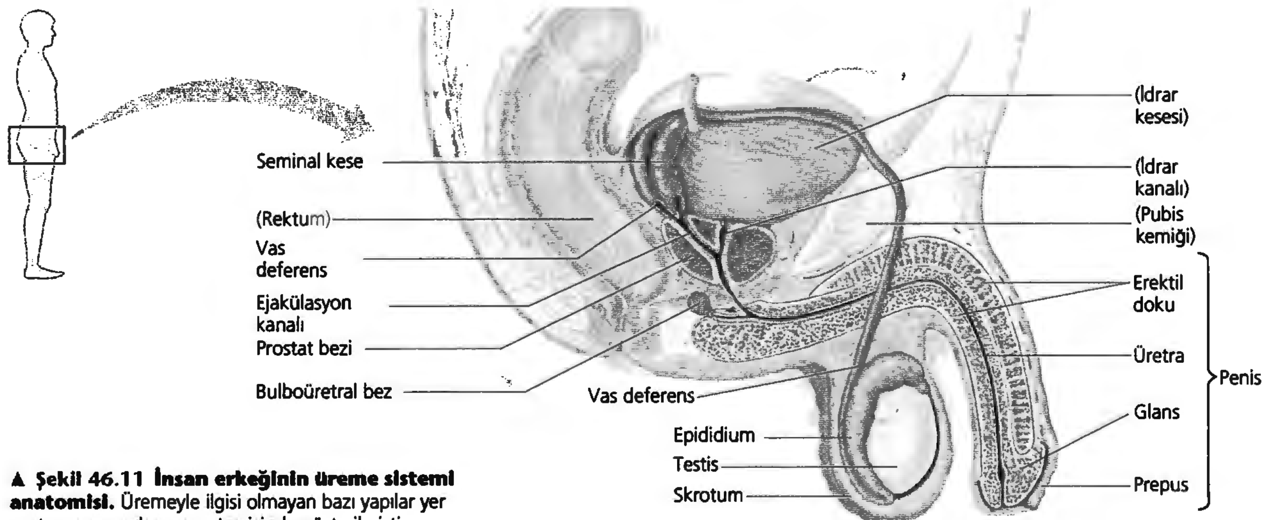
Erkek dış üreme organları, skrotum (torba) ve penistir. İç organlar ise, hem sperm hem de üreme hormonlarını üreten gonadlar, sperm hareketi için gereken salgıları sağlayan yardımcı bezler ve spermlerle bu salgıları ileten kanallardan oluşur **(Şekil 46.11)**.

Testisler

Erkek er bezleri ya da **testisler**, çok sayıda kıvrımlardan oluşan **seminifer tüplerde** spermleri üretir. Tüpler arasındaki bağ dokusu içine serpiştirilmiş **Leydig hücreleri**, testosteron ve diğer androjenleri üretir (bakınız Bölüm 45).

Çoğu memeli, testisler normal vücut sıcaklığının altındaki değerlerdeyse daha iyi sperm üretir. İnsanlarda ve diğer birçok memelide, vücut duvarının bir kıvrımı olan **skrotum**, testis sıcaklığını vücut sıcaklığının yaklaşık 2°C daha altında tutar. Testisler, karın boşluğunda oluşur ve doğumdan hemen önce skrotuma iner (skrotum içindeki bir testise *testikül* denir). Çoğu kemirgende, üreme dönemleri dışında testisler karın içine çekilerek sperm olgunlaşması engellenir. Vücut sıcaklığı sperm olgunlaşması için yeterince düşük olan bazı memeliler – balinalar ve filler gibi – testislerini vücut boşluklarında taşırlar.





▲ **Şekil 46.11 İnsan erkeğinin üreme sistemi anatomisi.** Üremeyle ilgisi olmayan bazı yapılar yer saptama açısından parantez içinde gösterilmiştir.

Kanallar

Spermler, bir testisin seminifer tüplerinden **epididimisin** kıvrımlı kanallarına girer. İnsanlarda, spermin bu 6-metrelik kanaldan geçmesi 3 hafta alır. Epididimisten bu geçiş sırasında, sperm olgunlaşmasını tamamlar ve hareket kazanır; fakat, yumurta dölleme yeteneğini ancak dişi üreme sisteminin kimyasal ortamında elde eder. **Ejakulasyon** (boşalma) sırasında, sperm her iki epididimisten, kaslı bir kanal olan **vas deferens** aracılığıyla itilir. Her iki vas deferens, idrar kesesinin çevresinden arkaya dolanarak, seminal keseden gelen kısa bir kanalla birleşerek **ejakulasyon kanalını** oluşturur. Ejakulasyon kanalları, hem üreme hem de boşaltım sisteminin dışarıya açıldığı **üretra**ya bağlanırlar. Üretra, penis boyunca uzanarak, uç kısmında dışarıya açılır.

Yardımcı Bezler

Üç takım yardımcı bez – seminal veziküller, prostat bezi ve bulboüretral bezler – spermle birleşerek, boşaltılan sıvı olan **semeni** oluşturan salgılan üretirler. İki **seminal vezikül**, semen hacminin yaklaşık % 60'ını üretir. Bu sıvı, koyu, sarımsı renkte ve alkali özelliktedir. Mukus, früktoz şekeri (spermin enerjisinin çoğunu karşılar), pıhtılaştırıcı bir enzim, askorbik asit ve prostaglandinler olarak adlandırılan bölgesel düzenleyiciler içerir (bakınız Bölüm 45).

Prostat bezi, ürünlerini bazı ince kanallar aracılığıyla doğrudan üretraya salgılar. Bu sulu sıvı sütlü görünümde olup, pıhtılaşma önleyici enzimler ve sitrat (bir sperm besini) içerir. Prostat bezi, 40 yaşını aşmış birçok erkekte rastlanan bazı tıbbi sorunların kaynağıdır. Benign (iyi huylu, kanserleşmemiş) prostat büyümesi, bu yaş grubundaki erkeklerin yarısından fazlasında, 70 yaşını aşmışların ise hemen hepsinde görülmektedir. Bunun yanında, 65 ve daha yaşlı erkeklerdeki prostat kanseri, en sık rastlanan insan kanserlerindendir.

Bulboüretral bezler, prostatın altında üretra boyunca yer alan bir çift küçük bezdir. Ejakulasyon öncesi, üretrada kalmış olabilecek asidik idrar kalıntısını nötralleştirme işlevi gören saydam bir mukus salgılarlar. Bu salgı, ejakulasyon öncesi serbest kalmış spermleri de içerdiğinden, doğum kontrol yöntemlerinden olan geri çekmenin (coitus interruptus) başarısız olma nedenlerinden biridir.

Penis

İnsan **penisi**, üretrayı ve silindirik yapıda üç süngerimsi erektil dokuyu içerir. Farklılaşmış vena ve kılcallardan oluşan erektil doku, cinsel uyarılma sırasında, arterlerden gelen kanla dolar. Bu doku dolunca artan basınç, penisteki kanı boşaltacak venaları kilitler ve şişmeye neden olur. Sonuçta gelişen ereksiyon, penisin vajinaya girebilmesini sağlar. Alkol kullanımı, bazı ilaçlar, duygusal sorunlar ve yaşlılık, ereksiyonun geçici olarak gerçekleştirilememesine (erektil işlevsizlik) yol açabilir. Uzun süreli bu soruna sahip bireylerde, Viagra gibi ilaçlar, bölgesel düzenleyici nitrik oksit (NO; bakınız Bölüm 45) ile damar genişlemesini uyararak çözüm oluşturabilmektedir. Sonuçta penisteki kan damarlarının düz kaslarındaki gevşeme, erektil dokuya kan girişini artırmaktadır. Tüm memelilerin çiftleşme için penis ereksiyonuna gereksinim duymalarına karşın, kemirgenlerin, rakunların, morsların, balinaların ve diğer bazı memelilerin penislerinde bulunan bakulum adlı kemik, çiftleşme için fazladan sertlik oluşturmaktadır.

Penisin gövdesi görece kalın bir deriyle kaplıdır. Baş ya da glans, çok daha ince bir deri içerir ve uyarıya duyarlıdır. İnsanda glans, prepus ya da sünnet derisi denen bir deri kıvrımıyla örtülüdür ve sünnetle kesilip ayrılabilir.

Gametogenez

Erkek ve dişilerdeki üreme anatomileri arsındaki birçok fark, iki tip gametin belirgin yapı ve işlevlerini yansıtmaktadır. Spermler küçük ve hareketli olup, erkekten dişiye geçmelidir. Bunun tersine, embriyo için ilk besin deposu işlevini üstlenen yumurtalar ise tipik olarak çok daha büyük ve dişi üreme sistemi içinde görevini yürütmektedir. Burada, embriyoyu destekleyecek dokularla uyum içinde olgunlaşmalıdırlar. Bu farklılıkları gösteren yumurta ve sperm gelişimleri, değişik mayoz bölünme tipleri sergilerler. Gamet üretimi olan **gametogenezi** incelerken bu farklılıklar üzerinde duracağız.

Spermin oluşumu ve gelişimi olan **spermatogenez**, erişkin erkeklerde çok sayıda ve süreklidir. Her gün yüzlerce milyon sperm üretmek için, her iki testiste kıvrımlar halindeki seminifer tüplerde hücre bölünmesi ve olgunlaşması gerçekleşir. Tek bir spermin üretilme süreci, baştan sona yaklaşık 7 hafta sürer.

Olgun oositlerin (yumurtaların) üretimi olan **oogenez**, insan dişisinde uzun süren bir süreçtir. Dişi embriyosunun yumurtalığında olgunlaşmamış yumurtalar oluşur, fakat gelişmelerini yıllar, hatta on yıllar boyu tamamlamazlar.

Spermatogenezin, oogenezden üç önemli farklılığı vardır. Birincisi, sadece spermatogenez mayozun tüm dört ürünü de olgun gametlere dönüşür. Oogenezde, mayozun sitokinezi eşit olmayıp, hemen tüm sitoplazma tek bir yavru hücreye ayrılmış durumdadır. Bu büyük hücre, yumurtayı oluşturacaktır; mayozun diğer ürünleri, kutup cisimleri olarak adlandırılan daha küçük hücreler ise dejenere olacaklardır. İkincisi, spermatogenez, ergenlik ve erişkinlik boyunca sürer. İnsan dişilerindeki oogenezde, mitotik bölünmelerin doğumdan önce bittiği düşünülmekte ve olgun gamet oluşumunun 50 yaşlar civarında durduğu bilinmektedir. Üçüncüsü, spermatogenez, öncül hücrelerden sürekli olarak olgun spermler üretmekteyken, oogenez uzun bekleme dönemleri geçirmektedir. İleriki iki sayfadaki Şekil 46.12, insanlardaki spermatogenezle oogenezi karşılaştırmakta ve organizasyon basamaklarını göstermektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 46.3

1. Bir çiftin sürekli sıcak suyla banyo yapması, çocuk sahibi olmalarını neden zorlaştırır?
2. Oogenez, genelde mayozla haploid bir yumurta oluşması olarak tanımlanır; fakat insanlar da dahil bazı hayvanlarda bu tam doğru bir tanım değildir. Açıklayınız.
3. EĞER ÖYLE İSE? Bir erkekteki her iki vas deferens de cerrahi yolla kapatılmış olsa, cinsel tepki ve ejakulat bileşiminde hangi değişiklikleri beklersiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 46.4

Tropik ve eşey hormonlarının karşılıklı etkileşimi memelilerde üremeyi düzenler

İnsanda hem dişi hem de erkekte, hipotalamus, anteriyör hipofiz ve gonadların hormonlarının işbirliği içindeki işlevleri üremeyi kontrol eder. Hipotalamusun salgıladığı gonadotropin-serbest bıraktırıcı hormon (GnRH), anteriyör hipofizden gonadotropinlerin, folikül uyarıcı hormonun (FSH) ve luteinize edici hormonun (LH) salgılanmalarını sağlar (bakınız Şekil 45.16). Bu iki hormon, gonadlardaki dokuları hedefleyerek gametogenezi doğrudan etkiler, ayrıca eşey hormon üretimini de dolaylı olarak düzenler. Başlıca eşey hormonları steroid hormonlardır: erkeklerde androjenler, özellikle testosteron; dişilerde ise östrojenler, özellikle estradiol ve progesterondur. Gonadotropinler gibi eşey hormonları da gametogenezi hem doğrudan hem de dolaylı olarak etkilerler.

Eşey hormonları, gamet üretimini uyardığı gibi başka birçok işleve de sahiptirler. Çoğu omurgalıda, androjenler erkeklerdeki vokalizasyondan sorumludur; kuşların territoriyal bölgelerini belirtmek için çıkarttıkları sesler ve kurbağaların çiftleşme çağrıları buna örnektir. İnsan embriyosu gelişirken, androjenler doğrudan üremede yer alan birincil cinsiyet karakterlerinin görünüşünü belirler. Bunların içinde seminal veziküller ve ilgili kanalların yanı sıra, dış üreme anatomisi de yer alır. Ergenlikte, hem dişide hem de erkekteki eşey hormonları, ikincil cinsiyet karakterlerinin yani doğrudan üreme sistemiyle ilgili olmayan fiziksel ve davranışsal olanların gelişimini uyarır. Erkeklerde, androjenler sesin kalınlaşmasını, yüzde ve kasıklarda kılların çıkmasını ve kasların gelişmesini (protein sentezini uyararak) sağlar. Androjenler ayrıca, özgül cinsel davranışları, isteği uyarır ve genelde atılgan karaktere neden olurlar. Östrojenlerin de dişilerde benzer çoklu etkileri vardır. Ergenlikte, estradiol göğüslerin ve kasık kıllarının oluşmasını tetikler. Ayrıca, dişi cinsel davranışlarını etkileyerek, göğüs ve kalçalarda yağ depolanmasını, su tutulmasını ve kalsiyum metabolizmasındaki değişimleri sağlar.

Dişi Üreme Döngülerinin Hormonal Kontrolü

Cinsel olgunluğa erişen insan erkekleri, gametogenezi sürekli yaparken, insan dişileri bunu döngüler halinde gerçekleştirir. Yumurtlama ancak endometriyum (rahim duvarı) kalınlaşmaya ve zengin bir kan akımı başlayıp, rahmi muhtemel bir gebeliğe hazırladıktan sonra oluşur. Eğer gebelik olmazsa, rahim duvarı sıyrılıp atılır ve yeni bir döngü başlar. Kanca zengin endometriyumun rahimden serviks (rahim boynu) ve vajina yoluyla döngüsel olarak atılması, **menstrüasyon** (adet görme) olarak tanımlanır.

İnsan dişisinde birbiriyle yakından ilişkili iki üreme döngüsü vardır. Rahimdeki değişiklikler **menstrüal döngü** ya da başka bir deyişle **rahim döngüsünü** tanımlar. Bu döngü, ortalama 28 günde (döngüler 20 ile 40 gün arasında değişebilir) bir yinelenir. Yumurtalıklardaki döngüsel olgular ise **ovaryum döngüsü** olarak tanımlanır. Hormonal aktivite, bu iki döngüyü birbirine bağlayarak yumurtalıktaki folikül büyümesini ve yumurtlamayı, embriyoyu taşıyacak rahim duvarı oluşumu ile eşzamanlı hale getirir.

Şimdi de insan dişisindeki üreme döngüsünü inceleyelim (**Şekil 46.13**).

Ovaryum Döngüsü

Üreme döngüsü, hipotalamustan anteriyör hipofizi uyaran GnRH salınması ❶ ile başlar; GnRH, anteriyör hipofizi ❷ az miktarda FSH ve LH salgılanması için uyarır. ❸ Folikül uyarıcı hormon (isminden de anlaşıldığı gibi) LH ile birlikte folikül büyümesini uyarır ve ❹ büyüyen folikül hücreleri estradiol yapmaya başlar. Ovaryum döngüsünün foliküllerin büyümesi ve yumurtaların olgunlaştığı **folikül aşamasının** çoğu kısmında estradiol salgısı hafif bir artış gösterir (Her döngüyle bazı foliküller büyümeye başlar ama çoğunlukla biri olgunlaşırken diğerleri parçalanır.) Düşük miktardaki estradiol, hipofiz hormonlarının salgılanmasını önleyerek FSH ve LH düzeylerini görece düşük tutar. Döngünün bu bölümünde, üremeyi kontrol eden hormonların düzenlenmesi, erkeklerde gözlenen düzenlemeyle paralel gider.

❺ Büyüyen folikülle birlikte estradiol salgılanması hızla artınca ❻ FSH ve LH düzeyleri belirgin bir şekilde artar. Düşük düzeydeki estradiol, hipofiz gonadotropinlerinin salgılanmasını engellerken, yüksek derişimdeki ters etkiye sahiptir: hipotalamusu etkileyerek, gonadotropin salgılanmasını sağlayacak GnRH çıkışını artırmasını sağlar. Etki LH için daha fazladır; çünkü, yüksek derişimdeki estradiol, hipofizdeki LH-serbest bırakıcı hücrelerin GnRH duyarlılığını artırır. Buna ek olarak, foliküller bu aşamada LH'a daha fazla tepki verirler çünkü hücrelerinin çoğunda bu hormona karşı reseptörler bulunmaktadır.

Büyümekte olan folikülden, artmış estradiol salgılanmasının neden olduğu LH derişimindeki yükselme, pozitif geri bildirime bir örnektir. Sonuç, folikülün son olgunlaşmasıdır.

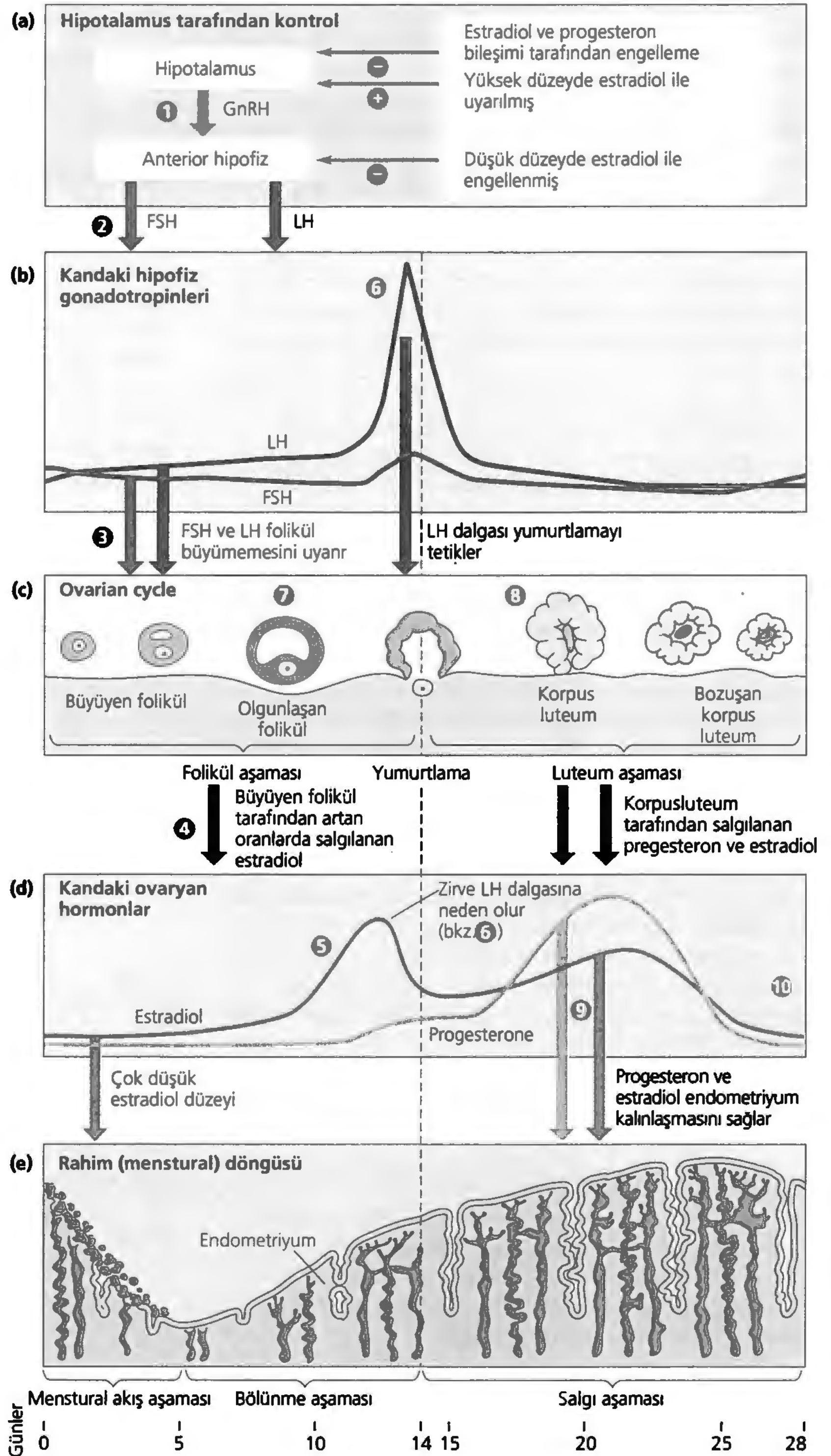
❼ Olgunlaşan folikülün içerdiği sıvıyla dolu bir boşluk, giderek genişler ve yumurtalığın yüzeyine yakın bir yerde bir şişkinlik oluşturur. Yumurtlamada, LH artışından yaklaşık bir gün sonra, folikül aşaması sona erer. LH değerlerindeki zirveye tepki olarak, folikül ve ona birleşik yumurtalık duvarı yırtılarak ikincil oositi serbest bırakır. Yumurtlama zamanında karnın aşağı bölgesinde bazen belirgin bir ağrı olur; bu ağrı hangi yumurtalık folikül olgunlaştırdıysa o tarafta duyulur.

Ovaryum döngüsünün **luteal aşaması** ovulasyonu izler. ❽ LH, yumurtalıkta geride kalan foliküler dokuyu uyararak, bez yapısındaki korpus luteuma dönüştürür. LH'nın süregelen uyarısıyla, korpus luteum progesteron ve estradiol salgılar. Progesteron ve estradiolun düzeyleri artınca, bu iki hormonun birleşik etkileri hipotalamus ve hipofiz üzerinde negatif geri bildirim uygulayarak LH ve FSH salgılanma düzeylerinin çok azalmasına yol açar. Eğer bir gebelik söz konusuysa, bu negatif geri bildirim diğer bir yumurtanın olgunlaşmasını engelleyecektir.

Luteal fazın sonlarına doğru, düşük gonadotropin düzeyleri korpus luteumun parçalanmasına yol açarak, estradiol ve progesteron derişimlerinde hızlı bir azalmaya neden olur. Yumurtalık steroid hormonlarındaki azalma, hipotalamus ve hipofiz üzerindeki bu hormonların oluşturduğu negatif geri bildirimi ortadan kaldırır. Hipofiz artık, yumurtalıktan yeni foliküllerin büyümesini uyaracak yeterli oranda FSH başlayacak ve bir sonraki ovaryum döngüsünü devreye sokacaktır.

Rahim (Menstrual) Döngüsü

Yumurtlamadan önce, ovaryum steroid hormonları rahmi uyararak embriyoyu desteklemesi için hazırlar. Büyümekte olan foliküllerin salgıladığı estradiolun giderek artan oranları, endometriyumun kalınlaşmasını tetikler. Bu şekilde, ovaryum döngünün foliküler aşaması, rahim döngüsünün **proliferatif (çoğalma) aşamasıyla** işbirliği içine girer. Yumurtlamadan sonra, ❾ korpus



▲ **Şekil 46.13 Kadındaki üreme döngüsü.** Şekilde, ovaryum döngüsünün **(c)**, rahim (menstrüal) döngüsünün **(e)**, kandaki değişen hormon düzeylerinin yer aldığı **(a)**, **(b)**, ve **(c)** bölümleriyle nasıl düzenlendiği gösterilmektedir. Şeklin altındaki zaman göstergesi **(b)**-**(e)** bölümlerine aittir.

luteum tarafından salgılanan estradiol ve progesteron, rahim duvarındaki gelişme ve sürekliliği uyararak, arterlerin genişlemesini ve endometriyumdaki bezlerin büyümesini sağlar. Bu bezler, bir embriyoyu rahim duvarına tutunmadan önce bile besleyebilecek özellikte bir sıvı salgılarlar. Böylece, ovaryum döngüsünün luteal aşaması, rahim döngüsünün **salgı aşaması** olarak tanımlananınkiyle işbirliği içine girer.

Korpus luteumun parçalanmasıyla, yumurtalık hormonlarındaki ani düşüş ⑩ endometriyumdaki arterlerin daralmasına yol açar. Dolaşımı azalan rahim duvarının önemli bir bölümü parçalanır, rahim de, prostaglandin salgısına tepki olarak küçülür. Endometriyumdaki küçük kan damarları daralarak kanı ve endometriyum dokusuyla birlikte sıvıyı da serbest bırakır. Sonuç menstrüasyon (adet kanaması), yani rahim döngüsünün **menstrüasyon akış aşamasıdır.** Genelde birkaç gün süren bu kanama sırasında, yeni bir grup yumurtalık folikülü büyümeye başlar. Genel olarak, adetin ilk günü yeni rahim (ve ovaryum) döngüsünün birinci günü olarak kabul edilir.

Özetle, dişilerdeki hormonal döngüler, yumurta olgunlaşması ve serbest bırakılmasıyla, eğer yumurta hücresi döllenerek bir gebelik oluşursa, onu barındıracak olan rahimdeki değişiklikleri işbirliği içinde düzenlerler. Sonuçta, eğer salgı aşamasının sonunda bir yumurta endometriyuma tutunmazsa, yeni bir adet kanaması başlayarak yeni bir döngünün başını belirler. Bölümün ileri kısımlarında, gebelikte endometriyumun parçalanmasını önleyerek baskın çıkan mekanizmaları öğreneceksiniz.

Üreme çağındaki kadınların yaklaşık % 7'si rahim duvarındaki bazı hücrelerin anormal bir yerleşim yeri olan karın içine göç etmesi, yani **endometriyozdan** ya da **ektopik** (Yunanca *ektopos*, bir yerden uzakta) durumdan şikâyetçidir. Yumurta kanalı, yumurtalık ya da kalın bağırsak gibi bir yere göç etmiş olan ektopik doku, kandaki hormonlara tepki verir. Rahim endometriyumu gibi ektopik doku da şişer ve her ovaryum döngüsünde parçalanarak karın ağrısı ve kanama gibi şikayetlere neden olur. Araştırıcılar, endometriyozun oluşma nedenini henüz bulamamışlardır fakat hormonal ya da cerrahi tedavi, rahatsızlıkları bir ölçüde gidermektedir.

Menopoz

Yaklaşık 500 döngü sonra bir kadın, yumurtlamanın ve menstrüasyonun sonlanması olan **menopoza** girer. Menopoz, çoğunlukla 46-54 yaşları arasında gerçekleşir. Bu aralıkta, yumurtalıkların FSH ve LH'ya verdikleri tepki azalarak, sonucunda estradiol üretimi de düşer.

Menopoz olağandışı bir durumdur. Diğer çoğu türde, dişiler ve erkekler üreme yeteneklerini yaşamlarının sonuna değin korurlar. Menopoz için evrimsel bir açıklama var mıdır? Tartışmalı bir görüşe göre, insan evriminin başlarında, birkaç çocuk sahibi olduktan sonra bir annenin menopoza girmesi, onun çocuklarına ve torunlarına daha çok ilgi gösterebilmesine olanak tanıdığından, aynı genetik yapıyı taşıyan çocukların yaşama şanslarını artırmaktaydı.

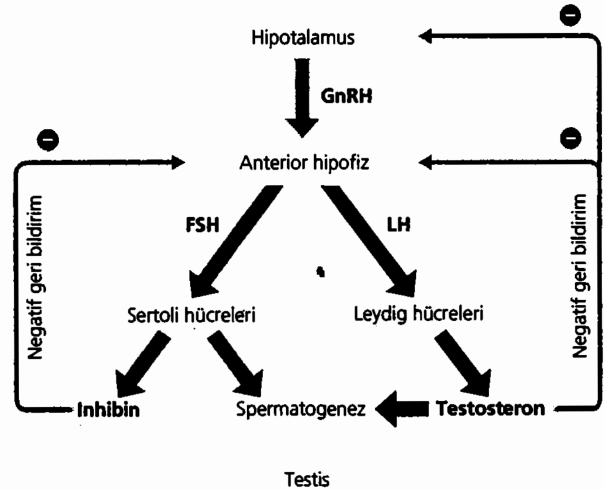
Menstrual ve Östrus Döngüleri

Tüm memeli dişilerinde, endometriyum yumurtlamadan önce kalınlaşır ancak, sadece insanlarda ve diğer bazı primatlarda menstrual döngüler vardır. Diğer memelilerde, gebelik gerçekleşmediğinde rahmin endometriyumu emerek fazla sıvı atımının engellendiği **östrus döngüleri** vardır. İnsan dişileri, menstrual döngüleri süresince cinsel aktivitede bulunabilirken, östrus döngüsüne sahip memeliler genelde sadece yumurtlama dönemleri içinde çiftleşmektedirler. Bu dönem, dişilerin çiftleşmeye yatkın olduğu tek dönem olan östrustur (Latince *oöstrus*, istek). Çoğunlukla "kızgınlık" olarak adlandırılır ve dişinin vücut sıcaklığı da biraz artar.

Östrus döngülerinin uzunluğu ve sıklığı memeliler arasında çok farklılık gösterir. Ayıların ve kurtların östrus döngüleri yılda bir; fillerin ise birkaç kezdir. Sıçanların östrus döngüleri, her biri 5 gün sürecek şekilde tüm yıl boyuncadır.

Erkek Üreme Sisteminin Hormonal Kontrolü

Erkeklerde, GnRH'e karşı tepki olarak salgılanan FSH ve LH normal spermatogenez için gereklidir. Her biri, testisteki belirgin bir hücre tipine etki eder (**Şekil 46.14**). FSH, Sertoli hücrelerinin aktivitesini uyarır. Bu hücreler, seminifer tüplerde gelişmekte olan spermleri beslerler (bakınız Şekil 46.12). LH, seminifer tüplerin arasındaki hücreler arası boşlukta yer alan Leydig hücrelerini kontrol eder. Leydig hücre-



▲ **Şekil 46.14 Testislerin hormonal kontrolü.** Hipotalamusun gonadotropin serbest bıraktırıcı hormonu (GnRH), anteriyör hipofizi uyararak, folikül uyarıcı hormon (FSH) ve luteinize edici hormon (LH) salgılanmasını sağlar. FSH, gelişmekte olan spermleri besleyen Sertoli hücrelerini etkiler. LH'da, başta testosteron olmak üzere androjenleri üreten Leydig hücrelerini etkiler. Testosteronun hipotalamus ve anteriyör hipofiz üzerindeki negatif geri bildirimi, GnRH, LH ve FSH'ın kan düzeylerini ayarlar. FSH salgılanması aynı zamanda, Sertoli hücreleri tarafından salgılanan inhibin adlı hormonun negatif geri bildiriminin etkisi altındadır.

leri, LH'ya tepki olarak testosteron ve diğer androjenleri salgılayarak, tüplerde sperm yapımını uyarırlar. Hem androjen salgılanması hem de sperm oluşumu, ergenlikten başlayarak sürekli olarak görülür.

Erkeklerde eşey hormonu salgılanması iki geri bildirim mekanizması tarafından kontrol edilir (bakınız Şekil 46.14). Testosteron, hipotalamus ve anteriyör hipofiz üzerindeki engelleyici etkileriyle GnRH, FSH ve LH'nın kan düzeylerini düzenler. Buna ek olarak, erkeklerde Sertoli hücrelerince üretilen **inhibin** hormonu, anteriyör hipofizi etkileyerek FSH salgısını azaltır. Birlikte, bu negatif geri bildirim devreleri androjen üretimini en iyi düzeylerde tutar.

İnsan Cinsel Yanıtı

İnsan oogenezi ve spermatogenezinin hormonal düzenlenmesi üzerine çok miktarda bilgi olmasına karşın, cinsel istek ve tepkiler hakkında sınırlı sayıda çalışma bulunmaktadır. Testosteron, prolaktin ve oksitosin hormonlarının her biri, hem erkekte hem de dişide cinsel aktiviteyi etkiler görünmektedir. Ancak, kesin rolleri henüz açıklık kazanmamıştır. Bunun yerine, insandaki cinsel tepki daha çok cinsel aktiviteye bağlı fizyolojik değişiklikler üzerine yoğunlaşmıştır.

Daha önce belirtildiği gibi, çoğu hayvan ayrıntılı çiftleşme davranışları sergiler. İnsanlardaki cinsel ilginin artması özellikle karmaşık olup, fiziksel olduğu kadar psikolojik etkenler de içerir. Erkek ve dişideki üremeyle ilgili yapıların görünüş farklılığı olmasına karşın, çoğunlukla benzer görevler yapmaları, aynı gelişim kökenine sahip olduklarını yansıtır. Örneğin, penisin glans kısmıyla klitoris, skrotumla labia majora, sünnet derisiyle de labia minora aynı embriyonik dokulardan köken almışlardır.

İnsan cinsel yanıtının genel yapısı, erkek ve dişilerde aynıdır. Her iki eşeyde de görülen iki tip fizyolojik tepkime vardır: dokuların kanla dolması, yani **vazokonjesyon** ve kas geriliminin artması, **miyotonya**. Hem iskelet kasları hem de düz kaslar, orgazmda görüldüğü gibi sürekli ya da ritmik kasılmalar gösterebilir.

Cinsel tepki döngüsü dört aşamaya ayrılabilir: heyecan, plato, orgazm ve gevşeme. Heyecan aşamasının önemli bir görevi, vajina ve penisi **koitusa** (cinsel birleşmeye) hazırlamaktır. Bu aşamada, vazokonjesyon özellikle penisin ve klitorisin ereksiyonlarında belirgindir; testislerin, labianın ve göğüslerin de büyümeleri ve vajinada kayganlaşma gözlenir. Miyotonya, meme uçlarının sertleşmesi ya da kol ve bacak kaslarında gerilmeyle yer alabilir.

Plato aşamasında, cinsel organların doğrudan uyarılmalarıyla önceki tepkiler sürebilir. Kadınlarda, vajinanın dış üçte biri kanla dolarken, içteki üçte ikisi hafifçe genişler. Rahmin biraz yükselmesinin de eşlik ettiği bu değişiklik, vajinanın dip kısmında spermlerin toplanabilmesi için bir çukurluk yaratır. Soluk alıp verme ve kalp atım hızı, sadece fiziksel ya da cinsel aktivite nedeniyle değil, otonom sinir sisteminin uyarılmasına istemsiz bir tepki olarak da (bakınız Şekil 49.8) artarak, dakikada 150 atıma çıkabilir.

Orgazm, her iki eşeyde de üreme yapılarının istemsiz ve ritmik kasılmalarıdır. Erkek orgazmının iki aşaması vardır. Birincide, üreme kanalının bezlerinin ve tüplerinin kasılmasıyla semenin üretraya itildiği emisyon; ikincisi de, üretranın kasılmasıyla semenin üretradan dışarı atıldığı ejakulasyon ya da boşalma. Kadın orgazmında, rahim ve dış vajina kasılırken, içteki üçte ikilik bölüm buna katılmaz. Orgazm, cinsel tepki döngüsünün en kısa süren aşaması olup, genelde 0.8 saniyelik aralıklarla gerçekleşir ve kasılmalara karın kaslarıyla anal sfinkter de katılabilir.

Gevşeme aşamasında, döngü tamamlanır ve önceki aşamalarda oluşan tepkiler geriye doğru işler. Kanla dolan organlar normal renk ve boyutlarına dönerken, kaslar gevşer. Bu aşama genelde 5 dakika içinde tamamlanır; fakat bazen bir saate değin uzadığı da olur. Orgazmın arkasından, erkek tipik olarak birkaç dakikayla saatler sürebilen ve ereksiyonla orgazmın oluşamadığı bir döneme girer. Kadınlarda bu dönem olmayıp, kısa sürede yeniden orgazm yaşayabilirler.

KAVRAM KONTROLÜ 46.4

1. FSH ve LH isimlerini dişilerdeki üreme döngüsü olgularından almış olmalarına karşın, erkeklerde de işlev görmektedirler. Erkek ve dişilerdeki işlevleri hangi açılardan aynıdır?
2. Östrus döngüsünün menstrual döngüden farkı nedir ve hangi hayvanlarda her iki tip döngü bulunur?
3. EĞER ÖYLE İSE? Eğer bir insan dişisi, yeni bir menstrual döngünün hemen başında estradiol ve progesteron almaya başlarsa, yumurtlama bundan nasıl etkilenir? Açıklayınız.
4. BAĞLANTI KUR Bir insan dişisindeki ve zarflı bir RNA virüsündeki çoğalma döngülerinde (bakınız Şekil 19.7, s. 388) gelişim olgularının koordinasyonu, tipik bir özelliktir. Bu her iki döngüdeki koordinasyonun özellikleri nedir?

Önerilen yanıtlar için Ek A ya bakınız.

KAVRAM 46.5

Plasentalı memelilerde, embriyo tüm gelişimini annenin rahminde tamamlar

İnsan dişilerindeki ovaryum ve rahim döngülerini gördükten sonra, üremenin kendisine dönerek, yumurtanın gelişmekte olan bir embriyoya dönüşümünü incelemeye başlayalım.

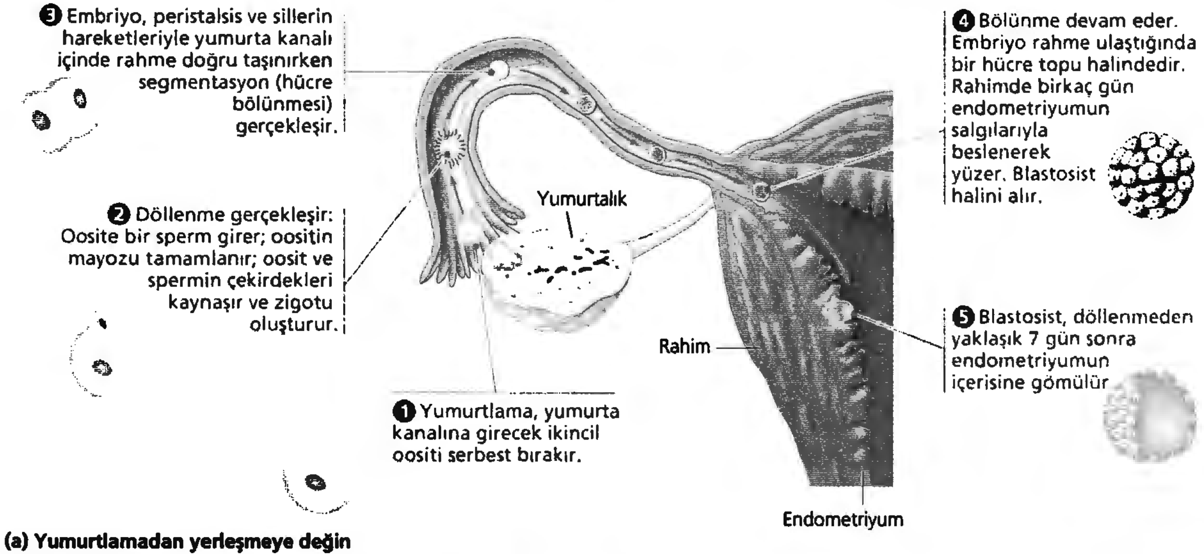
Gebe Kalma, Embriyonik Gelişim ve Doğum

İnsandaki çiftleşmede, aktarılan 2-5 mL semenin her mililitresinde 70-130 milyon sperm bulunur. Semenin alkalinitesi, vajinanın asidik ortamını nötralize ederek spermleri korur ve hareketliliklerini artırır. İlk çıktığında, semen pıhtılaşarak, servikse ulaşıncaya değin spermlerin bir arada kalmasına yardımcı olur. Daha sonra, pıhtılaşma önleyiciler semeni sulandırarak, rahimde ve yumurta kanallarında serbestçe yüzmelerine olanak tanır.

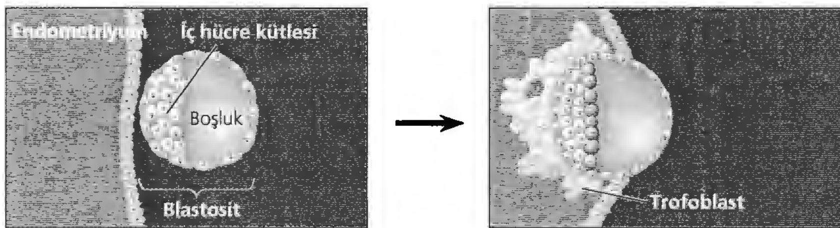
Döllenme -insanda **gebe kalma** da denir- bir spermin yumurta kanalındaki bir yumurtayla (olgun oosit) kaynaşması sonucu gerçekleşir **(Şekil 46.15a)**. Yaklaşık 24 saat sonra, oluşan zigot **segmentasyon** adı verilen bir süreçle bölünmeye başlar. 2-3 gün kadar sonra da, embriyo tipik olarak rahme 16 hücreden oluşan bir top halinde ulaşır. Döllenmeden yaklaşık 5 gün sonra segmentasyonla, **blastosist** adı verilen, hücrelerden oluşmuş ortasında boşluk olan küre şeklindeki embriyonik evre oluşur.

Blastosist oluşumundan birkaç gün sonra, embriyo endometriyuma yerleşir **(Şekil 46.15b)**. Embriyo, ancak bu yerleşimden sonra fetüs haline gelebilir. Yerleşmiş olan embriyo, varlığını belli eden ve annenin üreme sistemini düzenleyen hormonlar salgılar. Embriyonik bir hormon olan, **insan koriyonik gonadotropin (hCG)**, hipofizin LH hormonu gibi davranarak, gebeliğin ilk birkaç ayında korpus luteumdan progesteron ve östrojenlerin salgılanmasının sürdürülmesini sağlar. Gebelik sırasında bu hormon desteğinin eksikliği söz konusu olursa, korpus luteum bozunur ve progesteron düzeyleri düşerek adet kanamasına, dolayısıyla çocuğun düşmesine yol açar. Anne kanında hCG düzeyi o denli yüksektir ki, bir kısmı idrarla atıldığından gebeliğin erken tanısında kullanılır.

Rahimde bir ya da daha çok sayıda embriyo taşıma **gebelik** ya da **hamilelik** olarak adlandırılır. İnsanda gebelik süresi, yumurtanın döllenmesinden başlayarak yaklaşık 266 gün (38 hafta) ya da son adetten itibaren 40 haftadır. Diğer plasentalı hayvanlarda gebelik süresi vücut büyüklüğü ve yavrunun doğumdaki gelişmişliğine bağlı olarak değişir. Çoğu kemirgenin gebelik süresi yaklaşık 21 günken, köpeklerin 60 güne yakındır. İneklerde gebelik süresi ortalaması 270 gün (insanlarınkine yakın), fillerde ise 600 günden fazladır.



(a) Yumurtlamadan yerleşmeye değin



(b) Blastositin yerleşmesi

▲ **Şekil 46.15 Zigotun oluşumu ve döllenme sonrası ilk olaylar.**

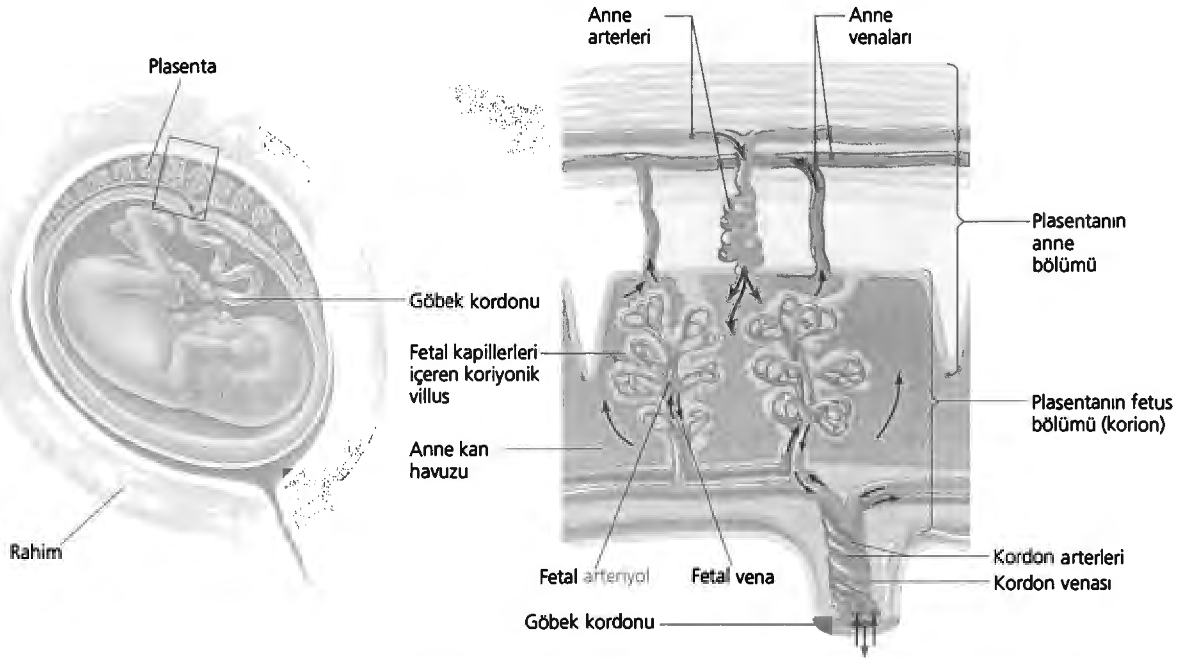
Döllenmiş yumurtaların hepsi gelişmeyi başaramaz. Birçok gebelik, kromozomal ya da gelişimsel anormallikler nedeniyle kendiliğinden sonlanır. Daha seyrek olarak, döllenmiş bir yumurta, yumurta kanalında (fallop tüpü) kalarak, ektopik ya da dış gebeliğe yol açabilir. Böyle gebelikler sürdürülürse yumurta kanalını yırtarak ciddi iç kanamalara yol açabilir. Endometriyozun da dahil olduğu bazı durumlar, dış gebelik olasılığını artırabilir. Doğumsal bakteri enfeksiyonları, tıbbi girişimler ya da *cinsel yolla bulaşan hastalıklar* (STD), yumurta kanalında zedelenmeye yol açabilir ve ektopik gebelik olasılığını artırır.

Cinsel yolla bulaşan hastalıklar, en önemli fakat önlenebilir kısırlık nedenlerindendir. A.B.D.'de, 15-24 yaş aralığındaki kadınlarda, yılda yaklaşık 700,000 klamidya ve gonore (bel soğukluğu) vakası rapor edilmektedir. Enfekte olan kadın sayısı aslında bundan çok daha fazladır çünkü, bu hastalıkları taşıyan kadınların çoğu belirti vermemekte, bu nedenle hasta olduklarını bilmemektedirler. Klamidya ya da gonore tedavisi görmeyen kadınların %40'ında, kısırlığa ya da ölüme neden olabilen dış gebeliklere yol açan yangılar görülmektedir.

İlk Üç Aylık Dönem

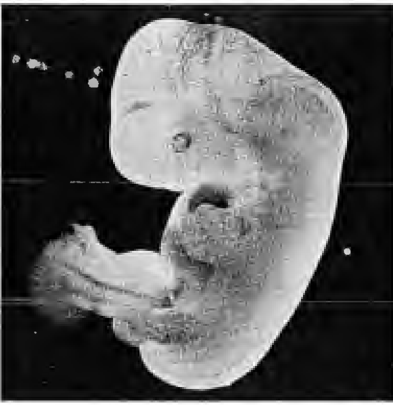
İnsanda gebelik, kolaylık amacıyla her biri üçer aydan oluşmuş üç tane döneme **(trimestere)** ayrılmıştır. İlk üç aylık dönem, hem anne hem de embriyo için en önemli değişikliklerin yer aldığı dönemdir. İmplantasyondan sonra, endometriyum blastosistin üzerini örtecek şekilde büyür. Embriyonun hücre ve dokuları, özelleşmiş vücut yapılarına dönüşmeye başlar. (Embriyonik gelişmeyle ilgili çok daha fazla bilgiyi Bölüm 47'de göreceksiniz.)

Gelişmesinin ilk 2-4 haftalık döneminde embriyo, besinleri doğrudan endometriyumdan alır. Bu arada, blastosistin **trofoblast** olarak adlandırılan dış tabakası dışarı doğru büyüyerek endometriyumla birleşir ve sonuçta **plasenta** oluşur. Hem embriyonik hem de anneye ait kan damarlarını içeren bu disk şeklindeki organ, yaklaşık 1 kg. ağırlığındadır. Anne ve embriyo dolaşım sistemleri arasında madde difüzyonunun olması, besinleri, bağışık korumayı, solunum gazları alış verişini ve embriyonun metabolik artıklarının atılmasını sağlar. Embriyonun kanı, göbek kordonundaki atardamarlar ile plasentaya ulaşır, göbek toplardamarı aracılığıyla da geri döner (**Şekil 46.16**).



▲ **Şekil 46.16 Plasenta dolaşımı.** Gelişimin 4. haftasından doğuma kadar anneye ve embriyoya ait dokuların bir kombinasyonu olan plasenta, besin maddelerini, solunum gazlarını ve artıkları embriyo ya da fetüs ile anne arasında taşır. Annenin kanı plasentaya arterlerle girer, endometriyumdaki kan gölcükleri içinden akar ve venalar aracılığıyla çıkar. Damarlarda kalan embriyo ya da fetüse ait kan, plasentaya arterlerle girer, koriyonik villuslardaki oksijen ve besin maddelerinin alındığı parmak benzeri kılcallardan geçer. Çizimde gösterildiği gibi, fetal (ya da embriyoya ait) kılcallar ve villuslar, plasentanın anne tarafına doğru çıkıntılar oluşturur. Fetal kan, plasentayı fetüse giden toplardamarlar ile terk eder. Madde değişimi, fetal kılcal damar yatağı ve annenin kan gölcükleri arasında difüzyon, aktif taşıma ve seçici emilimle gerçekleştirilir.

? *Ender görülen bir genetik kusurda, belli bir enzimin eksikliği testosteron üretiminin artmasına yol açmaktadır. Fetüs bu kusura sahipse, anne gebelik sırasında erkek benzeri vücut kılları oluşturmaktadır. Açıklayınız.*



(a) 5 haftalık. El, ayak taslakları, gözler, kalp, karaciğer ve diğer tüm organların başlangıçları, henüz 1 cm boyunda olan embriyoda gelişmeye başlamıştır.



(b) 14 haftalık. Artık fetüs olarak adlandırılmakta, ikinci üç aylık dönemde büyüme ve gelişimini sürdürmektedir.



(c) 20 haftalık. Yaklaşık 20 cm olan boy, sınırlı yer nedeniyle fetal duruşu (baş dizlerde) gerektirmektedir.

▲ **Şekil 46.17 İnsan fetüsünün gelişimi.**

Gelişimin ilk ayında embriyonun ikiye ayrılması, *monozigotik* (tek yumurta) ikizlerin meydana gelmesiyle sonuçlanır. *Dizigotik* (çift yumurta) ikizlerin oluşumu çok farklı bir yolla olur: Tek bir döngüde iki folikül olgunlaşır, her ikisi de birbirinden bağımsız olarak döllenerek genetiği farklı iki ayrı embriyo oluşur.

İlk üç aylık dönem, vücut organlarının oluştuğu (**organogenez**) ana dönemdir (**Şekil 46.17**). Bu dönemde embriyo, özellikle radyasyon ya da ilaçlara karşı çok duyarlı olup, doğumsal kusurlar oluşabilir. Sekiz haftalık olduğunda, bir yetişkindeki tüm organlar tam gelişmemiş olarak yer almakta ve embriyoya artık **fetüs** denmektedir. Kalp atımı dördüncü haftada başlar, kalp atışının duyulması 8-10 haftalıkken olasıdır. İlk üç aylık dönemin sonunda fetüs, iyi farklılaşmış olmasına karşın henüz sadece 5 cm boyundadır.

Bu arada, annede de hızlı değişimler olmaktadır. Yüksek düzeydeki progesteron, üreme sisteminde bazı değişiklikler başlatır: Servikste artmış olan mukus, enfeksiyona karşı koruyucu bir tıkaç oluşturur, plasentanın anne tarafı büyür, rahim genişler ve (hipotalamus ve hipofiz üzerindeki negatif geri bildirimle) yumurtlama ve menstrüal döngü durur. Göğüsler hızla büyür ve çoğunlukla duyarlı hale gelir. Gebe kadınların yaklaşık dörtte üçü, mide bulantı yaşamaktadır; ilk üç aylık dönemdeki bu bulantıya yanlış olarak "sabah bulantısı" denmektedir.

Anne ve gelişmekte olan fetüsün arasındaki plasenta bağlantısı, yararlı maddelerin olduğu kadar zararlı olanların da geçişine izin verir. Bu nedenle, gebelik süresince alkol almak yüksek risk oluşturur. Fetüsün gelişmekte olan merkezi sinir sistemine ulaşan alkol, öldürücü alkol sendromu adı verilen, zeka geriliği ve başka birçok ciddi doğum kusurlarına yol açan duruma neden olabilir. Aynı şekilde, sigara içmek de düşük doğum ağırlığı ve başka sağlık sorunlarına yol açabilmektedir.

İkinci Üç Aylık Dönem

İkinci üç aylık dönemde, rahim gebeliği belli edecek ölçüde genişlemiştir. Fetüs 30 cm boya ulaşmış ve çok etkindir. Anne, fetüsün hareketlerini ikinci üç aylık dönemin ilk ayında hissedebilir; bir iki ay sonra da fetüs hareketleri karın duvarından izlenebilir. hCG azalınca, hormon düzeyleri düşer; korpus luteum bozunur ve gebeliği sürdüren hormon olan progesteron üretimini tümüyle plasenta üstlenir.

Üçüncü Üç Aylık Dönem

Son üç aylık dönemde fetüs, 3-4 kg ağırlığa ve 50 cm boya erişmiştir. Bulunduğu yeri iyice doldurduğundan hareketliliği de azalmıştır. Fetüs büyüyüp etrafındaki rahim de genişledikçe, annenin karın içi organları baskı altında kalıp yer değiştirdiğinden, sık idrara çıkma ve bazı sindirim zorlukları gözlenir.

Doğum, fetüs ve plasentayı vücudun dışına itme amaçlı bir dizi güçlü, ritmik rahim kasılmaları olan **sancılarla** başlar. Yakın çalışmalara göre, tam gelişmiş fetüs, annede yangısal tepkiye yol açan hormonlar ve bazı akciğer proteinleri üretmektedir (bakınız Bölüm 43). Ancak, yangının doğum sancılarını tetikleyip tetiklemediğini belirlemek için daha ileri çalışmalar gereklidir.

Sancılar başlayınca, bölgesel düzenleyicilerin (prostaglandinler) ve hormonların (başta estradiol ve oksitosin) karmaşık etkileşimleri, rahmin kasılmalarını ve sürdürülmesini daha da uyarır ve düzenlerler (**Şekil 46.18**). Oksitosin etkisiyle oluşan pozitif geri bildirim döngüsü (bakınız Bölüm 45), rahmin daha çok kasılmasını, o da daha çok oksitosin salgılanmasını tetikler.

Estradiol
Yumurtalıklardan
Rahimdeki oksitosin reseptörlerini uyarır
Oksitosin
fetustan ve annenin posterior hipofizinden
Rahim kasılmasını uyarır
Plasentayı prostaglandinler yapmak için uyarır
Prostaglandinler
Rahmin daha çok kasılmısın uyarır
Pozitif geri bildirim

▲ **Şekil 46.18 Doğum sancılarında pozitif geri bildirim.**

Gebeliği 39 haftanın sonunda olan bir kadına tek doz oksitosin nasıl bir etki yapacaktır?

Plasenta
Göbek kordonu
Rahim
Serviks

❶ Serviksin genişlemesi

❷ Doğum: yavrunun dışarı çıkışı

Rahim
Plasenta (ayrılıyor)
Göbek kordonu

▲ **Şekil 46.19 Doğumun üç aşaması.**

Doğumun tipik olarak üç aşaması vardır (**Şekil 46.19**). İlk aşamada serviks incelir ve açılır (genişleme). İkincisi, bebeğin dışarı çıkması ya da doğumdur. Süregelen güçlü kasılmalar fetüsü rahmin dışına, vajinaya doğru iter. Doğumun son aşaması plasentanın dışarı atılmasıdır.

Doğum sonrası bakımın sadece memelilere özgü olan bir durumu, **laktasyon,** yani annenin süt üretmesidir. Yeni doğanın emmesine ve doğumdan sonra estradiol düzeyindeki değişimlere tepki olarak, hipotalamus anteriyör hipofizi uyararak, meme bezlerinin süt üretmelerini sağlayacak prolaktin salgılanmasını sağlar. Emme olayı da, posteriyör hipofizden oksitosin salgılanmasını uyararak meme bezlerinden sütün salınmasını tetikler (bakınız Şekil 45.15).

Annenin Embriyo ve Fetüse Karşı Bağışıklık Toleransı

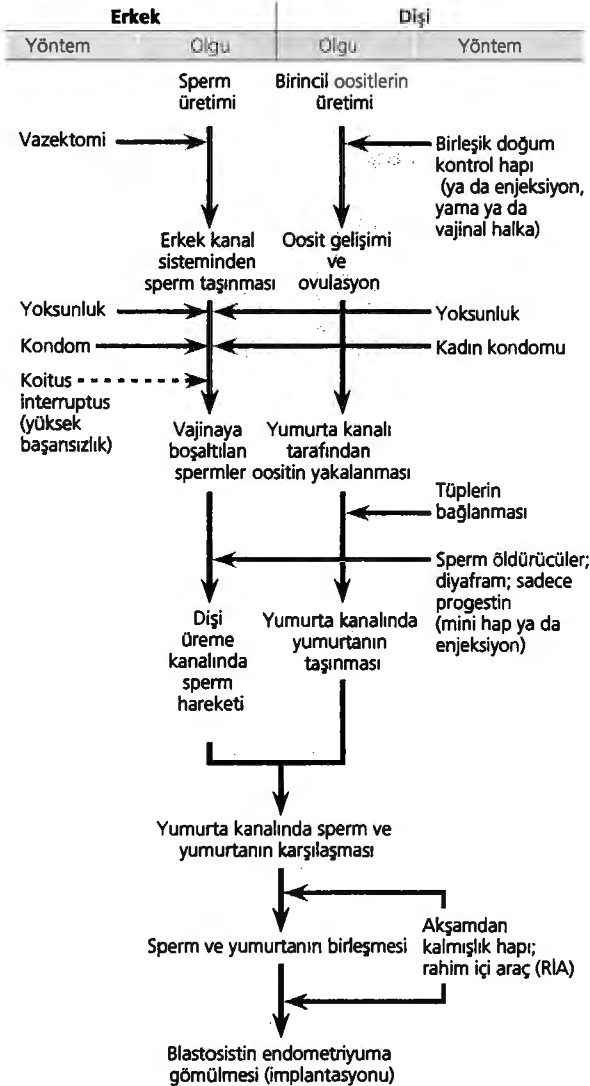
Gebelik bir bağışıklık bilmecesidir. Embriyonun genlerinin yarısı babadan gelmiştir; yani, embriyonun yüzeyindeki çoğu kimyasal markörler anneye yabancıdır. O zaman, anne neden embriyoyu, başka bir kişiden alınmış doku ya da organ naklinde yapacağı gibi yabancı madde olarak ret etmemektedir? İlgi uyandıran ipuçlarından biri, bazı otoimmün bozukluklar ile gebelik arasındaki ilişkide yer almaktadır. Örneğin, bir otoimmün hastalık olan eklem romatizmasının semptomları, gebelik sırasında hafiflemektedir. Yani, bağışıklık sisteminin genel düzenlenmesi, üreme sürecinde değişim göstermektedir. Bu değişiklikleri ve fetüsü nasıl koruduklarını belirlemek halen bağışıklık bilimcilerinin üzerinde çalıştıkları bir konudur.

Gebelikten Korunma ve Gebeliğin Sonlandırılması

Gebeliğin bilerek önlenmesi, yani **doğum kontrolü** birkaç şekilde yapılabilir. Bazı korunma yöntemleri, gamet gelişimini ya da erkek ve dişi gonadlarından serbest bırakılmalarını önlemektedir; diğerleri, sperm ve yumurtayı birbirinden ayrı tutarak döllenmeyi engellemektedir; başkaları ise embriyonun yerleşimini önlemektedir. Korunma yöntemleri hakkında ayrıntılı bilgi edinmek için bu konuda çalışan bir sağlık

uzmanına başvurmak gereklidir. Aşağıdaki en sık rastlanan yöntemlerle ilgili kısa bilgiler ve **Şekil 46.20**'deki şema, bu konuda tüm yanıtları içermemektedir.

Cinsel birleşmeden uzak durularak ya da canlı spermlerin yumurta ile temasını önleyen bazı engellerle döllenme engellenebilir. **Ritim yöntemi** ya da **doğal aile planlaması** olarak da adlandırılan geçici uzak durma, gebe kalma olasılığının en yüksek olduğu dönemde ilişkiden kaçınmadır. Yumurtanın yumurta kanalında canlı kalma süresi 24-48 saat, spermin de 5 güne kadar olduğu için, bu yöntemi



▲ **Şekil 46.20 Bazı korunma yöntemlerinin mekanizmaları.** Kırmızı oklar, bu yöntemlerin, araçların ya da ürünlerin, sperm ve birincil oositlerin üretiminden, yerleşmiş, gelişmekte olan bir embriyoya değin yer alan olaylara etkili oldukları yerleri göstermektedir.

kullanan bir çift, yumurtlamadan birkaç gün önce ve birkaç gün sonra süreleri arasında ilişkide bulunmamalıdır. Yumurtlamanın en uygun zamanını saptamak için servikste-ki mukus değişimi ve adet döngüsündeki vücut sıcaklığının izlenmesi, uygulanabilecek bazı yöntemlerdendir. Yani, doğal aile planlaması, çiftlerin bu fizyolojik belirtiler hakkında bilgi sahibi olmalarını gerektirmektedir. Bu yöntemi izleyen çiftlerdeki gebelik oranının % 10-20 arasında olduğu da göz önünde tutulmalıdır. (Gebelik oranı, belli bir gebeliği önleme yöntemi kullanan her yüz kadından bir yıl içinde hamile kalanların oranıdır.) Bazı çiftler, gebelik olasılığını *artırmak* için yumurtlama zamanı yöntemini kullanmaktadırlar.

Döllenmeyi önlemek için bir yöntem de, *coitus interruptus*, yani geri çekilme (ejakulasyondan önce penisin vajinadan çekilmesi) olup, güvenilir değildir. Bir önceki ejakulasyondan kalan spermler, salgılar içinde taşınabilirler. Dahası, bir anlık gecikme onlarca milyon spermin geri çekilemeden boşalmasına yol açabilir.

Gebe kalmanın önlenmesinde spermle yumurtanın karşılaşmasının engellendiği bazı yöntemlerde, gebe kalma olasılığı % 10'dan azdır. **Kondom,** ince, lateks ya da doğal zardan yapılmış olup, semeni içinde tutmak amacıyla penise takılmaktadır. Cinsel açıdan etkin bireyler için lateks kondomlar, AIDS de dahil olmak üzere cinsel yolla bulaşan hastalıkların önlenmesinde oldukça etkindirler. (Bu korunma, yine de yüzde yüz değildir.) Başka bir engelleyici de kubbe şeklinde kauçuk bir araç olan **diyafram** olup, ilişkiden önce vajinanın üst kısmına yerleştirilir. Her iki araç da, spermisidal (sperm öldürücü) köpük ya da jellerle birlikte kullanıldıklarında gebe kalma oranı daha da azalmaktadır. Diğer bir araç da, "kadın kondomudur".

İlişkiden tümüyle uzak durmanın dışındaki en etkili doğum kontrol yöntemleri, kısırlaştırma, rahim içi araçlar (RİA) ve hormonal yöntemlerdir. Kısırlaştırma (ileride söz edilecek) hemen hemen % 100 etkindir. RİA, gebelik oranı % 1 ya da daha az ve geri dönüşü olası olan, A.B.D. dışında en sık kullanılan yöntemdir. Bir doktor tarafından rahme yerleştirildiğinde RİA, döllenmeyi ve implantasyonu önlemektedir. **Doğum kontrol hapları** şeklindeki hormonal önleyicilerin de gebelik oranları % 1 ya da daha düşüktür.

En sıklıkla verilen doğum kontrol hapları, sentetik bir östrojen ve sentetik bir progestin (progesteron benzeri hormon) karışımıdır. Bu karışım, ovaryum döngüsündeki negatif geri bildirimi taklit ederek, hipotalamustan GnRH salınmasını engellemekte, dolayısıyla da hipofizin FSH ve LH salgılamasını durdurmaktadır. LH salınmasının engellenmesi, yumurtlamayı durdurmaktadır. Buna ek olarak, haplardaki düşük düzeydeki östrojenlerle FSH salgılanması engellenince, foliküller de gelişememektedir. Başka benzer bileşenli hormonlar da, enjekte edilebilen, vajinaya yerleştirilen bir halka ya da deriye yapıştırılan bant şeklinde olabilmektedirler. Doğum kontrol hapları, yüksek dozlarda "akşamdan kalmışlık" ilaçları olarak da kullanılabilmektedir. Korunmasız

ilişkiden sonraki üç gün içinde kullanıldıklarında, yaklaşık % 75 oranında döllenmeyi ya da implantasyonu engellemektedirler.

Hormonal başka bir koruyucu da, sadece progestin içermektedir. Serviksteki mukusun kalınlaşmasını sağlayan progestin, spermlerin rahme girişlerini engeilemektedir. Progestin ayrıca, yumurtlama sıklığını azaltmakta ve endometriyumda oluşturduğu değişikliklerle, eğer döllenme olmuşsa, implantasyonu bozmaktadır. Progestin, etkisi üç ay süren enjeksiyonlarla ya da günlük alınan tabletlerle de ("mini tablet") uygulanmaktadır. Progestin ile gebe kalınma riski çok düşüktür.

Hormonal koruyucuların hem yararlı etkileri hem de zararlı yan etkileri vardır. Kombinasyon hapı alan kadınlarda kalp-damar hastalıkları oluşabilmektedir. Sürekli sigara içen kadınlarda, eğer ağızdan alınan haplar da kullanıyorlarsa, kalp-damar hastalığından ölme riski, üç ile on kez artmaktadır. Sigara içmeyen kadınlarda doğum kontrol hapları, anormal kan pıhtılaşma riski, yüksek tansiyon, kalp krizi ve felç riskini biraz artırmaktadır. Ağızdan alınan haplar bu kalp-damar hastalıkları riskini artırmakla birlikte, gebelikten kaynaklanan tehlikeleri yok etmektedir; doğum kontrol hapı kullanan kadınlardaki ölüm oranı, gebe kadınların yarısı kadardır. Ayrıca haplar, yumurtalık ve endometriyum kanserlerinin oluşma riskini azaltmaktadır.

Henüz başarılamamış bir çalışmanın amacı da, erkekler için geri dönüşlü kimyasal bir koruyucu geliştirmektir. Bazı araştırmalar, gonadotropin salınmasını baskılayarak spermatogenezi engelleyecek hormon bileşimleri üzerine yoğunlaşmıştır. Bu bileşimlerde yer alan testosteronun iki istenen etkisi vardır: hipotalamus ve hipofizin üreme ile ilgili işlevlerini engellemek ve ikincil eşey özelliklerini sürdürmek. Bazı ümit verici sonuçlar alınmış olmasına karşın, erkek hormonal koruyucuları henüz deneme aşamasındadır.

Kısırlaştırma, gamet oluşumu ve salınmasının önlenmesinde kalıcı bir çözümdür. Kadınlarda **tüplerin bağlanması**, genelde yumurta kanallarının bağlanarak ya da tıkanarak, yumurtanın rahme ulaşmasını engellemek şeklinde uygulanmaktadır. Benzer şekilde, erkekte **vazektomi**, spermin üretraya girmesini engellemek için vas deferenslerin kesilerek bağlanmasıdır. Erkek ve kadın kısırlaştırma işlemleri, görece güvenli ve zararsızdır. Her iki işlemde de, eşey hormonu salgılanması ve cinsel işlevler etkilenmemekte, kadınlardaki adet döngüleri, erkekte de ejakulat hacmi değişmemektedir. Tüplerin bağlanması ya da vazektomi kalıcı olarak görülse de, her iki işlem de mikro cerrahi ile geriye döndürülebilmektedir.

Gelişmekte olan bir gebeliğin sona erdirilmesi **kürtaj** olarak adlandırılır. Kendiliğinden olan *düşük* ise çok rastlanan bir olgudur; tüm gebeliklerin üçte biri kadar çok sayıda görülür ve çoğunlukla kadın hamile olduğunu fark etmeden gerçekleşir. Toplamda, A.B.D.'de her yıl yaklaşık 850.000 kadın, bir doktor tarafından yapılan kürtajı seçmektedir.

Mifepristone, ya da RU486 olarak tanımlanan bir ilaç, ilk 7 hafta içindeki gebelikleri cerrahi işlem gerekmeden sona erdirebilmektedir. RU 486, rahimdeki progesteron reseptörlerini tıkayarak, gebeliğin sürdürülmesine engel olmaktadır. Az oranda prostaglandinle birlikte alınarak rahim kasılmaları da uyarılmaktadır.

Modern Üreme Teknolojileri

Yakın zamanlardaki bilimsel ve teknolojik gelişmeler, genetik hastalıklar ve kısırlık da dahil olmak üzere birçok üreme sorununa eğilme olanağı yaratmıştır.

Gebelik Sırasında Kusurların Saptanması

Birçok genetik hastalık ve gelişme sorunları, fetüs daha rahimdeyken tanımlanabilmektedir. Duyulamayacak frekanstaki ses dalgaları kullanılarak elde edilen ultrasonografik görüntüler, fetüsün büyüklüğü ve durumunu incelemek için sıklıkla kullanılmaktadır. Amniyosentez ve koriyonik villus örneklemesi, embriyoyu saran dokudan ya da sıvıdan bir iğne yardımıyla fetal hücrelerin alınmasına dayanmaktadır; bu hücreler daha sonra, genetik analizler için kullanılmaktadır (bakınız Şekil 14.19). Fetal doku almak için bir başka teknik de, birkaç fetal hücrenin plasentadan annenin kanına karışması esasına dayanmaktadır. Anneden alınan kan örneği, özgül antikorlarla saptanabilen (fetal hücrelerin yüzeyindeki proteinlere bağlanarak) fetal hücrelerin genetik analizler için ayrılmasına olanak tanımaktadır.

Bir fetüsteki genetik hastalığı tanımlamak, bazı etik soruları doğurmaktadır. Günümüze değin, hemen tüm tanımlanabilen genetik kusurlar fetüs rahimdeyken, hatta birçoğu doğumdan sonra bile tedavi edilememekteydi. Ebeveynler, gebeliği sonlandırmakla, ağır sakatlıkları ve kısa yaşam beklentisi olan çocukları yetiştirmek arasındaki zor seçimi yapmak zorunda kalabiliyorlardı. Bu karmaşık sorunlar, dikkatli ve bilgili kararlarla uzman genetik danışmanlara gereksinim göstermektedir.

Kısırlığın Tedavisi

Çocuk yapamama, -kısırlık- sıklıkla rastlanan, hem A.B.D'de hem de dünya çapında her on çiftten birini etkileyen bir olgudur. Kısırlığın nedenleri çeşitli olup, üreme ile ilgili bir kusur erkek ve kadın için hemen hemen aynıdır. Ancak, kadınlarda fetüsün genetik anormallikleri olduğu kadar, üreme ile ilgili zorluklar, 35 yaşın üzerinde giderek artmaktadır. Kanıtların gösterdiğine göre, bu artan riskin büyük oranda sorumlusu, oositlerin mayozda geçirdikleri sürenin uzamasıdır.

Üreme teknolojileri, bazı kısırlık sorunlarına çözüm oluşturabilmektedir. Hormon tedavisi bazen sperm ve yumurta üretimini artırmakta, cerrahi ise, tıkanmış ya da gerektiği gibi gelişememiş kanalların düzeltilmesini sağlayabilmektedir. Kısır olan birçok çift, **yardımlı üreme teknoloji-**

lerine başvurmakta, yumurtaların (ikincil oositlerin) cerrahi yöntemle kadının yumurtalıklarından hormonal uyan sonrasında çıkarılması, döllenmesi ve erken embriyoların kadının vücuduna geri yerleştirilmesi şeklindeki işlemden geçmektedirler. Kullanılmayan yumurtalar, sperm ve embriyolar bazen daha sonraki gebelik denemeleri için dondurularak saklanmaktadır.

***İn vitro* döllenme (IVF)** tekniği, oositlerle spermleri bir kültür plağında karıştırmaya dayanmaktadır. Döllenmiş yumurtalar, en az sekiz hücre oluşturuncaya değin beklenmekte ve daha sonra kadının rahmine yerleştirilmektedir. Eğer olgun spermler kusurluysa, sayıları düşükse (ejakulatın mililitresinde 20 milyondan az), ya da hiç yoksa, **intrasitoplazmik sperm enjeksiyonu (ICSI)** adı verilen bir teknikle düzeltilmektedirler. IVF'nin bu tipinde, bir spermatidin ya da spermin baş kısmı iğne içine çekilerek, dölleme için doğrudan bir oositin içine enjekte edilmektedir.

Pahalı olmasına karşın, IVF işlemleri bir milyondan fazla çifti çocuk sahibi yapmıştır. Bazı durumlarda, bu işlemler vericilerden alınmış sperm ve yumurtalarla yürütülmektedir. Günümüze değin, kanıtların gösterdiğine göre, IVF işlemlerinden kaynaklanan anormallikler çok azdır.

Döllenme hangi yolla olursa olsun, tek hücreli zigotu çok hücreli bir organizmaya dönüştürecek olan bir gelişme programı bunu izlemektedir. Bu hayret uyandırıcı gelişme programının insanlarda ve diğer hayvanlardaki mekanizmaları 47. Bölümün konusudur.

KAVRAM KONTROLÜ 46.5

1. Neden hCG (insan koriyonik gonadotropin) testi, gebeliğin ilk dönemlerinde çalışıp, geç dönemlerinde çalışmamaktadır? Gebelikte hCG'nin işlevi nedir?
2. Tüplerin bağlanması ile vazektomi hangi açılardan benzeşmektedir?
3. EĞER ÖYLE İSE? Eğer bir spermatid çekirdeği ICSI için kullanıldıysa, gametogenez ve gebe kalmanın hangi aşamaları atlanmıştır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

46 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 46.1

Hayvanlar aleminde hem eşeysiz hem de eşeyli üreme vardır (s. 996-999)

- Hayvanlar hem eşeysiz hem de eşeyli ürerler. **Eşeyli üreme**, erkek ve dişi gametlerin diploid bir **zigot** oluşturmak üzere kaynaşmasını gerektirir. **Eşeysiz üreme**, gametlerin birleşmesi olmaksızın yavruların oluşmasıdır. İkiye bölünme, tomurcuklanma, parçalara ayrılan kısımların rejenerasyonu ve **partenogenez**, değişik omurgasızlarda eşeysiz çoğalmanın mekanizmalarıdır. Genlerin seçilmesini ya da ortadan kaldırılmasını sağlaması, eşeyli üremenin hayvan türleri arasında neden çok yayılım gösterdiğini açıklamaktadır.
- Çoğu hayvanın özellikle eşeyli ya da eşeysiz çoğalmasına karşın, bazıları her ikisini de değiştirerek uygulayabilir. Bu iki tip arasındaki farklılıklar partenogenezle, **hermafroditlikle** ve cinsiyet değişimi ile olası kılınır. Hormonlar ve çevresel etkenler, üreme döngülerini kontrol eder.

? *Partenogenezle oluşmuş bir çift haploid yavru, genetik olarak aynı mıdır?*

KAVRAM 46.2

Döllenme aynı türün sperm ve yumurtalarını bir araya getiren mekanizmalara dayanır (s. 999-1002)

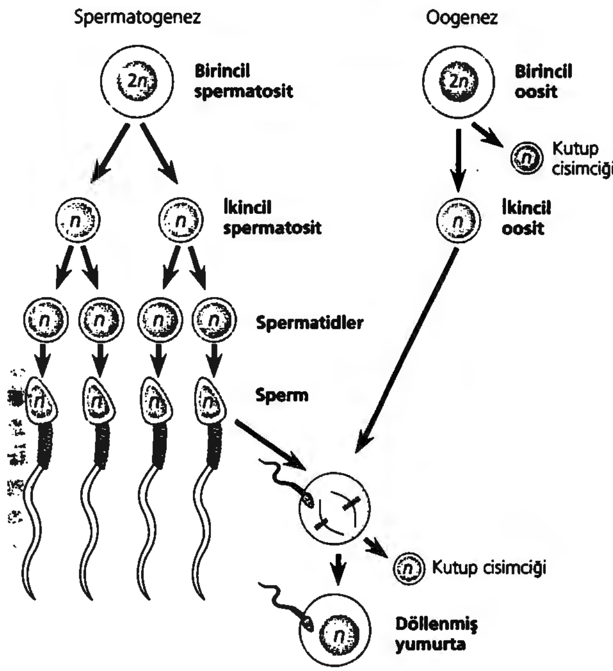
- Döllenme, annenin vücuduna bağlı olarak içte ya da dışta olabilir. Her iki durumda da, döllenme, çevresel etkenlerle belirlenen eşgüdümlü zamanlama, feromonlar, ya da kur yapma davranışı gerektirir. İç döllenme, tipik olarak daha az sayıda yavru ve ebeveynlerin yavruyu daha çok koruması ile karakterizedir. Gamet oluşumu ve taşınması ile ilgili sistemler, vücut boşluğundaki farklılaşmamış hücrelerden, gametleri ve embriyoları taşıyıp koruyan, yardımcı bezlere ve tüplere sahip karmaşık **gonadlara** kadar değişiklik gösterir. Eşeyli üremede birlikteliğin olmasının gerekliliğine karşın, bireyler ve gametler arasında rekabet fırsatının da sağlanması söz konusudur.

? *Aşağıdakilerden hangilerinin sadece memelilere özgü olduğunu belirtiniz: bir dişi rahmi ve bir erkek vas deferensi, uzun süren iç gelişim, yeni doğanlara ebeveynlerin bakması.*

KAVRAM 46.3

Üreme organları gametleri üretir ve nakleder (s. 1002-1008)

- İnsan dişisinin üreme sistemi dışta **labia** ve **klitorisin başı**, içte de **vajina**, **rahim**, **yumurta kanalları** ve **yumurtalıklardan** oluşur. Yumurtalar, yumurtalıklarda (overler) oluşur ve döllendikten sonra rahimde gelişir. Erkeklerde, spermler vücut dışında bulunan **skrotum** içindeki **testislerde** üretilir. Skrotumdan uzanan kanallar, testisleri içteki yardımcı bezlere ve **penisin** çıkışına bağlar. Hem erkeklerin hem de dişilerin **meme bezleri** vardır, ancak süt üretimi sadece dişilerde olur. Birleşme sırasında, hem erkekler hem de dişiler, **vazokonjesyon** ve **miyotoniaya** bağlı olarak belirli vücut dokularında ereksiyon ve sonuçta da **orgazm** yaşarlar.
- Gametogenez, ya da gamet oluşumu, dişilerde **oogenez**, erkeklerde de **spermatogenezden** oluşur. Mayoz, oogenezde bir büyük yumurta oluştururken, spermatogenezde dört sperm üretir. İnsanlarda, sperm oluşumu sürekli, oosit olgunlaşması ise kesintili ve döngüseldir.



Sperm ve yumurtaların büyüklük ve hücresel içerikleri arasındaki farklılıklar, üremedeki özgül işlevleriyle nasıl bağlantılıdır?

KAVRAM 46.4

Tropik ve eşey hormonlarının karşılıklı etkileşimi memelilerde üremeyi düzenler (s. 1008-1011)

- İnsanların erkeklerinde, testislerden salgılanan androjenler (başlıca testosteron), birincil ve ikincil eşey özelliklerinin gelişmesini sağlar. Androjen salgılanması ve sperm üretimi, hipotalamus ve hipofiz hormonlarıyla kontrol edilir.
- İnsanların dişilerinde, hipotalamustan döngüsel olarak salgılanan GnRH, anteriyör hipofizden salgılanan FSH ve LH, üreme döngüsünü yönetir. FSH ve LH, başlıca estradiol ve progesteron olmak üzere östrojenler yoluyla yumurtalık ve rahimde değişiklikler oluşturur. Gelişen folikül ve korpus luteum da, pozitif ve negatif geri bildirimler oluşturarak rahim ve yumurtalık (ovaryum) döngülerini düzenleyen hormonlar salgılarlar.
- **Östrus döngülerinin menstrüal döngülerden** farkı, endometriyum duvarının parçalanma yerine geri emilmesi ve cinsel etkinliğin sadece kızgınlık döneminde yer almasıdır.

Neden anabolik steroidler sperm sayısında azalmaya yol açar?

KAVRAM 46.5

Plasentalı memelilerde, embriyo tüm gelişimini annenin rahminde tamamlar (s. 1011-1018)

- Yumurta kanalında, döllenmeden ve mayozun tamamlanmasından sonra zigot, endometriyuma yerleşmeden önce bölünerek blastosist oluşturur. Tüm temel organlar 8 haftada gelişmeye başlar. Bir annenin kendisine "yabancı" yavrusunu kabul etmesi, bağışıklık sisteminin kısmen baskılandığını gösterir.
- Korunma yöntemleri, gonadlardan olgun gametlerin serbest bırakılmasını, döllenmeyi ya da embriyonun yerleşmesini önleyebilmektedir. Üreme teknolojileri, kısır çiftlere hormonal yöntemlerle ya da *in vitro* döllenmeyle yardımcı olmakta, ayrıca sorunları doğumdan önce belirleyebilmektedir.

Annenin kanındaki oksijen, fetüsün bir vücut hücresine ulaşabilmek için hangi yolu izleyecektir?

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

1. Aşağıdakilerden hangisi partenogenezin özelliğidir?
   a. Bir birey yaşamı içinde cinsiyetini değiştirebilir.
   b. Özelleşmiş hücre grupları yeni bireyler oluşturabilir.
   c. Bir organizma önce erkek sonra dişidir.
   d. Bir yumurta döllenmeden gelişir.
   e. Her iki eşeyin de erkek ve dişi üreme organları vardır.
2. Memelilerin erkeklerinde boşaltım ve üreme sistemleri aşağıdakilerden hangisini birlikte paylaşır?
   a. testisler
   b. üretra
   c. seminal kese
   d. vas deferens
   e. prostat
3. Aşağıdakilerden hangisi uygun olarak *eşleştirilmemiştir*?
   a. seminifer tüp – serviks
   b. Sertoli hücreleri – folikül hücreleri
   c. testosteron – estradiol
   d. skrotum – labia majora
   e. vas deferens – yumurta kanalı
4. LH ve FSH üretiminin zirve noktaları ne zaman oluşur?
   a. rahim döngüsünün menstrüal akış aşamasında
   b. ovaryum döngünün folikül aşamasının başlangıcında
   c. yumurtlamadan hemen önceki dönemde
   d. ovaryum döngünün luteal aşamasının sonunda
   e. menstrüal döngünün salgılama aşamasında
5. İnsanda hamilelik sırasında, tüm organların ilk taslakları (primordiyumları) ne zaman oluşur?
   a. ilk üç aylık dönemde
   b. ikinci üç aylık dönemde
   c. üçüncü üç aylık dönemde
   d. embriyo yumurta kanalındayken
   e. blastosist aşamasında

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   a. Bütün memelilerin menstrüal döngüleri vardır.
   b. Endometriyum duvarı menstrüal döngülerde parçalanırken, östrus döngülerinde geri emilir.
   c. Östrus döngüleri menstrüal döngülerden daha sıktır.
   d. Östrus döngüleri hormonlar tarafından kontrol edilmezler.
   e. Östrus döngüsünde yumurtlama endometriyum kalınlaşmadan oluşur.
7. Aşağıdakilerden hangisinde sayı hem spermatogenez hem de oogenez için aynıdır?
   a. mayotik bölünmelerdeki duraklama sayısı
   b. mayozla oluşan işlevli gametler
   c. her gameti oluşturmak için gereken mayoz bölünme sayısı
   d. belli bir zaman biriminde oluşan gamet sayısı
   e. mayozla oluşan farklı hücre tipleri
8. İnsan üremesiyle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi yanlıştır?
   a. Döllenme yumurta kanalında olur.
   b. Etkili hormonal koruyucular halen sadece kadınlar için bulunmaktadır.
   c. Bir oosit mayozu ancak bir sperm içeri girdikten sonra tamamlar.
   d. Spermatogenezin en erken aşaması seminifer tüplerin boşluğuna en yakın yerde gerçekleşir.
   e. Spermatogenez ve oogenez farklı sıcaklıklara gereksinim duyar.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **ÇİZİNİZ** İnsan spermatogenezinde, bir kök hücrenin mitozu, kök hücre olarak kalan bir hücre ve spermatogoniyum olan bir hücre oluşturur. (a) Bir kök hücre için dört mitoz döngüsü çiziniz ve yavru hücreleri isimlendiriniz. (b) Bir spermatogoniyum için bir mitoz ve onu izleyen bir mayozdan sonra oluşan hücreleri çiziniz. Hücreleri, mitoz ve mayozu isimlendiriniz. (c) Eğer kök hücreler spermatogoniyumlar gibi bölünselerdi ne olurdu?

10. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Hermafroditlik daha çok belli bir yere tutunmuş hayvanlarda gözlenir. Hareketli türlerde hermafroditlik daha seyrek görülür. Neden?

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Yumurtlayan yeni bir solucan türü buldunuz. Dört erişkini disekte ettiniz ve her birinde oositler ve spermler buldunuz. Gonad dışındaki hücreler beş kromozom çifti içermekteydiler. Genetik varyantlar olmadan solucanların kendilerini döllediklerini nasıl anlarsınız?

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Enerji Transferi Hayvanlar ürerken, yavrularına enerji aktarırlar. Bir kurbağa, bir tavuk ve bir insanın üreme başarılarına dişilerin belli enerji yatırımlarının nasıl etkilediği hakkında kısa (100-150 kelimelik) bir deneme yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Eşey Hormonları ve Memeli Üremesi
Aktiviteler İnsan Dişisinin Üreme Sistemi • İnsan Erkeğinin Üreme Sistemi • İnsan Gametogenezi • İnsan Üremesi
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

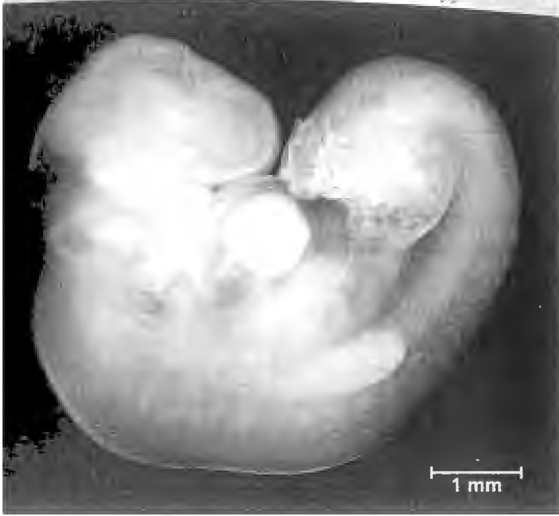
2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Hayvan Gelişimi



▲ **Şekil 47.1 Tek bir hücre, bu oldukça kopleks ve ayrıntılı embriyoya nasıl gelişti?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

47.1 Döllenme ve segmentasyon embriyonik gelişimi başlatır

47.2 Hayvanlardaki morfogenez, hücre biçiminde, konumunda ve hücrenin hayatta kalmasındaki özgül değişiklikleri kapsar

47.3 Sitoplazmik determinantlar ve indükleyici sinyaller hücre akıbetinin belirlenmesine katkıda bulunur

GENEL BAKIŞ

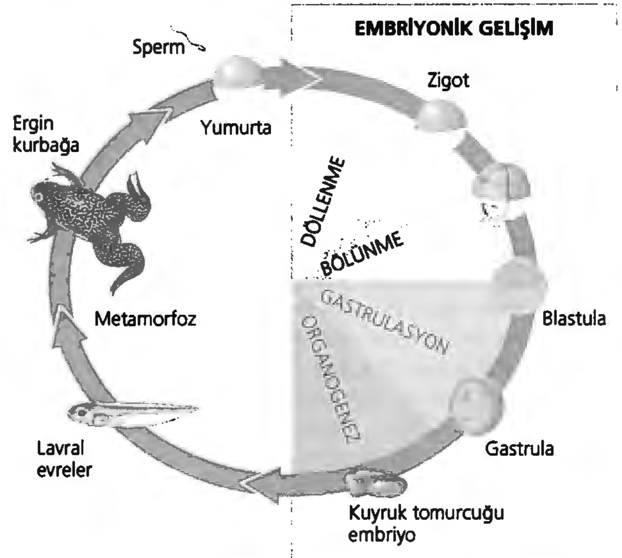
Vücut Yapı Planı

Şekil 47.1'deki 7 haftalık insan embriyosu, gelişimindeki kayda değer önemli birtakım olayları şimdiden gerçekleştirmiştir. Onun kalbi -merkezdeki kırmızı nokta- atmakta ve sindirim kanalı tüm vücut uzunluğu boyunca uzanmaktadır. Omurgayı oluşturacak doku blokları, sırt kısmında sıralanırken, embriyonun beyni de oluşuyor (fotoğrafta, sol üst tarafta).

Gelişim, hayvanın yaşam döngüsünün birçok noktasında meydana gelir (**Şekil 47.2**). Örneğin kurbağada, bir larva (iribaş) ergine dönüştüğünde, başlıca gelişim periyodu, başkalaşımdır (metamorfoz). Erginde gelişimle ilgili diğer olaylar, gonadların sperm ve yumurtalar (gametler) üretmesidir. Bu bölümde, embriyonik gelişim üzerinde duracağız.

Birçok hayvan türünde, embriyonik gelişim, belirli bir sırada ortaya çıkan ortak evreleri kapsar. Bu evrelerden ilki, Şekil 47.2'de gösterildiği gibi, sperm ve yumurtanın birleşerek zigotun meydana getirildiği döllenme olayıdır. Gelişim, segmentasyon evresiyle ilerler; bu evre boyunca zigot, bir seri hücre bölünmesiyle çok hücreli bir embriyoya dönüşür. Segmentasyon evresinde tipik olarak hızlı gerçekleşen ve hücre büyümesinin eşlik etmediği bu bölünmeler, embriyoyu blastula olarak adlandırılan ve içi boş bir topa dönüştürür. Daha sonra blastula, gastrulasyon adı verilen süreçte, kendi üzerine katlanarak, üç tabakalı embriyoyu, yani gastrulayı, meydana getirir. Embriyonik gelişimin son ana evresi olan organogenez boyunca, hücre biçimindeki lokal değişiklikler ve hücrelerin yerleşimindeki büyük ölçekli değişiklikler, henüz gelişmemiş olan organları meydana getirir; ergine ait yapılar, bunlardan gelişir.

Klasik embriyoloji ve moleküler genetik ile bir araya getirmek suretiyle, hayvan gelişimini çalışan biyologlar, döllenmiş yumurtanın ergin bir bireye dönüşmesi konusunda çok şey öğrenmiştir. Embriyo geliştikçe, genlerin ifade edilişinin özgül şekilleri, hücreleri farklı akıbetlere yönlendi-



▲ Şekil 47.2 **Bir kurbağının yaşam döngüsünde gelişim olayları.**

rir. Hayvanlar, oldukça farklı vücut planları sergilemelerine rağmen, birçok temel gelişim mekanizmasını paylaşırlar ve ortak bir regülatör gen setini kullanırlar. Örneğin, bir insan embriyosunda (Şekil 47.1'deki gibi) kalbin yerleşimini tayin eden genin hemen hemen aynı işleve sahip bir benzeri, meyve sineği *Drosophila*'da bulunmaktadır (Araştırıcılar, genin kusurlu olması durumunda sinek kalbinin gelişememesini dikkate alarak, bu *Drosophila* genine *tinman* ismini vermiştir; bu isim, *Oz Sihirbazı* (*The Wizard of* Oz) filmindeki benzer şekilde etkilenen karaktere atfen verilmiştir.)

Gelişim çalışılırken, biyologlar sıklıkla, **model organizmaları** kullanır; bu organizmalar, laboratuvarda çalışılması kolay olan türlere aittir. *Drosophila* kullanışlı bir model organizmadır: yaşam döngüsü kısadır ve mutant bireyler kolayca belirlenebilip çalışılabilir (bakınız Bölüm 15 ve 18). Bu bölümde, biz diğer dört model organizma üzerinde duracağız: denizkestanesi, kurbağa, tavuk ve nematod (yuvarlak solucan). Ayrıca, insan embriyonik gelişiminin bazı yönlerini inceleyeceğiz. İnsan model organizma olmamasına karşın, biz, elbette ki, kendi türümüzle yoğun bir şekilde ilgilenmekteyiz.

Embriyonik gelişimi ile ilgili incelememiz, çoğu hayvan için ortak olan temel evrelerin tanımlanmasıyla başlayacaktır. Daha sonra, vücut formunu meydana getiren hücresel mekanizmaların bazılarına göz atacağız. Son olarak, bir hücrenin belirli bir özelleşmiş rol için kendisini nasıl adadığını değerlendireceğiz.

KAVRAM 47.1

Döllenme ve segmentasyon embriyonik gelişimi başlatır

Embriyonik gelişimle ilgili daha önce verilmiş genel bilgileri aklımızda tutarak, haploid yumurta ve spermin diploid zigot oluşturması olayı olan **döllenme** kapsamındaki olaylara daha yakından bakalım.

Döllenme

Yumurta yüzeyindeki moleküller ve olaylar, döllenmenin her basamağında kritik rol oynarlar. İlk olarak sperm, plazma zarına ulaşmak için yumurtayı çevreleyen koruyucu tabakayı eritir ya da bu tabakanın içine girer. Daha sonra, sperm yüzeyindeki moleküller, yumurta yüzeyindeki reseptörlere bağlanır ve aynı türün sperminin yumurtayı döllediğini garantiye almaya yardımcı olur. Son olarak, yumurta yüzeyindeki değişiklikler, birçok sperm çekirdeğinin yumurtaya girişini, yani polispermiyi, engeller. Eğer polispermi gerçekleşmiş olsaydı, embriyodaki anormal kromozom sayısı öldürücü olacaktı.

Döllenme sırasında hücre yüzeyinde gerçekleşen olaylar, en geniş şekliyle denizkestanelerinde çalışılmıştır (Echinodermata şubesinin üyeleri, bakınız Bölüm 33.43). Denizkestanesi gametlerini toplamak kolaydır ve gametler vücut dışında döllenir. Sonuç olarak, araştırıcılar, laboratuvarda tuzlu su içinde yumurtaları ve spermleri birleştirerek, döllenmeyi ve takip eden olayları basit bir şekilde gözlemleyebilir. Dahası, denizkestanelerindeki döllenme olayı, omurgalılardaki aynı süreç için iyi bir genel model sağlar.

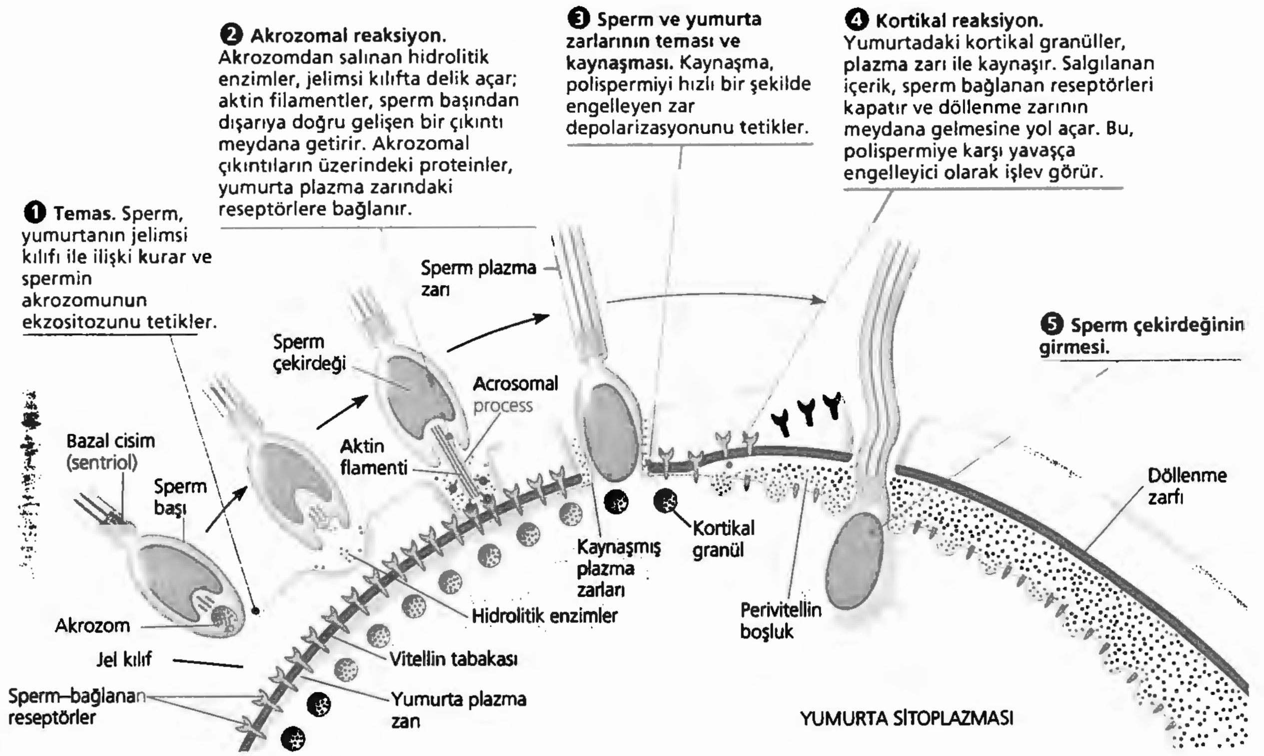
Akrozomal reaksiyon

Denizkestaneleri gametlerini su içine bıraktıklarında, yumurtayı çevreleyen jel şeklindeki kılıf, yumurtaya doğru yüzen spermleri cezbeden çözünür moleküller yayar. Denizkestanesi sperminin başı, denizkestanesi yumurtasının jel kılıfına temas eder etmez, jel kılıftaki moleküller, spermde **akrozomal reaksiyonu** tetikler (**Şekil 47.3**). Bu reaksiyon, spermin ucunda bulunan ve özelleşmiş bir vezikül olan **akrozomdan** hidrolitik enzimlerin salınmasıyla başlar. Bu enzimlerin jel kılıfı kısmen sindirmesi, sperme ait *akrozomal çıkıntı* adı verilen bir yapının uzayarak kılıfın içerisine girmesini sağlar. Uzatılmış akrozomal çıkıntının ucundaki protein moleküleri, yumurtanın plazma zarından dışarı doğru uzanan özgül reseptör proteinlerine bağlanır. Bu "anahtar-kilit" tanıması, denizkestaneleri ve dış döllenme görülen diğer türler için özellikle önemlidir, çünkü çevredeki su diğer türlerin gametlerini de içerebilir.

Akrozomal çıkıntının ucu ve yumurta üzerinde bulunan reseptörler arasındaki temas, sperm ve yumurta plazma zarlarının kaynaşmasına yol açar. Yumurtanın plazma zarındaki iyon kanallarının açılmasıyla, sperm çekirdeği yumurta sitoplazmasına girer. Sodyum iyonları yumurta içine difüze olur ve zar potansiyelinde düşüşe yani *depolarizasyona* sebep olur (bakınız Bölüm 7). Bir spermin yumurtaya bağlanmasını takiben 1-3 saniye içerisinde depolarizasyon gerçekleşir. Bu depolarizasyon, ilave bir spermin yumurta zarıyla kaynaşmasını engelleyerek, **polispermiye karşı hızlı bir blok** gibi davranır.

Kortikal reaksiyon

Zar depolarizasyonu yalnızca bir dakika kadar sürer. Polispermiye karşı daha uzun süreli bir blok, yumurta plazma zarının hemen altında, yani *korteks* olarak bilinen sitoplazma kısmında yer alan veziküller tarafından sağlanır. Kortikal granüller adı verilen bu veziküller, spermin yumurtaya bağlanmasını takiben birkaç saniye içerisinde, yumurta plazma zarıyla kaynaşır (bakınız Şekil 47.3, ❹). Kortikal granüllerin içerikleri, plazma zarıyla yumurtanın hücre dışı matriksi tarafından oluşturulmuş bir yapı olan *vitellin tabakası* arasındaki boşluğa verilir. Granüllerden salınan enzimler ve diğer makromoleküller, yumurtadan vitellin tabakayı ayıran ve bu tabakayı sertleştirerek koruyucu bir döllenme zarfı oluşturan bir kortikal reaksiyonu tetikler. İlave enzimler, kalan reseptör proteinlerin dış kısımlarını bunlara tutunmuş spermlerle birlikte tutar ve salar. Döllenme zarfı ve yumurta yüzeyinde-



▲ **Şekil 47.3 Deniz kestanesinin döllenmesi sırasında akrozomal ve kortikal reaksiyonlar.** Tek bir sperm ve yumurtanın temas kurmasını izleyen olaylar sonucunda yalnızca bir sperm çekirdeği yumurtanın sitoplazmasına girer.

Yukarıdaki ikon, ergin bir denizkestanesinin basitleştirilmiş bir çizimidir. Bu bölüm boyunca, bu ve ergin kurbağa, tavuk, yuvarlak solucan ve insana ait diğer ikonlar, bazı şekillerde embriyoları incelenmiş olan hayvanlara işaret etmektedir.

ki diğer değişiklikler, birlikte, ilave bir sperm çekirdeğinin girişini engeller ve böylece polispermiye karşı daha uzun süreli **yavaş bir blok** gibi davranır.

Döllenme zarfının oluşumu yumurtada daha fazla kalsiyum iyonu (Ca^{2+}) konsantrasyonu gerektirir. Kalsiyum iyonu konsantrasyonundaki bir değişim kortikal reaksiyonu tetikler mi? Bu soruyu cevaplamak için, Kaliforniya Üniversitesi, Berkeley'deki araştırıcılar, döllenme sırasında yumurtadaki Ca^{2+} iyonlarının miktarı ve dağılımını belirlemek için kalsiyuma duyarlı bir boya kullandılar. Bir sonraki sayfada yer alan **Şekil 47.4**'de açıklandığı gibi, onlar Ca^{2+} iyonunun yumurtada, döllenme zarfının görünümüyle ilişkili olan bir dalga şeklinde yayıldığını bulmuştur. Daha sonra yapılan çalışmalar endoplazmik retikulumdan sitosole kalsiyum iyonu salınımının, spermin bağlanmasıyla aktive olan bir sinyal iletim yolu ile kontrol edildiğini göstermiştir. Ca^{2+} iyonu seviyelerindeki artış, kortikal granüllerin plazma zarı ile kaynaşmasına yol açar. En fazla ayrıntı denizkestanelerinde anlaşılmış olmasına karşın, Ca^{2+} iyonları ile tetiklenen kortikal reaksiyon balık ve memeli gibi omurgalılarda da görülmektedir.

Yumurtanın aktivasyonu

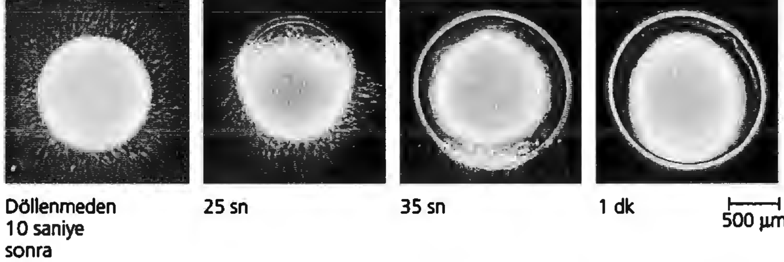
Döllenmenin ana işlevi, iki bireyden gelen haploid kromozom takımlarını tek bir diploid hücrede, yani zigotta, birleştirmektir. Ancak, döllenme olayları aynı zamanda embriyonik gelişimin başlamasını tetikleyen ve yumurtayı aktive eden metabolik reaksiyonları başlatır. Örneğin, döllenmeyi takiben yumurtada, hücresel solunum hızında ve protein sentezinde belirgin bir artış olmaktadır.

Yumurtanın aktivasyonunu ne tetikler? Çalışmalar, döllenmemiş bir yumurtaya Ca^{2+} iyonu enjekte etmenin, spermin yokluğuna rağmen birçok türde yumurta metabolizmasını aktive ettiğini göstermiştir. Bu nedenle araştırıcılar kortikal reaksiyona yol açan Ca^{2+} iyonu konsantrasyonundaki yükselmenin aynı zamanda yumurta aktivasyonuna da yol açtığı sonucuna varmışlardır. Daha sonra yapılan deneyler, çekirdek yumurtadan çıkarılsa bile yapay aktivasyonun mümkün olabileceğini göstermiştir. Bu bulgu, yumurta aktivasyonunun yalnızca yumurta sitoplazmasında halihazırda bulunan proteinlere ve mRNA'lara gereksinim duyduğunu göstermektedir.

▼ **Şekil 47.4** SORGULAMA

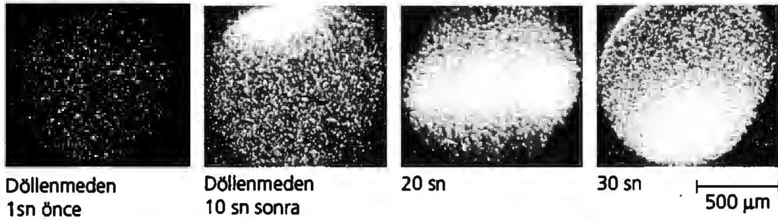
Bir yumurtadaki Ca^{2+} iyonlarının dağılımı, döllenme zarfının oluşumu ile ilişkili midir?

DENEY Döllenme esnasında, yumurta plazma zarı ile kortikal granüllerin kaynaşması, döllenme zarfının, spermin bağlandığı noktadan itibaren yükselmesine ve yumurta etrafına yayılmasına neden olur.

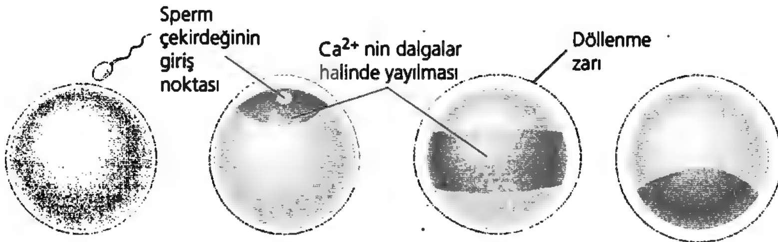


Kalsiyum iyon (Ca^{2+}) sinyalizasyonu, nörotransmitter salınımı, insülin salgılanması ve bitkilerde polen tüpü oluşumu esnasında, veziküllerin plazma zarı ile kaynaşması olayına katılır. Rick Steinhardt, Gerald Schatten ve arkadaşları, daha sonra Berkeley'de bulunan California Üniversitesi'nde, Ca^{2+} iyon seviyelerindeki artışın, benzer şekilde kortikal granül kaynaşmasını tetiklediği varsayımında bulunmuşlardır. Bu hipotezi test etmek için, denizkestanesi yumurtalarında, sperm bağlandıktan sonra serbest Ca^{2+} iyonlarının salınımını, bu sürecin döllenme zarfı oluşumu ile uyumlu olup olmadığını görmek için, takip etmişlerdir. Serbest Ca^{2+} iyonlarına bağlandığında parlayan flüoresan bir boya, döllenmemiş yumurtalara enjekte edilmiştir. Araştırıcılar daha sonra, denizkestanesi spermlerini eklemişler ve flüoresan mikroskop ile yumurtaları gözlemlemişlerdir. Schatten ve arkadaşları, daha sonra deneyi daha duyarlı bir boya kullanarak tekrarlamış ve burada gösterilen sonuçları elde etmiştir.

BULGULAR Sperm girişinin olduğu noktada, sitosolik Ca^{2+} iyonu konsantrasyonunda bir artış başlamış ve yumurtanın diğer tarafına dalga halinde yayılmıştır. Dalga geçtikten biraz sonra, döllenme zarfı yükselmiştir.



SONUÇ Araştırıcılar, Ca^{2+} iyonu salınımının, kortikal reaksiyon ve döllenme zarfının oluşumu ile ilintili olduğu sonucuna varmışlardır. Bu bulgu, Ca^{2+}iyonu seviyelerindeki bir artışın, kortikal granül kaynaşmasını tetiklediği hipotezini desteklemektedir.



KAYNAK R. Steinhardt et al., Intracellular calcium release at fertilization in the sea urchin egg, *Development Biology* 58:185-197 (1977). M. Hafner et al., Wave of free calcium at fertilization in the sea urchin egg visualized with Fura-2, *Cell Motility and the Cytoskeleton* 9:271-277 (1988).

(MB) MasteringBiology'deki ilişkili deneysel sorgulamaya bakınız.

EĞER ÖYLE İSE? Farz edelim ki size yumurtaya girebilen ve Ca^{2+} iyonuna bağlanıp, fonksiyonunu bloke edebilen bir kimyasal bileşik verilmiş olsun. Bu bileşiği, Ca^{2+} iyonu seviyelerinde bir artışın, kortikal granül kaynaşmasını tetiklediği hipotezini test etmek için ne şekilde kullanırdınız?

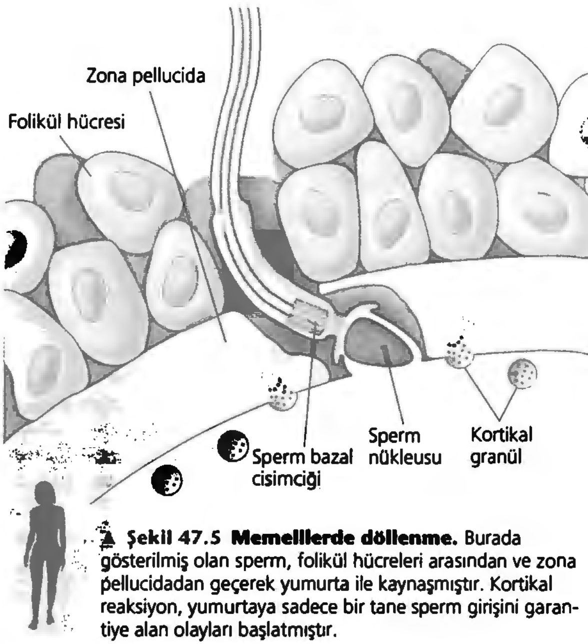
Sperm çekirdeğinin denizkestanesi yumurtasına girmesinden yaklaşık 20 dakika sonra, sperm ve yumurta çekirdekleri kaynaşır. DNA sentezi başlar ve döllenme evresinin sonuna gelindiğinin bir işareti olan ilk hücre bölünmesi yaklaşık 90 dakika sonra gerçekleşir.

Diğer türlerdeki döllenme, denizkestanelerindeki döllenme işlemleriyle birçok özelliği paylaşır. Ancak, olayların zamanlaması ve yumurtanın döllendiği anda içinde bulunduğu mayoz bölünme evresi farklılık gösterir. Denizkestanesi yumurtaları, dişiden salındığı anda çoktan mayozu tamamlamış olur. Diğer türlerde, yumurtalar mayozun özgül bir evresinde kalır ve döllenme gerçekleşmeden mayotik bölünmelerini tamamlamazlar. Örneğin insan yumurtaları, döllenmeden önce mayoz II'nin metafaz evresinde kalırlar (Şekil 46.12'ye bakınız).

Memelilerde döllenme

Denizkestanelerinde ve diğer birçok deniz omurgasızında görülen dış döllenmeden farklı olarak, memelileri de kapsayan karasal hayvanlardaki döllenme, iç döllenme şeklindedir. Memeli dişi üreme kanalının salgıları, sperm için nemli bir ortam yaratmakla kalmaz, aynı zamanda sperm hareketliliği ve yapısında değişiklikleri de beraberinde getirir. Bu değişikliklerin meydana gelmesinden sonra, sperm yumurtayı dölleme kapasitesine sahip olur. İnsanlarda, bu süreç yani *kapasitasyon*, spermin dişi üreme kanalına girmesini takiben ilk 6 saat içerisinde gerçekleşir.

Gelişen folikülün destek hücreleri, memeli yumurtasını çevreler ve ovulasyon sırasında ve sonrasında yumurta ile birlikte kalır (bakınız Şekil 46.12). Spermin, yumurtanın hücre dışı matriksine yani **zona pellucida**ya ulaşabilmesi için öncelikle folikül hücrelerinin bu tabakadan geçmesi gerekmektedir. Zona pellucida içerisinde, sperm için reseptör görevi gören bir eleman bulunmaktadır. Spermin bu reseptöre bağlanması, spermin zona pellucidadan yumurtaya geçişini kolaylaştıracak akrozomal bir reaksiyonu indükler. Bu bağlanma aynı zamanda spermin üzerinde bulunan ve yumurtanın plazma zarına bağlanan bir proteini açığa çıkarır. Bu noktada, iki hücre kaynaşır (**Şekil 47.5**).



▲ **Şekil 47.5 Memelilerde döllenme.** Burada gösterilmiş olan sperm, folikül hücreleri arasından ve zona pellucidadan geçerek yumurta ile kaynaşmıştır. Kortikal reaksiyon, yumurtaya sadece bir tane sperm girişini garantiye alan olayları başlatmıştır.

Denizkestanesinin döllenmesinde olduğu gibi spermin bağlanması, memeli yumurtasında, enzimlerin kortikal granüllerden hücre dışına salınmasını yani kortikal reaksiyona yol açan değişiklikleri tetikler. Bu enzimler, daha sonra polispermiye karşı yavaş blok olarak işlev gören zona pellucidadaki değişiklikleri katalizler (memelilerde polispermiye karşı hızlı blok tanımlanmamıştır).

Sperm ve yumurta zarlarının kaynaşmasından sonra, tüm sperm yumurta içine alınır. Her iki haploid çekirdeğin zarfları parçalandıktan sonra, sperm ve yumurta kromozomları tek bir mitotik iğ ipliği üzerinde organize olurlar. Ancak ilk bölünmeden sonra, nükleer zara sahip olan gerçek bir diploid çekirdek vardır.

Toparlayacak olursak, memelilerdeki döllenme denizkestanelerindekinden çok daha yavaş gerçekleşmektedir. İlk hücre bölünmesi memelilerde spermin bağlanmasını takiben 12-36 saat sonra gerçekleşirken, denizkestanelerinde 90 dakika sonra gerçekleşmektedir. Bu hücre bölünmesi, döllenmenin sonunu ve bir sonraki evre olan segmentasyonun başlangıcını belirlemektedir.

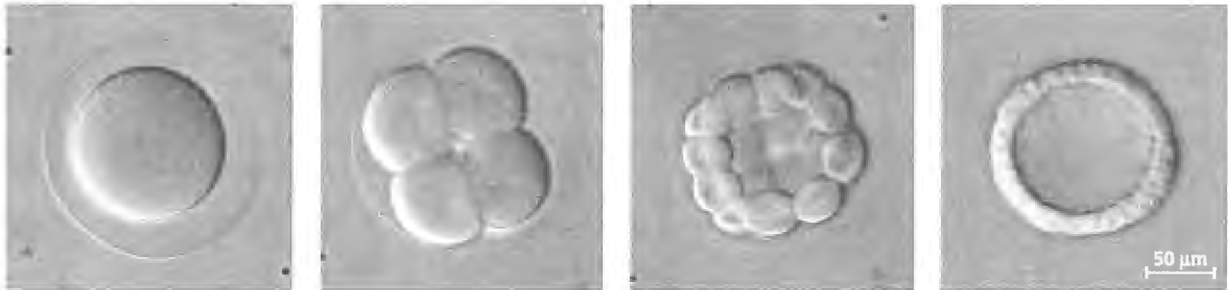
Segmentasyon

Döllenme tamamlandıktan sonra, birçok hayvan türü, erken gelişimin **segmentasyon** evresini karakterize eden ve birbirini izleyen hızlı bölünmelere uğrar. Segmentasyon sırasında, hücre döngüsü esas olarak S (DNA sentezi) ve M (mitoz) evrelerini içerir. Hücreler G_1 ve G_2 evrelerini atlarlar; çok az protein sentezlenir ya da hiç sentezlenmez (hücre döngüsünü incelemek için Şekil 12.6'ya bakınız). Sonuç olarak segmentasyon, döllenmiş iri yumurtanın sitoplazmasını, **Şekil 47.6**'da gösterilmiş olan **blastomer** adı verilen çok sayıda daha küçük hücreye böler.

İlk 5-7 segmentasyon bölünmesi, **blastosöl** adı verilen sıvı dolu bir boşluğu çevreleyen içi boş bir topu yani **blastula**yı meydana getirir (bakınız Şekil 47.6).

Segmentasyon Çeşitleri

Kurbağalarda ve diğer birçok hayvanda, vitellüsün dağılımı, segmentasyonun şeklini etkileyen anahtar faktördür. Vitellüs genellikle yumurtanın **vejetal kutup** adı verilen kutbunda toplanmıştır. Karşı kutup olan **animal kutba** doğru gidildikçe, vitellüs konsantrasyonu azalmaktadır. Vitellüs dağılı-



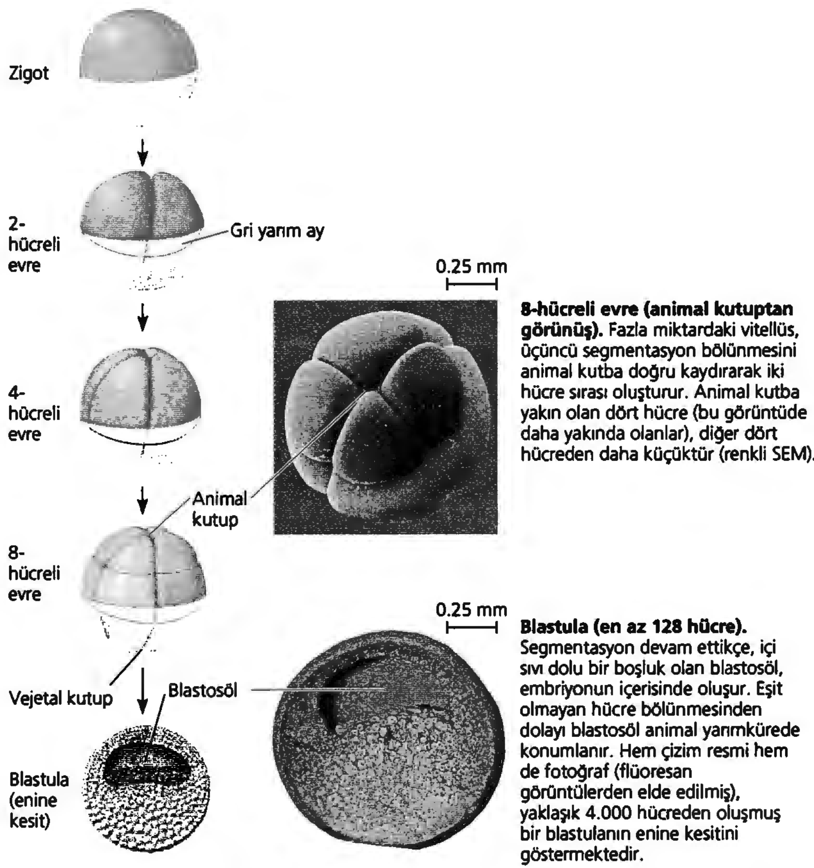
(a) Döllenmiş yumurta. Burada, döllenme zarfı tarafından sarılmış, ilk segmentasyon bölünmesinden hemen önceki zigot görülmektedir.

(b) Dört hücreli evre. İkinci segmentasyon bölünmesi, henüz tamamlanmış olduğundan hücre çiftleri arasındaki iğ ipliklerinin kalıntıları görülebilmektedir.

(c) Erken blastula. Bundan sonraki bölünmede, embriyonun etrafı halen daha döllenme zarfı ile çevrelenmiş çok hücreli bir top şeklindedir. Blastosöl, merkezde oluşmaya başlamıştır.

(d) Geç blastula. Hücrelerden oluşmuş tek bir tabaka, büyük bir blastosölü çevreler. Burada gözükmemesine karşın, döllenme zarfı halen daha mevcuttur; embriyo, kısa bir süre sonra, buradan çıkacak ve yüzmeye başlayacaktır.

▲ **Şekil 47.6 Derisidikenli embriyosunda segmentasyon.** Segmentasyon, döllenmiş yumurtanın blastula evresine dönüşümünü sağlayan bir seri mitotik hücre bölünmesidir; blastula, blastomer denen hücrelerden oluşmuş içi boş, top şeklinde yapıdır. Bu ışık mikroskobu resimleri, esas itibariyle denizkestanelerininkine benzer olan bir kumdoları embriyosunun segmentasyon evrelerini göstermektedir



8-hücreli evre (animal kutuptan görünüş). Fazla miktardaki vitellüs, üçüncü segmentasyon bölünmesini animal kutba doğru kaydırarak iki hücre sırası oluşturur. Animal kutba yakın olan dört hücre (bu görüntüde daha yakında olanlar), diğer dört hücreden daha küçüktür (renkli SEM).

Blastula (en az 128 hücre). Segmentasyon devam ettikçe, içi sıvı dolu bir boşluk olan blastosöl, embriyonun içerisinde oluşur. Eşit olmayan hücre bölünmesinden dolayı blastosöl animal yarımkürede konumlanır. Hem çizim resmi hem de fotoğraf (flüoresan görüntülerden elde edilmiş), yaklaşık 4.000 hücreden oluşmuş bir blastulanın enine kesitini göstermektedir.

▲ **Şekil 47.7 Kurbağa embriyosunda segmentasyon.** Birinci ve ikinci segmentasyon düzlemleri, animal kutuptan vejetal kutba uzanır; fakat, üçüncü bölünme düzlemi, kutup eksenine diktir. Bazı türlerde ilk bölünme, gri yarımayı iki eşit parçaya böler; gri yarımay, sperm giriş yerinin karşı tarafındaki açık renkli bölge olarak görülmektedir.

mındaki bu farklılık, görünüm bakımından birbirinden farklı iki yarım kürenin meydana gelmesine yol açar (**Şekil 47.7**).

Hücre bölünmesi esnasında, sitokinezin hücreyi ikiye bölmesi nedeniyle, hücre yüzeyinde *segmentasyon oluğu* adı verilen bir çukur oluşur. Şekil 47.7'de gösterildiği gibi, kurbağada, ilk iki segmentasyon oluğu, iki kutbu bağlayan çizgiye (ya da meridyen) paralel uzanım gösterir. İkinci hücre bölünmesi, ilk hücre bölünmesi tamamlanmadan önce başlar. Böylece ikinci segmentasyon oluğu animal kutbu bölerken, ilk segmentasyon oluğu vejetal kutbun vitellüsten zengin sitoplazmasını böler. Buna rağmen, ilk iki bölünme sonunda eşit büyüklükte ve her biri animal kutuptan vejetal kutba uzanım gösteren dört blastomer meydana gelir.

Kurbağa yumurtasının üçüncü bölünmesi esnasında, vitellüsün asimetrik dağılımı, iki yarım kürede oluşan hücrelerin görece büyüklüklerini etkiler. Bu bölünme ekvatoriyaldır (kutupları birleştiren çizgiye dik) ve sekiz hücreli embriyoyu oluşturur. Ancak, dört blastomerin her biri bölünmeye başlarken, vejetal kutuptaki yüksek vitellüs konsantrasyonu, mitotik aparatın animal kutba doğru yer değiştirmesine neden olur. Sonuçta, segmentasyon oluğu da yumurtanın ekvatorundan animal kutba doğru yer değiştirir ve animal yarım kürede, vejetal yarım küredekilere kıyasla daha küçük blastomerlerin ortaya çıkmasına yol açar. Vitellüsün yer değiştirici etkisi blastulayı oluşturan daha sonraki bölünmeler sırasında da devam eder. Kurbağalarda, eşit olmayan bu bölünmeler, blastosölün tamamen animal yarım kürede oluşmasına neden olur (bakınız Şekil 47.7).

Kurbağa ve diğer amfibi yumurtalarında, vitellüsün bölünmesin nerede olacağını etkilemesine karşın, segmentasyon oluğu yine de tüm yumurtayı geçer. Bu nedenle, amfibi gelişimde görülen segmentasyon tipi **holoblastik segmentasyon** olarak adlandırılır (Yunancada *holos*, tamam, tamamlanmış anlamına gelmektedir). Holoblastik bölünme, derisidikenlileri, memelileri ve halkalı solucanları da içeren diğer birçok hayvan grubunda da görülmektedir. Segmentasyon oluğunun yönelimi, bu gruplar arasında farklılık göstermektedir ve bu durum görünüm açısından birbirinden oldukça farklılık gösteren blastulaların oluşumuna yol açmaktadır. Yumurtaları göreceli olarak daha az vitellüs içeren hayvanlarda, blastosöl merkezde yer alır ve özellikle ilk birkaç bölünmede olmak üzere, blastomerler genellikle eşit büyüklüktedirler (bakınız Şekil 47.6). Bu durum, döllenmeden sonraki ilk üç günde üç bölünmeyi tamamlayan insan embriyoları için geçerlidir.

Vitellüs, oldukça boldur; ve bunun segmentasyon üzerindeki en belirgin etkileri, kuşların, diğer sürüngenlerin, birçok balığın ve böceklerin yumurtalarında gözlenir. Bu hayvanlarda, vitellüsün hacmi o kadar büyüktür ki, segmentasyon oluğu vitellüsü geçemez ve yalnızca yumurtanın vitellüs bulunmayan kısmı bölünmeye uğrar. Vitellüs bakımından zengin yumurtanın bu tam olmayan bölünmesi **meroblastik segmentasyon** olarak adlandırılır (Yunancada *meros*, kısmi anlamına gelmektedir).

Kuşlarda, yumurtanın genellikle vitellüs olarak adlandırılan kısmı, aslında, vitellüs nütrientleri ile şişmiş olan yumurta hücresinin tamamıdır. Hücre bölünmeleri, animal kutupta bulunan küçük, beyazımsı bir alan ile sınırlıdır. Bu bölünmeler, üst ve alt tabakalara ayrılan bir hücre kütlesi oluşturur. Bu iki tabaka arasındaki boşluk, blastosölün kuşlardaki versiyonudur.

Drosophila ve diğer birçok böceğin yumurtasında, sperm ve yumurta çekirdekleri, bir vitellüs kitlesi *içerisinde* kaynaşır. Sitokinezin eşlik etmediği birden çok mitoz olayı gerçekleşir. Diğer bir deyişle, ilkin çekirdeklerin etrafında hücre zarı meydana gelmez. İlk birkaç yüz çekirdek vitellüs içerisinde dağılır ve daha sonra embriyonun dış kenarına doğru göç eder. Birkaç mitoz döngüsünden sonra, her bir çekirdeğin

etrafında bir plazma zarı oluşur ve blastula evresine karşılık gelen bu evrede, embriyo, bir vitellüs kitlesini çevreleyen yaklaşık 6000 hücrenin oluşturduğu tek bir tabakadan meydana gelmektedir (bakınız Şekil 18.22).

Segmentasyonun Düzenlenmesi

Segmentasyon bölünmelerinin sayısı hayvan türleri arasında değişkenlik göstermekte, ancak ortak bir mekanizma ile kontrol ediliyor gibi görünmektedir. Deneysel sonuçlar, bir hayvan embriyosu, her bir çekirdekteki materyalin sitoplazmadaki materyale oranı yeterli büyüklüğe ulaştığında, segmentasyon evresini bitirir hipotezini desteklemektedir. Kanıtların bir bölümü, araştırıcıların sitoplazmanın başlangıç miktarını değiştirip gerçekleşen segmentasyon bölünmelerini saydıkları deneylerden gelmektedir. Örneğin, yeni oluşan zigotik çekirdeğin etrafını normalin yarısı miktarda sitoplazma çevrelediğinde, bir tane daha az segmentasyon bölünmesinin olması, bir tane daha az hücre döngüsünden sonra nükleer-sitoplazmik oranın eşik seviyeye ulaşmasıyla uyumludur.

Segmentasyon evresinin süresiyle çekirdek ve sitoplazmadaki materyalin oranını bağlamak nasıl bir uyumsal avantaj sağlamaktadır? Yeni döllenmiş yumurtadaki tek çekirdeğin, hücrenin gereksinim duyduğu yeni proteinleri karşılamak için gereken messenger RNA miktarını üretmek için çok az DNA'sı vardır. Bunun yerine, gelişimin başlangıç evreleri, oogenez esnasında yumurtada depolanan RNA ve proteinlerle yürütülür. Segmentasyondan sonra, yumurta sitoplazması, her biri kendi çekirdeğine sahip olan birçok blastomere dağılır. Her bir blastomer yumurtadan ya da embriyodan çok daha küçük olduğundan, çekirdeği hücrenin metabolizmasını ve daha sonraki gelişimini programlamak için yeterli RNA yapabilir. Hücre sayısındaki artış aynı zamanda embriyo organizasyonu ve şeklinin transformasyonu olan morfogenezin de zeminini hazırlar.

KAVRAM KONTROLÜ 47.1

1. Denizkestanelerinde döllenme zarfı nasıl oluşur? İşlevi nedir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Döllenmemiş bir denizkestanesi yumurtasına Ca^{2+}iyonu enjekte etseniz ne olurdu?
3. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 240'daki Şekil 12.17'yi inceleyiniz. MPF aktivitesinin segmentasyon esnasında değişmesini mi yoksa sabit kalmasını mı beklerdiniz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 47.2

Hayvanlardaki morfogenez, hücre biçiminde, konumunda ve hücrenin hayatta kalmasındaki özgül değişiklikleri kapsar

Segmentasyondan sonra, normal hücre döngüsü eski düzenine döndüğü için, hücre bölünme hızı belirgin biçimde yavaşlar. Embriyonik gelişimin son iki evresi, hayvan vücudunun şekil aldığı hücresel ve doku-bazlı süreçten yani **morfogenezden** sorumludur. **Gastrulasyon** sırasında, blastula yüzeyinde ya da yüzeyin yakınında bulunan bir hücre takımı daha iç kısımlara hareket eder. Hücre tabakaları belirlenir ve ilkel bir sindirim tüpü oluşur. Daha ileri bir değişim, organların oluşumu yani **organogenez** sırasında gerçekleşir. Bu iki evreyi, birkaç model organizmanın gelişimi üzerinde durarak, sırasıyla tartışacağız.

Gastrulasyon

Gastrulasyon, içi boş blastulanın **gastrula** olarak adlandırılan iki tabakalı ya da üçtabakalı embriyoyu oluşturmak üzere yeniden yapılanmasıdır. Gastrulasyon ile oluşan hücre tabakaları, hep beraber embriyonik **germ tabakaları** olarak isimlendirilir (Latince *germen* kelimesi tomurcuklanmak, filizlenmek anlamına gelir). Geç gastrulada, **ektoderm** dış tabakayı oluştururken, **endoderm** embriyonik sindirim kompartımanını ya da kanalını astarlar. Cnidaria üyelerinde ve radiyal simetrili diğer birkaç hayvanda, gastrulasyon sırasında yalnızca bu iki tabaka oluşur. Bu tip hayvanlar diploblastik olarak adlandırılır (bakınız Bölüm 32). Bunun aksine, bilateral simetriye sahip hayvanlar triploblastiktir; ektoderm ve endoderm arasında üçüncü bir germ tabakası olan **mezoderm** vardır.

Her bir germ tabakası, ergin hayvanda bulunan farklı bir yapı grubuna katkıda bulunur (**Şekil 47.8**). Erginde, bazı organların ve birçok organ sisteminin birden çok germ tabakasından köken aldığına dikkat ediniz. Örneğin, adrenal bez hem ektodermal hem de mezodermal doku içerir; ve diğer birçok endokrin bez endodermal doku içerir.

EKTODERM (embriyonun dış tabakası)

- Derinin epidermisi ve buradan oluşan yapılar (ter bezlerini ve kıl foliküllerini içerir)
- Sinir ve duyu sistemleri
- Hipofiz bezi, adrenal medulla
- Çene ve dişler
- Germ hücreleri

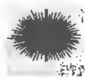
MEZODERM (embriyonun orta tabakası)

- İskelet ve kas sistemleri
- Dolaşım ve lenf sistemleri
- Boşaltım ve üreme sistemleri (germ hücreleri hariç)
- Derinin dermisi
- Adrenal korteks

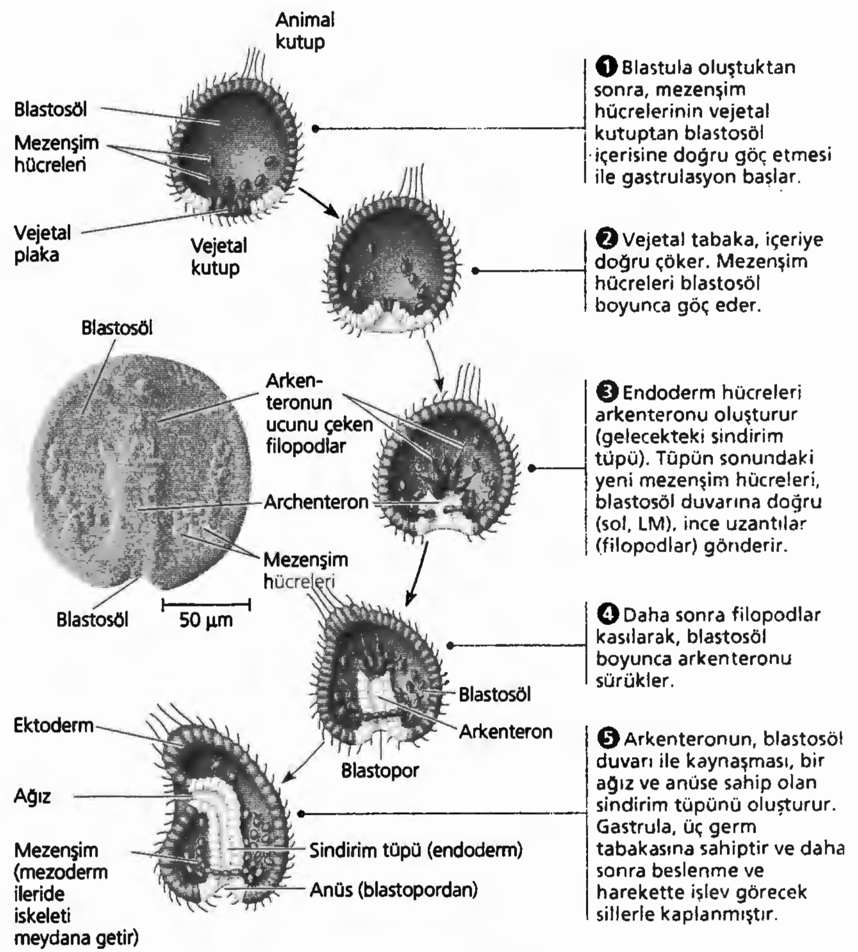
ENDODERM (embriyonun iç tabakası)

- Sindirim sistemi ve bununla ilişkili organların (karaciğer, pankreas) epitel tabakası
- Solunum, boşaltım ve üreme yolları ve kanallarının epitel tabakası
- Timüs, tiroit ve paratiroit bezleri

▲ **Şekil 47.8 Omurgalılarda üç embriyonik germ tabakasından köken alan başlıca yapılar.**



▶ **Şekil 47.9 Bir denizkestanesi embriyosunda gastrulasyon.** Gastrulasyon sırasında hücrelerin hareketi, ilkel bir sindirim tüpüne ve üç germ tabakasına sahip bir embriyo meydana getirir. İç tarafa doğru göç eden (aşama ❶) mezodermal mezenşim hücrelerinin bazıları sonunda kalsiyum karbonat salgılayacak ve basit bir iç iskelet oluşturacaktır. Aşama ❶-❸'deki embriyolar önden; ❹ ve ❺'dekiler yandan görünmektedir.



Anahtar

- Gelecekte ektoderm
- Gelecekte mezoderm
- Gelecekte endoderm

Denizkestanelerinde Gastrulasyon

Denizkestanelerinde gastrulasyon, blastulanın vejetal kutbunda başlar (**Şekil 47.9**). Orada, ***mezenşim*** hücreleri adı verilen hücreler, birer birer blastosöl duvarından ayrılır ve blastosöle girer. Vejetal kutbun yakınında bulunan diğer hücreler, hafifçe yassılaşırlar ve daha sonra tartışacağımız hücre şekil değişikliklerinin bir sonucu olarak embriyonun uç kısmının iç tarafa doğru bükülmesine neden olurlar. Bir hücre tabakasının içeriye doğru kıvrılması şeklindeki bu işlem, ***invaginasyon*** olarak adlandırılmaktadır. Hücrelerin kapsamlı bir şekilde yeniden düzenlenmesi, sığ bir çöküntüyü, bir ucu kapalı daha derin ve daha dar bir tüp olan **arkentersna** dönüştürür. İleride anüs olacak olan arkenteronun açık ucu, blastopor olarak adlandırılmaktadır. Arkenteronun karşı ucu, ektodermin iç tarafına temas ettiğinde ve iki tabaka, ilkel bir sindirim tüpü oluşturmak üzere kaynaştığında, ileride ağzı oluşturacak ikinci bir açıklık oluşur.

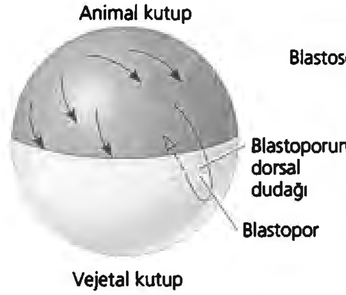
Bölüm 32'de öğrendiğiniz gibi, ağzın embriyoda oluşan ilk (protostomlar) ya da ikinci açıklıktan (deuterostomlar) oluşup oluşmadığına göre hayvanlar gruplandırılabilir. Denizkestaneleri ve diğer derisidikenliler, biz kendimiz ve diğer memelilerin yer aldığı kordalılar gibi, deuterostomdur.

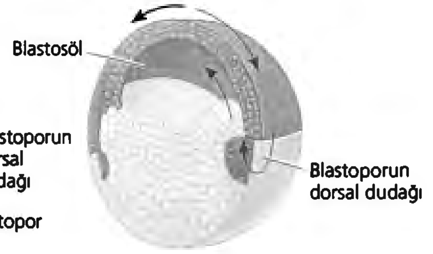
Gastrulasyonun tamamlanmasının üzerine, denizkestanesi larvaları silli larvalara gelişirler. Bu sili larvalar, zooplankton olarak okyanus yüzeyinde sürüklenirler ve bakteriler ve birhücreli algler üzerinden beslenirler. Sonunda, her bir larva denizkestanesinin okyanus tabanına yerleşen ergin formunu oluşturmak üzere başkalaşım geçirir.

Kurbağalarda Gastrulasyon

Kurbağa blastulası vejetal yarım kürede, içerisi vitellüs ile dolu büyük hücreler içerir; ve birçok türdeki blastosöl duvarı, tek bir hücre kalınlığından fazla bir kalınlığa sahiptir. Bölüm 32'den, kurbağaların ve diğer bilateral simetrili hayvanların dorsal (üst) ve ventral (alt) tarafları, sol ve sağ tarafları ve bir anterior (ön) uçları ve bir posterior (arka) uçları olduğunu hatırlayınız. **Şekil 47.10**'da gösterildiği gibi, kurbağa gastrulasyonu, blastulanın dorsal tarafındaki bir grup hücrenin invagine olmasıyla başlar. Bu işlem, gri yarımayın oluştuğu bölge boyunca bir kıvrım oluşturur (bakınız Şekil

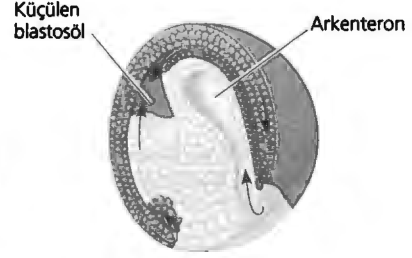
1 Gastrulasyon, blastosöl olarak adlandırılan girintili küçük bir kıvrımın, geç blastulanın dorsal tarafında görülmesi ile başlar. Kıvrım, şekil değiştiren ve invagine olan hücrelerden oluşmuştur. Daha dış taraftaki hücrelerin oluşturduğu tabakalar, dorsal dudak üzerinden içeri doğru kıvrılır (involüsyon) ve endoderm ve mezodermi oluşturacakları iç tarafa doğru hareket ederler (kesikli ok ile gösterilmektedir). Bu sırada, animal kutuptaki hücreler şekil değiştirir ve dış yüzey üzerinde yayılmaya başlarlar.



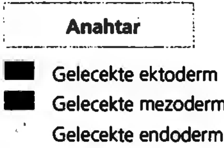


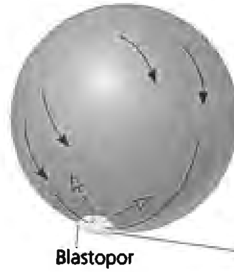
2 Daha çok hücre invagine oldukça, blastopor embriyonun her iki tarafı etrafında uzar (kırmızı oklar). İki uç karşı karşıya geldiğinde, blastopor, ektoderm yüzey boyunca aşağı doğru yayıldıkça küçülen bir halka meydana getirir. İşte, devam eden involüsyon, endoderm ve mezodermi genişletir ve arkenteron oluşmaya başlar. Sonuç olarak blastosöl küçülür.

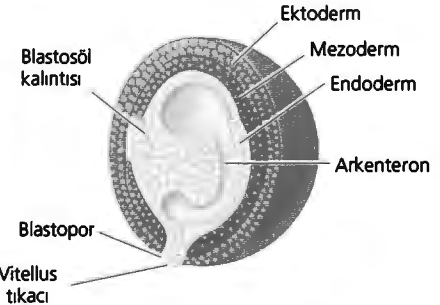




3 Gastrulasyonun geç döneminde, endoderm ile astarlanmış arkenteron, blastosölün yerini tamamen almıştır ve üç germ tabakası yerlerindedir. Daire şeklindeki blastopor, vitellüs dolu hücrelerden oluşan bir tıkacı sarmaktadır.









▲ **Şekil 47.10 Bir kurbağa embriyosunda gastrulasyon.** Kurbağa blastulasında, blastosöl animal kutba doğru yer değiştirmiştir ve çeşitli kalınlıklardaki hücrelerin oluşturduğu bir duvar ile sarılmıştır. Gastrulasyonu başlatan hücre hareketleri, blastulanın dorsal tarafında, spermin yumurtaya girdiği noktanın karşısında, meydana gelir.

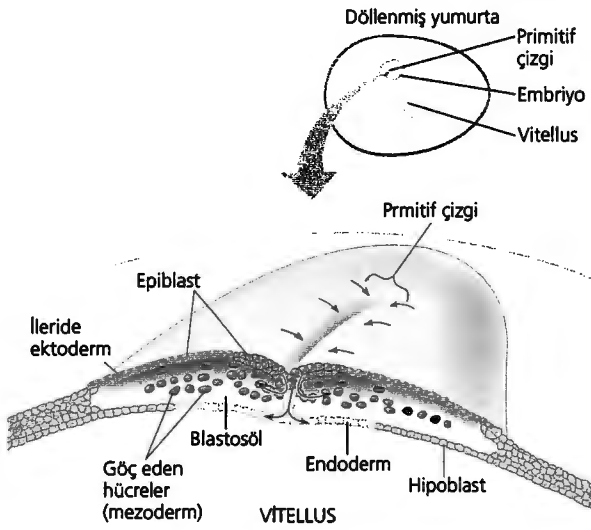
47.7). Bu kıvrımı, iki ince dudağın birlikte sıkıştırıldığı bölge olarak düşünmek yardımcı olabilir. Kıvrımın üzerindeki bölüm, **dorsal dudak** olarak adlandırılan, blastoporun dorsal tarafını oluşturur.

Blastopor oluştukça, bir hücre tabakası animal kutuptan yayılmaya başlar. Bu hücrelerden bazıları, dudağın kenarından embriyonun içerisine doğru yuvarlanır. Bu işlem, *involüsyon* (içeriye kıvrılma) olarak adlandırılır. Embriyonun iç tarafına vardıklarında, bu hücreler blastopordan uzaklaşarak animal kutba doğru hareket ederler ve endoderm iç tarafta kalacak şekilde, endoderm ve mezoderm tabakaları şeklinde organize olmaya başlarlar. Hücreler, blastoporu kaydırarak ve büzerek, gastrula yüzeyinde yayılmaya devam ederler. Embriyonun içerisinde, blastosöl küçüldükçe ve sonunda kayboldukça, bir arkenteron oluşur ve büyür.

Gastrulasyonun sonunda, yüzeyde kalan hücreler ektodermi oluşturur. Endoderm tüpü en içteki tabakadır; ve mezoderm, endoderm ile ektoderm arasında uzanır. Denizkestanesinde olduğu gibi, kurbağanın anüsü de blastopordan gelişir; ve sonunda ağız, arkenteronun karşı ucundan açılır.

Tavukta Gastrulasyon

Tavuklarda, gastrulasyonun başlama noktası, bir vitellüs kitlesi üzerinde uzanım gösteren ve üst ve alt tabakalardan –*epiblast* ve *hipoblast*- oluşan bir embriyodur. Embriyoyu oluşturacak tüm hücreler epiblasttan gelir. Gastrulasyon esnasında, bazı epiblast hücreleri, blastodermin orta hattına doğru hareket ederler, ayrılırlar ve vitellüsün iç tarafına doğru hareket ederler (**Şekil 47.11**). Blastodermin orta hat-



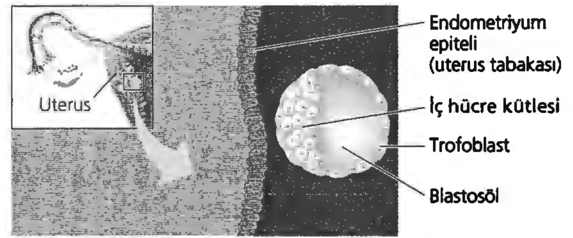
▲ **Şekil 47.11 Bir tavuk embriyosunda gastrulasyon.** Tavuk embriyosu, üst tarafta yer alan ve epiblast olarak adlandırılan bir hücre tabakası, altta yer alan ve hipoblast olarak adlandırılan bir tabaka ve bu iki tabaka arasında bulunan bir boşluktan (blastosöl) meydana gelmektedir. Bu, primitif çizgiye dik açıda olan ve gastrulasyon evresindeki bir embriyonun anteriyör ucuna doğru bakan bir enine kesittir. Gastrulasyon sırasında, epiblastın bazı hücreleri, primitif çizgi üzerinden embriyonun iç tarafına doğru göç ederler (oklar). Bu hücrelerin bazıları aşağı yönde hareket ederek, hipoblast hücrelerini kenara iten endodermi oluşturur. Diğerleri ise lateral yönde hareket ederek mezodermi oluşturur. Gastrulasyon sonunda, embriyonun yüzeyinde kalan hücreler ektodermi oluşturacaktır.

tında iç kısma doğru hareket eden hücre yığını, **primitif çizgi** olarak adlandırılan bir kalınlaşmayı meydana getirir. Hipoblastın embriyoya herhangi bir hücre katkısı olmamasına karşın, normal gelişim için gereklidir ve gastrulasyonun başlamasından önce, primitif çizginin oluşumuna doğrudan yardım ediyor gibi görünmektedir. Hipoblast hücreleri, daha sonra, endodermden ayrılır ve sonunda, vitellüsü saran kesenin bir kısmını ve de vitellüs kitlesini embriyoya bağlayan sapın bir kısmını oluşturur.

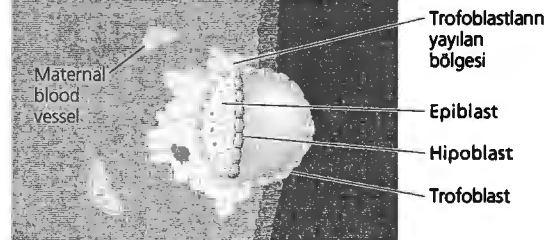
İnsanlarda Gastrulasyon

Birçok omurgalının büyük, bol vitellüslü yumurtalarının aksine, insan yumurtaları oldukça küçüktür ve depolanmış besin rezervi çok azdır. Döllenme, oviduktta gerçekleşir, ve gelişiminin en erken safhaları, embriyonun oviduktan aşağı uterusa doğru yolculuğunu tamamlarken olur (bakınız Şekil 46.15). Dolayısıyla, insanda gastrulasyon hakkında bilinenler büyük ölçüde fare gibi diğer memelilerden öğrenebildiklerimize ve *in vitro* döllenmeyi takiben, erken insan embriyosunu gözlemlemeye dayanmaktadır.

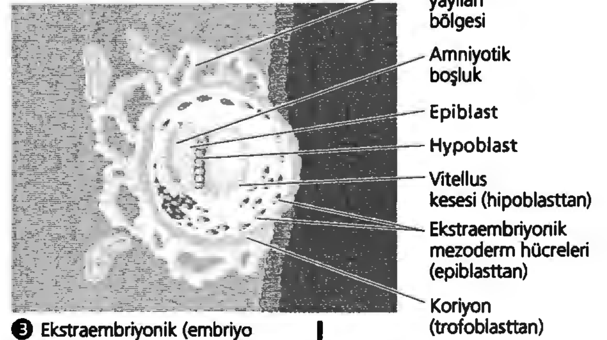
Şekil 47.12, döllenme olayının 6. gününden başlamak üzere insan embriyosunun gelişimini göstermektedir. Sayfa 1031'deki tanımlama, şekildeki numaralanmış basamakları izlemektedir.



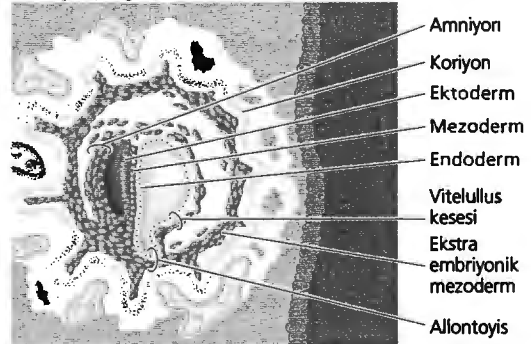
❶ Blastosist uterusa ulaşır.



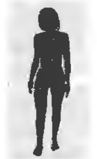
❷ Blastosist implante olur (döllenmeden 7 gün sonra).



❸ Ekstraembriyonik (embriyo dışındaki) zarlar oluşmaya başlar (10-11 gün) ve gastrulasyon başlar (13 gün).



❹ Gastrulasyon, dört ekstraembriyonik zara sahip, üç tabakalı embriyoyu oluşturur.



▲ **Şekil 47.12 Bir insanın erken embriyonik gelişimdeki dört evre.**

❶ Segmentasyonun sonunda, embriyo, merkezi bir boşluğun etrafında dizilmiş 100'den fazla hücreye sahiptir ve ovidukttan aşağı uterusa doğru hareket etmiştir. Gelişimin bu safhasında, embriyo **blastosist** (blastulanın memeli versiyonu) olarak adlandırılmaktadır. Blastosist boşluğunun bir ucunda kümelenmiş hücre grubu, **iç hücre kitlesi** olarak adlandırılmaktadır. Bu hücre grubu, embriyoya gelişecektir. Embriyonik kök hücre serilerinin kaynağı, erken blastosist evresinin hücreleridir.

❷ Blastosistin dış epiteli, yani **trofoblast**, embriyonun kendisine bir katkı sağlamaz; ancak bir takım yollarla embriyonun büyümesini destekler. Endometriyumun, yani uterus astarının, moleküllerini parçalayan enzimler salgılayarak implantasyonu başlatır. Bu, blastosistin, endometriyum içerisine gömülmesine olanak tanır. Trofoblast, hücre bölünmeleriyle kalınlaştıkça, çevredeki maternal dokuya parmak-benzeri uzantılar gönderir. Trofoblastın yaptığı invazyon, endometriyumdaki kılcal damarların erozyonuna yol açar. Bu durum, kanın boşalmasına ve trofoblast dokularını yıkamasına neden olur. İmplantasyon zamanı civarlarında, blastosistin iç hücre kitlesi yassı bir disk oluşturur; bu diskin üst hücre tabakasına *epiblast*, alt tabakasına ise *hipoblast* adı verilir. Kuşlarda olduğu gibi, insan embriyosu da neredeyse tamamen epiblast hücrelerinden gelişir.

❸ İmplantasyonu takiben, trofoblast, endometriyuma doğru genişlemeye devam eder ve dört yeni zar oluşur. Bu **ekstraembriyonik zarlar** her ne kadar embriyo tarafından oluşturulsa da, embriyonun dış tarafında yerleşmiş özelleşmiş yapıları örterler. İmplantasyonun tamamlanmasıyla, gastrulasyon başlar. Hücreler epiblasttan iç tarafa doğru, bir primitif çizgi yoluyla, hareket ederler ve tavuk embriyosunda olduğu gibi mezoderm ve endodermi oluştururlar (bakınız Şekil 47.11).

❹ Gastrulasyonun sonunda, embriyonik germ tabakaları oluşmuştur. Ekstraembriyonik mezoderm ve dört ekstraembriyonik zar, şimdi, embriyoyu sarmaktadır. Gelişim ilerledikçe, invaze edici trofoblast, epiblasttan hücreler ve komşu endometriyal doku hep birlikte plasentanın oluşumuna katılacaklar. Bu hayati organ, besinlerin, gazların ve azotlu atıkların embriyo ve anne arasındaki değişimini yönetmektedir (bakınız Şekil 46.16).

Amniyotların Gelişimsel Adaptasyonları

EVRİM Bölüm 34'de okuduğunuz gibi, memeliler gibi kuşlar ve diğer sürüngenler de dört ekstraembriyonik zar oluşturur. Bu grupların hepsinde, bu zarlar daha sonraki embriyonik gelişim için bir "yaşam destek sistemi" sağlarlar. O zaman bu adaptasyon, neden balıklar ve amfibiler gibi diğer omurgalıların değil de, sürüngenlerin ve memelilerin evrimsel tarihinde ortaya çıktı? Embriyonik gelişim hakkında birkaç temel unsuru göz önünde bulundurarak, mantıklı bir hipotez oluşturabiliriz. Tüm omurgalı embriyoları, gelişimleri için sulu bir ortama ihtiyaç duyarlar. Balıkların ve amfibilerin embriyoları genellikle etraflarındaki denizde ya da gölde gelişir ve su dolu özelleşmiş bir kuşatmaya ihtiyaç duymazlar. Bununla birlikte, karasal ortamlara memelilerin yaygın olarak yerleşip kolonize olmaları, ancak, kuru ortamlarda üremeye olanak sağlayan yapıların evriminden sonra mümkün olmuştur. Bu yapılardan ikisi günümüzde varlığını sürdürmektedir: (1) kuşların ve diğer sürüngenlerin ve de birkaç memelinin (monotrematlar) kabuklu yumurtaları ve (2) keselilerin ve plasentalı memelilerin uterusu. Bu hayvanların embriyoları, kabuğun ya da uterusun iç kısmında, ekstraembriyonik zarlardan biri olan amniyon tarafından oluşturulmuş bir kesenin içinde bulunan sıvı ile çevrelenmiştir. Memeliler ve sürüngenler, kuşlar da dahil, bu nedenle **amniyotlar** olarak adlandırılmaktadır (bakınız Bölüm 34).

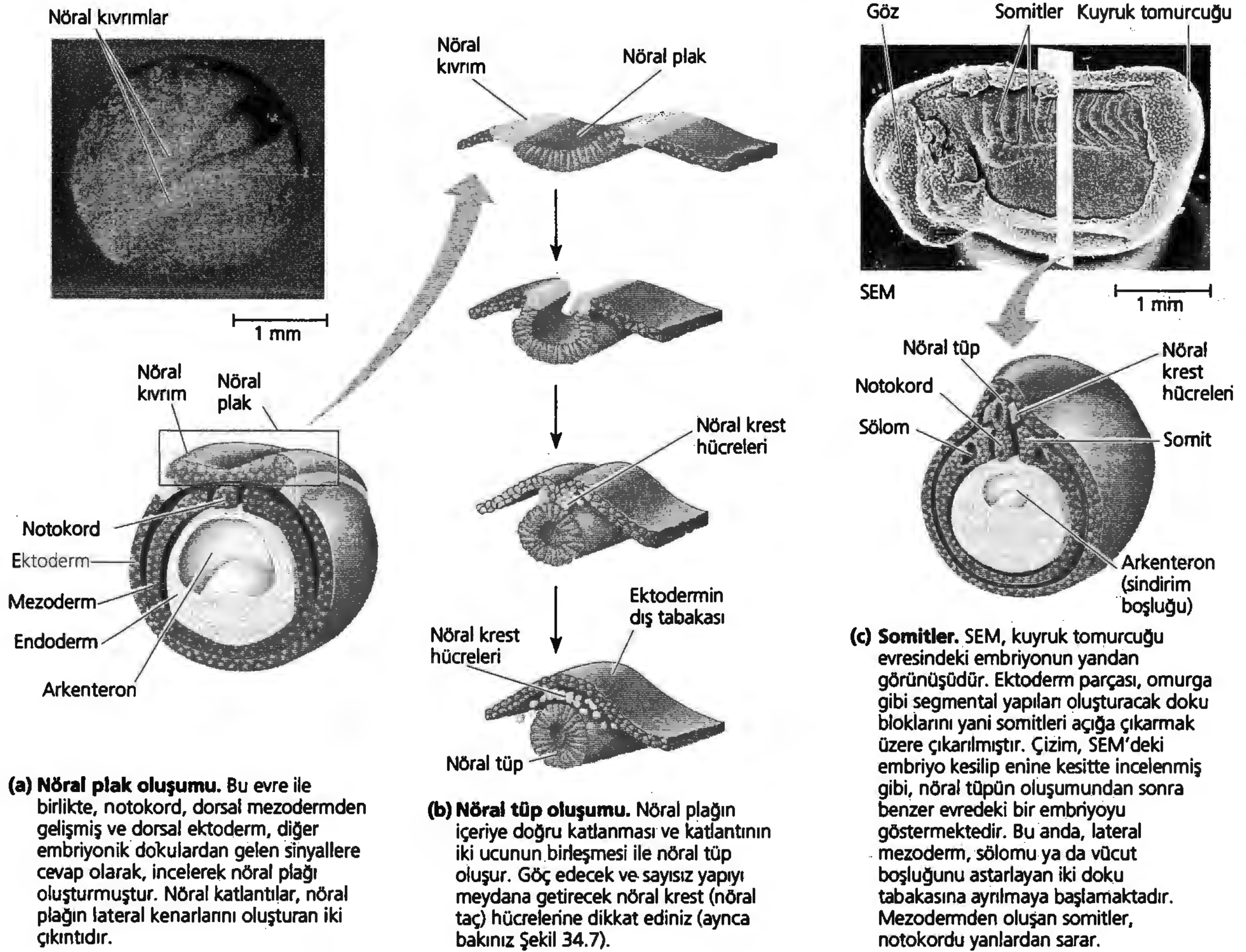
Ekstraembriyonik zarların evrimini, bu zarların amniyotların farklı gruplarındaki fonksiyonlarını karşılaştırarak anlayabiliriz. Bu tartışma için, bir sürüngen yumurtasında, ekstraembriyonik zarların fonksiyonlarını gösteren Şekil 34.26'ya başvurmak faydalı olacaktır.

Büyük çoğunlukla, ortak bir evrimsel köken ile uyumlu olarak, ekstraembriyonik zarlar memelilerde ve sürüngenlerde benzer işlevlere sahiptirler. Koriyon, gaz değişiminin gerçekleştiği bölümdür; ve amniyon içerisindeki sıvı, gelişen embriyoyu fiziksel olarak korumaktadır (bu amniyotik sıvı, doğumun hemen öncesinde, hamile bir kadının suyu geldiğinde, vajinadan salınır). Sürüngen yumurtasında atıkları boşaltan allantoyis, memelilerde göbek kordonunun yapısına katılır. Orada, oksijen ve besinleri plasentadan embriyoya taşıyan ve embriyodan karbon dioksit ve azotlu atıkları uzaklaştıran kan damarlarını oluşturur. Dördüncü ekstraembriyonik zar olan vitellüs kesesi, sürüngen yumurtalarında vitellüsü çevreler. Memelilerde, daha sonra embriyonun uygun noktalarına göç edecek kan hücrelerinin erken dönemde üretildiği yerdir. Dolayısıyla, sürüngenin ekstraembriyonik zarları, evrim sürecinde memelilerde korunmuş olsa da annenin uterusunda gelişime uyum sağlamak üzere modifikasyonlar ortaya çıkmıştır.

Gastrulasyon tamamlandıktan ve ekstraembriyonik zarlar oluştuktan sonra, embriyonik gelişimin bir sonraki safhası olan organ oluşumu başlar.

Organogenez

Organogenez sırasında, üç embriyonik germ tabakasının bölgeleri, organların taslaklarına gelişir. Gastrulasyonun hücrelerin kitlesel hareketlerini içermesine karşın, organogenez daha lokalize değişiklikleri içerir. Bu sürecin temel prensiplerini göstermek için, omurgalılarda beyin ve omuri-



(a) Nöral plak oluşumu. Bu evre ile birlikte, notokord, dorsal mezodermden gelişmiş ve dorsal ektoderm, diğer embriyonik dokulardan gelen sinyallere cevap olarak, incelerek nöral plağı oluşturmuştur. Nöral katlantılar, nöral plağın lateral kenarlarını oluşturan iki çıkıntıdır.

(b) Nöral tüp oluşumu. Nöral plağın içeriye doğru katlanması ve katlantının iki ucunun birleşmesi ile nöral tüp oluşur. Göç edecek ve sayısız yapıyı meydana getirecek nöral krest (nöral taç) hücrelerine dikkat ediniz (ayrıca bakınız Şekil 34.7).

(c) Somitler. SEM, kuyruk tomurcuğu evresindeki embriyonun yandan görünüşüdür. Ektoderm parçası, omurga gibi segmental yapıları oluşturacak doku bloklarını yani somitleri açığa çıkarmak üzere çıkarılmıştır. Çizim, SEM'deki embriyo kesilip enine kesitte incelenmiş gibi, nöral tüpün oluşumundan sonra benzer evredeki bir embriyoyu göstermektedir. Bu anda, lateral mezoderm, sölomu ya da vücut boşluğunu astarlayan iki doku tabakasına ayrılmaya başlamaktadır. Mezodermden oluşan somitler, notokordu yanlardan sarar.

▲ **Şekil 47.13 Bir kurbağa embriyosunda nörulasyon.**

lik oluşumunun ilk basamaklarına, yani *nörulasyon*a odaklanacağız.

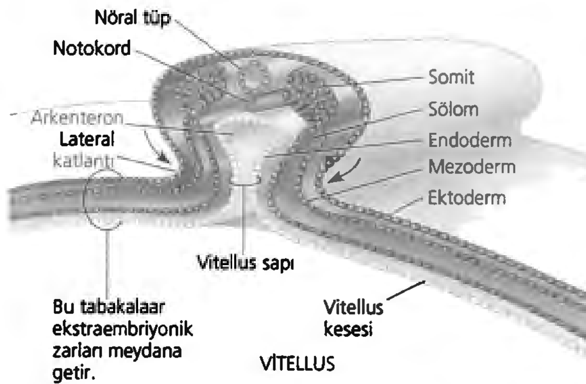
Nörulasyon, dorsal mezoderm hücrelerinin, kordalı embriyosunun dorsal tarafında uzanan çubuğu, yani **notokordu**, oluşturmak üzere bir araya gelmesiyle başlar; bu oluşum, kurbağa için **Şekil 47.13a**'da gösterilmiştir. Bu mezodermal hücreler ve diğer dokular tarafından salgılanan sinyalci moleküller, notokordun üstündeki ektodermi nöral plak haline gelmesi için indükler. Sonra, nöral plak hücreleri şekil değiştirir; bu durum, nöral plağın içe doğru kıvrılmasına yol açar. Bu yolla, nöral plaka kendisini rulo yaparak embriyonun anteriyör-posteriyör ekseni boyunca uzanan **nöral tüpü** oluşturur **(Şekil 47.13b)**. Nöral tüp, başın içindeki beyni ve vücudun geri kalan kısmı boyunca uzanan omuriliği oluşturacaktır.

Omurgalı embriyolarında, nöral tüpün yakınında iki hücre seti gelişir ve daha sonra vücudun başka noktalarına göç eder. İlk set, **nöral taç (nöral krest)** olarak adlandırılan ve nöral tüpün ektodermden ayrıldığı yerdeki hat boyunca gelişen bir hücre bandıdır. Nöral krest hücreleri, akabinde, embriyonun birçok bölümüne göç ederek çevresel sinirleri, ve ayrıca dişlerin ve kafatası kemiklerinin bazı yapılarını da içeren çeşitli dokuları oluşturur. Göç eden hücrelerin ikinci seti, notokordun lateralinde bulunan mezoderm bantlarında yerleşmiş olan bir grup hücrenin, **somit** adı verilen bloklara ayrılmasıyla oluşur **(Şekil 47.13c)**. Somitler, notokord uzunluğu boyunca her iki tarafta seri olarak dizilirler. Somitlerin parçaları, bireysel olarak yeni alanlara göç eden mezenşim hücrelerine ayrılırlar.

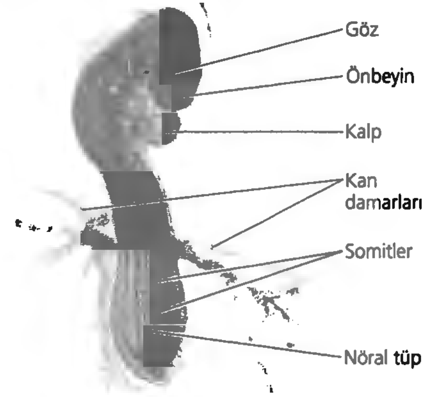
Somitler, omurgalı vücudunun segmentli yapısını organize etmede önemli rol oynarlar. Somitlerden ayrılan mezenşim hücrelerinin en önemli görevlerinden biri de omurganın oluşumudur. Notokordun doğumdan önce kaybolmasına rağmen, notokord parçaları erginde omurga disklerinin iç kısımları olarak varlıklarını sürdürmektedir (bunlar, fıtık yaparak ya da koparak sırt ağrısına sebep olan disklerdir). Daha sonra mezenşimal hücreler haline gelen somit hücreleri, omurga



► **Şekil 47.14 Bir tavuk embriyosunda organogenez.**



(a) Erken organogenez. Lateral katlantılar embriyoyu vitellustan uzaklaştırdığımızda, ilkin bağırsak oluşur. Bu enine kesitte görüldüğü gibi, embriyonun, uzunluğunun yaklaşık yarısı kadarında, vitellus sapı sayesinde vitellus ile bağlantısı devam eder. Notokord, nöral tüp ve somitler, kurbağada gelişebilecekleri kadar gelişirler. Embriyonun lateralinde bulunan germ tabakaları, ekstraembriyonik zarları oluşturur.



(b) Geç organogenez. Temel organlarının birçoğunun ilkin formları, 3 günlük ve yaklaşık 2-3 mm uzunluğundaki bu tavuk embriyosunda çoktan oluşmuştur. Ekstraembriyonik zarlar sonunda embriyodan uzanan kan damarları ile beslenmektedir; bazı ana kan damarları burada görülmektedir (LM).

ve kaburgalarla ilişkili kasları oluşturur. Bu süreç boyunca, embriyonun seri olarak tekrarlayan yapıları (somitler), erginde tekrarlanan yapıları oluşturur. Dolayısıyla, kordalılar, segmentasyonun gelişimin daha ileri evrelerinde daha az belirgin olmasına karşın, segmentli hayvanlar olarak tanımlanabilir. Mezoderm, somitlerin lateralinde, vücut boşluğunun ya da sölomun astarını oluşturan iki tabakaya ayrılır (bakınız Şekil 32.8).

Diğer omurgalılarda organogenez, kurbağadakine oldukça benzerdir. Örneğin tavuk embriyosunda, blastodermin kenarları aşağı doğru katlanır ve bir araya gelerek, embriyoyu, gövdenin orta bölümünün altında vitellusle birleşen üç tabakalı bir tüp içerisine kıstırır **(Şekil 47.14a)**. Tavuk embriyosu 3 günlük olduğunda, beyin, gözler ve kalbi içeren temel organların ilkel formları, kolayca görülebilir **(Şekil 47.14b)**.

İnsanlarda, nöral tüp oluşumundaki bir hata, *spina bifida*ya yol açar. Spina bifida Amerika Birleşik Devletleri'nde görülen engelleyici, en yaygın sakatlık doğum defektidir. Spina bifida vakasında, nöral tüpün bir kısmı gelişemez ya da düzgün olarak kapanamaz; omurilik kolonunda bir açıklık bırakır ve sinir hasarına neden olur. Açıklık doğumdan kısa bir süre sonra cerrahi olarak kapatılabilse de, sinir hasarı kalıcıdır ve çeşitli derecelerde bacak felcine yol açar.

Organogenez bir derece, omurgasızlarda farklıdır; bu durum, onların vücut planlarının omurgalıların vücut planlarından büyük ölçüde farklı olması göz önüne alındığında hiç de şaşırtıcı değildir. Ancak, altta yatan mekanizmalar, aynı hücresel aktivitelerin birçoğunu içerir: hücre göçü, farklı dokular arasında hücre sinyalizasyonu ve yeni organları oluşturan hücre biçim değişiklikleri. Örneğin böceklerde, omurgalılardaki nöral tüpün oluşumuna benzer şekilde, anteriyör-posteriyör eksen boyunca uzanan ektoderm, rulo şeklinde embriyo içerisine doğru kıvrıldığı zaman, sinir sistemi dokuları oluşur. İlginç bir biçimde, tüp, böcek embriyosunun dorsal tarafından ziyade ventral tarafında bulunur; omurgalılarda tüp dorsal tarafta bulunmaktadır. Farklı yerleşimlere rağmen, her iki grupta da olaylara yol açan moleküler sinyal yolları benzerdir. Bu durum, iki grubun eski ortak evrimsel tarihlerinin altını çizmektedir.

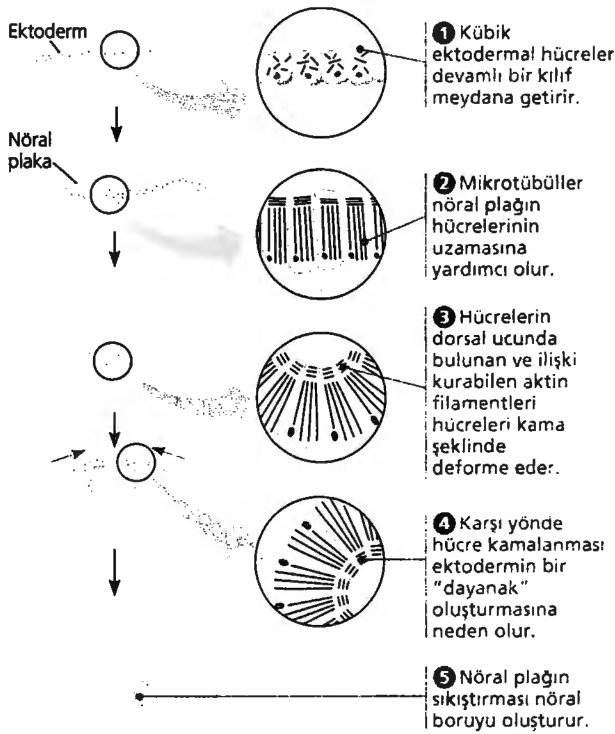
Bizim gastrulasyon ve organogenezi değerlendirirken gördüğümüz gibi, hücre biçiminde ve yerleşimindeki değişiklikler, erken gelişim için şarttır. Şimdi bu değişikliklerin nasıl meydana geldiğini inceleyeceğiz.

Morfogenezin Mekanizmaları

Morfogenez, hem hayvanlarda hem de bitkilerde, gelişimin bir ana evresidir, ancak bu süreç sadece hayvanlarda hücre *hareketlerini* gerektirir. Bitki hücrelerini çevreleyen sert hücre duvarı, organogenez ve gastrulasyon süreçlerinde meydana gelen hareketler gibi karmaşık hareketleri engeller. Hayvanlarda, bir hücrenin kısımlarının hareketi, hücre biçimindeki değişiklikleri beraberinde getirebilir ya da bir hücrenin embriyo içinde bir noktadan diğerine göçüne olanak sağlayabilir. Burada, bu olaylara katkıda bulunan hücresel ögelerin bir kısmını göreceğiz. Biz incelememize hücre iskeletini oluşturan mikrotübüllerin ve mikrofilamentlerin rolleri ile başlayacağız (bakınız Tablo 6.1).

Morfogenezde Hücre İskeleti

Hücre iskeletinin yeniden organizasyonu, gelişim esnasında hücre biçimini değiştirmede ana bir güçtür. Örnek olarak, nörulasyon konusuna dönelim. Nöral tüp oluşumunun başlangıcında, ektodermal hücre tabakasında dorsalden ventrale doğru yönelen mikrotübüller, hücrelerin bu eksen



▲ **Şekil 47.15 Morfogenez sırasında hücre şeklindeki değişiklikler.** Burada omurgalılardaki nöral tüp oluşumu için gösterildiği gibi, hücre iskeletinin yeniden organizasyonu, embriyonik dokulardaki morfogenetik değişiklikler ile ilişkilidir.

boyunca uzamasına yardım eder (**Şekil 47.15**). Her bir hücrenin dorsal ucunda, çaprazlama olarak yönlenmiş aktin filamentlerinin (mikrofilamentler) oluşturduğu bir demet bulunmaktadır. Bu aktin filamentler kasılarak, hücrelere ektoderm tabakasını iç tarafa doğru büken bir kama biçimini vermektedir. Hücre biçiminde benzer değişiklikler, nöral tüpün ektodermden ayrıldığı eklem bölgelerinde meydana gelir. Ancak, kama biçimli hücrelerin oluşumu nörulasyonla ya da omurgalı hayvanlarla sınırlı değildir. Örneğin *Drosophila* gastrulasyonunda, ventral yüzey boyunca kama-biçimli hücrelerin oluşumu, mezodermi oluşturan hücre tüpünün invaginasyonundan sorumludur.

Denizkestanesi embriyosunda, hücre iskeleti, arkenteronun uzamasını teşvik ederken, farklı bir tip morfogenetik hareketi yönlendirir (bakınız Şekil 47.9). Bu durumda, hücre iskeleti değişiklikleri, **konvergent uzama** adı verilen ve bir doku tabakasında hücrelerin yeniden düzenlenerek tabakanın boyunu uzatırken enini daralttığı bir morfogenetik hareketi yönlendirir. Bu tıpkı, bir konser için tiyatroya girmeyi bekleyen bir kalabalığın tek sıra halinde bir kuyruk oluşturmasına benzer; daraldıkça, sıra uzayacaktır. Embriyoda, uçları hareket edecekleri yönü gösterir şekilde, hücreler uzar ve birbirleri arasına sıkışarak, daha az sayıda hücre kolonları oluştururlar (**Şekil 47.16**). Konvergent uzama, aynı zamanda kurbağa gastrulasının involusyonu gibi diğer gelişimsel düzenlemelerde de önemlidir. Orada, konvergent uzama, gastrulasyon geçiren küresel biçimli embriyoyu, Şekil 47.13c'de görüldüğü gibi yuvarlatılmış dikdörtgen biçimine değiştirir.

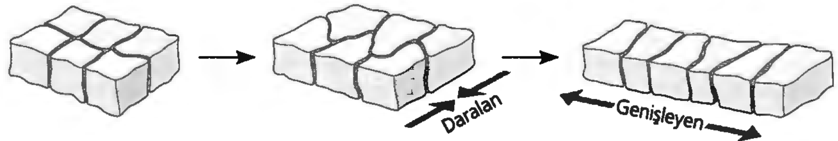
Hücre iskeleti yalnızca hücre biçim değişikliklerinden değil, aynı zamanda hücre göçünden sorumludur. Omurgalılarda organogenez sırasında, nöral krest ve somitlerden gelen hücreler, embriyo boyunca birçok bölgeye göç ederler. Hücreler, hücresel çıkıntılarını uzatmak ve geri çekmek için hücre iskeletindeki fibrilleri kullanarak, embriyo içerisinde ilerler. Bu tip bir hareket, Şekil 6.27b'de tanımlanan ameboid harekete benzerdir. *Hücre adezyon molekülleri* olarak adlandırılan zarı kateden glikoproteinler, hücre çiftleri arasındaki etkileşimi teşvik ederek, hücre göçünde anahtar bir rol oynar. Hücre göçü aynı zamanda, hücrelerin plazma zarlarının dışında uzanan ve salgılanmış durumdaki glikoproteinlerin ve diğer makromoleküllerin oluşturduğu bir ağ olan, *hücre dışı matriksi (ECM)* içerir (bakınız Şekil 6.30). Hücre dışı matriks, bireysel hücre göçü ve hücre tabakalarının biçim değişiklikleri gibi birçok morfogenetik harekette, hücrelere yol göstermede yardımcı olur. Göç yollarını astarlayan hücreler, hücre dışı matrikse özgül moleküller salgılayarak, göç eden hücrelerin hareketlerini düzenler.

Programlanmış Hücre Ölümü

Embriyonun bazı belirli hücrelerinin biçim ya da yerleşim yeri değiştirmeye programlanmış olması gibi, diğerleri de ölmeye programlanmıştır. **Apoptozis** olarak adlandırılan bir *programlanmış hücre ölümü* tipi, aslında hayvan gelişiminin yaygın bir özelliğidir. Gelişimin çeşitli zamanlarında, bireysel olarak hücreler, hücre takımları ya da tüm dokular gelişimlerini durdurur ve komşu hücreler tarafından yutulur. Bazı durumlarda, organizmanın larval ya da diğer olgunlaşmamış formlarındaki bir yapı, işlev görür ve gelişimin daha sonraki safhalarında ortadan kaldırılır. Bilindik bir örnek, kurbağa başkalaşımı sırasında apoptozise giren iribaş kuyruk hücreleridir (bakınız Şekil 45.19). Apoptozis, aynı zamanda, hücreler birbirleriyle hayatta kalmak için yarışa girdiği zaman meydana gelmektedir. Örneğin, omurgalı sinir sisteminin gelişimi esnasında, ergin omurgalıda bulunan nöronlardan çok daha fazlası üretilir. Genelde, nöronlar diğer nöronlarla işlevsel bağlantılar yaptıkları zaman hayatta kalırlar, eğer yapamazlarsa ölürler.

Apoptozise giren bazı hücrelerin gelişen embriyoda hiçbir fonksiyonu yok gibi görünmektedir. O zaman bu tip hücreler neden oluşuyor? Cevap, amfibilerin, kuşların ve me-

► **Şekil 47.16 Bir hücre tabakasının konvergent uzaması.** Bu basitleştirilmiş diyagramda, tabaka uzadıkça ve daraldıkça (uzama), hücreler belirli bir yönde uzarlar ve birbirlerinin arasına girerler (konvergens).



melilerin evrimi göz önüne alınarak bulunabilir. Bu gruplar evrimsel süreçte birbirlerinden ayrılmaya başladıklarında, bir omurgalı vücudunu oluşturmak için gereken gelişimle ilgili program zaten yerini almıştı. Bugünkü vücut formlarındaki farklılıklar, ortak gelişimsel programın (ki bu, tüm omurgalıların erken embriyolarının neden birbirine bu kadar benzediğinin sebebidir) değişime uğraması sırasında ortaya çıkmıştır. Bu gruplar evrildikçe, artık seçici bir avantaj sağlamayan atasal program tarafından oluşturulan birçok yapı, hücre ölümü için hedef haline gelmiştir. Örneğin, ortak gelişim programı, embriyonik parmaklar arasında bir ağ oluşturmuştur. Ancak birçok kuşta ve memelide, bu ağ apoptozis tarafından ortadan kaldırılmıştır (bakınız Şekil 11.22).

Gördüğünüz gibi, hücre davranışı ve altında yatan mekanizmalar, embriyonun morfogenezi için elzemdir. Bir sonraki bölümde, ortak hücresel ve genetik süreçlerin, her bir embriyoda, çeşitli hücre tiplerinin doğru noktalara yerleşmelerini sağladığını öğreneceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 47.2

1. Kurbağa embriyosunda konvergent yayılma, notokordu uzatmaktadır. Konvergent ve yayılma sözcüklerinin bu sürece nasıl uygulanacağını açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Nöral tüp oluşumundan hemen önce, embriyolan, mikrofilamentlerin işlevlerini bloke eden bir ilaçla muamele etseniz, ne olacağını tahmin ediniz.
3. **BAĞLANTI KUR** Doğumla gelen diğer kusurların aksine, nöral tüp bozuklukları büyük ölçüde önlenebilir kusurlardır. Açıklayınız (bakınız Şekil 41.4, s. 879).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 47.3

Sitoplazmik determinantlar ve indükleyici sinyaller hücre akıbetinin belirlenmesine katkıda bulunur

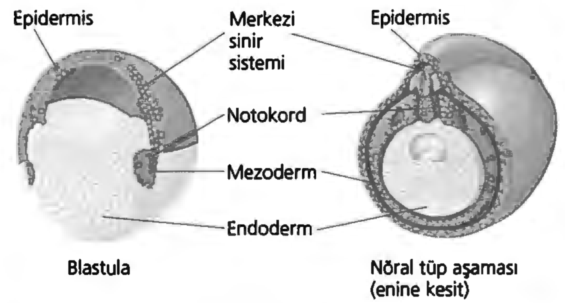
Embriyonik gelişim esnasında, hücreler bölünmeler ile ortaya çıkar; vücut içerisinde belirli yerleşim yerlerinde yer alırlar ve yapısal ve işlevsel olarak özelleşirler. Bir hücrenin nerede yerleşim göstereceği, nasıl ortaya çıkacağı ve ne yapacağı, o hücrenin gelişimsel akıbetini tanımlar. Gelişim üzerine çalışan biyologlar, tek bir hücre ya da bir grup hücrenin, belirli bir akıbeti üstlenme sürecini tanımlamak için **determinasyon**; sonuçta yapı ve işlev için oluşan özelleşmeyi tanımlamak için **farklılaşma** sözcüklerini kullanmaktadır.

Bir hayvanın gelişimi sırasında oluşan her diploid hücre aynı genoma sahiptir. Belirli bazı olgun bağışık hücreler dışında, hücrenin yaşamı boyunca var olan gen koleksiyonu aynıdır. O zaman, nasıl oluyor da hücreler farklı akıbetlere yöneliyor? Kavram 18.4'te tartışıldığı gibi, belirli dokular, ve çoğu defa bir dokudaki hücreler, ortak genomlarından farklı gen takımlarını ifade ederek, birbirlerinden ayrılırlar.

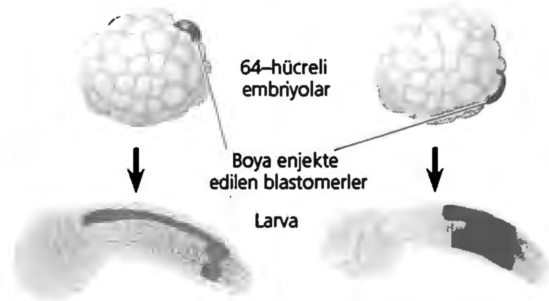
Gelişimsel biyolojinin üzerinde durduğu en önemli nokta, gelişimsel akıbetlerin altında yatan, gen ifade edilişlerindeki farklılıkları yönlendiren mekanizmaları açığa çıkarmaktır. Bilim insanları, bu amaçla, dokuların ve hücre tiplerinin, erken embriyodaki orijinlerini bulmaya çalışmaktadır.

Hücrelerin Akıbetinin Haritalanması

Embriyonik hücrelerin soy hattını takip etmenin bir yolu mikroskopla doğrudan gözlem yapmaktır. Bu tip çalışmalar, ilk akıbet haritalarını yani embriyonun her bir bölgesinden ortaya çıkan yapıları gösteren diyagramları, üretmiştir. 1920'li yıllarda, Alman embriyolog, Walther Vogt, bu yaklaşımı, blastuladaki hücre gruplarının gastruladaki akıbetini belirlemek için kullanmıştır (**Şekil 47.17a**). Daha sonraki araştırıcılar, segmentasyon esnasında tek bir blastulayı işaretlemeye ve daha sonra, o hücrenin mitoz bölünmesi sonucu ortaya çıkan tüm soylarına dağıldıkça, bu belirteci takip etmeye olanak sağlayan teknikler geliştirmişlerdir (**Şekil 47.17b**).



(a) Bir kurbağa embriyosunun akıbet haritası. Bir kurbağa blastulasında, hücre gruplarının akıbetleri kısmen, blastula yüzeyinin farklı bölgelerinin, çeşitli renklerdeki toksik olmayan boyalarla işaretlenmesi ile saptanmaktadır. Sağda gösterilen nöral tüp evresi gibi gelişimin daha sonraki evrelerinde embriyolardan kesit alınarak, boyanmış hücrelerin yerleşim yerleri belirlenir. Burada gösterilen iki embriyonik evre, bu tür sayısız deneyin sonucunu göstermektedir.



(b) Bir tunikatta, hücre soy hattı analizi. Soy analizinde, bir omurgasız kordalı hayvan olan tunikatın 64 hücreli embriyosunun çizimlerinde gösterildiği gibi, segmentasyon sırasında tek bir blastomere boya enjekte edilir (üstte). Larvanın ışık mikroskop görüntülerindeki koyu renkli bölgeler, çizimlerde gösterilen iki farklı blastomerden gelişen hücrelere karşılık gelmektedir.

▲ Şekil 47.17 **İki kordalı için akıbet haritaları.**

Akıbet haritaları için çok daha kapsamlı bir yaklaşım toprakta yaşayan bir nematod olan *Caenorhabditis elegans* üzerinde yürütülmektedir. Bu yuvarlak solucan yaklaşık 1 mm uzunluğundadır, yalnızca birkaç tip hücreden oluşan basit, şeffaf bir vücudu vardır ve laboratuvarda, yalnızca 3½ günde, olgun, ergin hermafrodit forma gelişir. Bu özellikler, Sydney Brenner, Robert Horvitz ve John Sulston'a, *C. elegans*'ın tüm hücre soyunu belirlemeye olanak tanıdı. Araştırıcılar, tüm ergin hermafroditin, her birey için, döllenmiş yumurtadan gerçekten de aynı yolla meydana gelen, tam olarak 959 somatik hücresi olduğunu buldu. Gelişimin farklı evrelerindeki solucanların dikkatli mikroskobik incelemeleri, belirli hücrelerin ya da hücre gruplarının lazer ışınları ya da mutasyonlar yolu ile yok edildiği deneylerle birleştiğinde, **Şekil 47.18**'de gösterilen hücre soyu diyagramını oluşturdu.

Belirli bir hücre akıbetinin örneği olarak, *germ hücrelerini* dikkate alacağız. Bu hücreler, yumurta ya da spermleri meydana getiren özelleşmiş hücrelerdir. Çalışılan tüm hayvanlarda, germ hücre akıbetinin tayininde, RNA ve protein kompleksleri olaya dahil olmaktadır. *C. elegans*'ta, bu kompleksler *P granülleri* olarak adlandırılmaktadır. Bu granüller, gelişim boyunca varlığını sürdürür ve ergin gonadının germ hücrelerinde tespit edilebilir (**Şekil 47.19**).

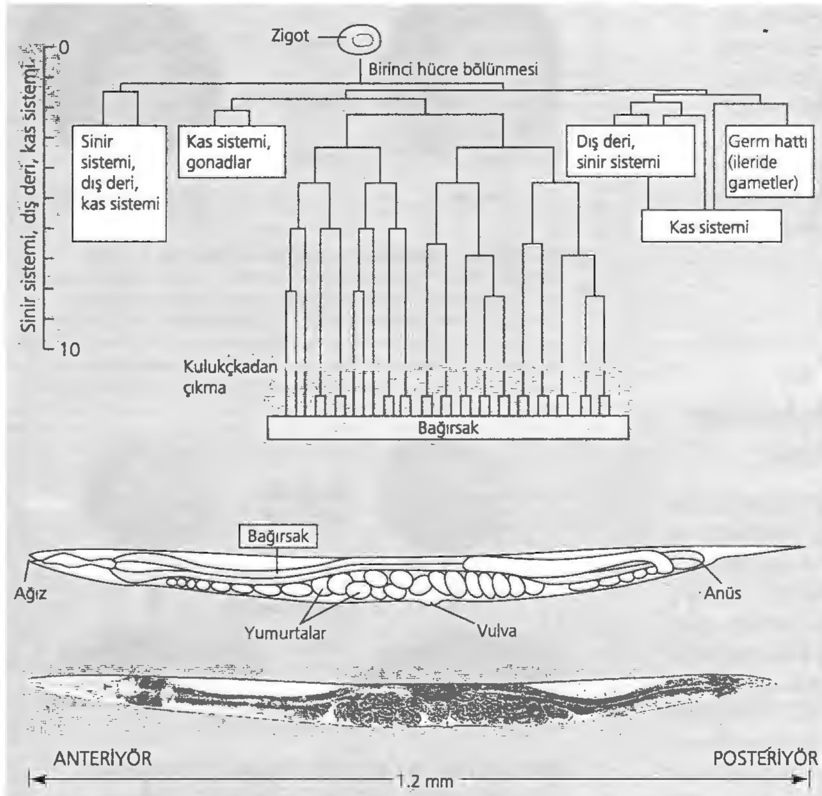


▲ **Şekil 47.19** ***C. elegans*'ta germ hücre akıbetinin belirlenmesi.** *C. elegans* P granül proteini için özgül bir antikor (yeşil) ile işaretleme P granüllerinin sperm ya da yumurtaları üretecek ergin solucanın hücrelerine özgül olarak birleşmesini göstermektedir.

P granüllerinin pozisyonunu takip etmek, gelişim boyunca hücre akıbeti tayininin etkileyici bir illüstrasyonunu sağlamaktadır. P granülleri, yeni döllenmiş yumurtanın her tarafına dağılmıştır; fakat ilk segmentasyon bölünmesinden önce, zigotun posteriyör ucuna doğru hareket eder (**Şekil 47.20**, ❶ ve ❷). Sonuç olarak, ilk bölünme ile oluşan iki hücrenin yalnızca posteriyör kısımları P granülleri içermektedir (**Şekil 47.20**, ❸). Daha sonraki bölünmelerle, P granülleri asimetrik olarak bölünmüş olmaya devam eder (**Şekil 47.20**, ❹). Dolayısıyla P granülleri, sitoplazmik determinantlar (bakınız Kavram 18.4) gibi davranarak, *C. elegans*'ın gelişiminin en erken safhalarında, germ hücre akıbetini belirler.

C. elegans'ta akıbet haritalaması, programlı hücre ölümü ile ilgili keşiflere zemin hazırladı. Soy analizi, normal *C. elegans* gelişimi sırasında tam olarak 131 hücrenin öldüğünü gösterdi. 1980'lerde, araştırıcılar, tek bir geni etkisiz kılan bir mutasyonun, 131 hücrenin tümünün yaşamasına olanak tanıdığını buldular. Daha sonraki araştırmalar, bu genin, insanların da dahil olduğu geniş bir hayvan yelpazesinde, apoptozisi kontrol eden ve yürüten bir yolun parçası olduğunu gösterdi. 2002 yılında, Brenner, Horvitz ve Sulston, programlı hücre ölümü ve organogenez çalışmalarında, *C. elegans* akıbet haritasını kullandıkları için, Nobel ödülünü paylaştılar.

Erken gelişim için akıbet haritaları ortaya konduktan sonra, bilim insanları eksen oluşumu olarak bilinen, embriyonun temel eksenleri nasıl belirleniyor gibi altta yatan mekanizmalar ile ilgili sorular sormak üzere konumlandılar.

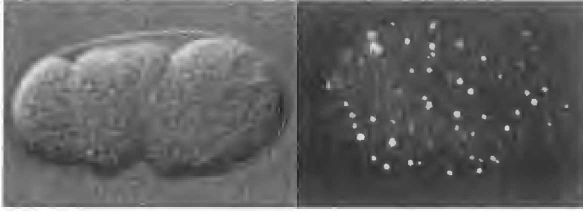


▲ **Şekil 47.18** ***Caenorhabditis elegans*'ta hücre soy hattı.** *C. elegans* embriyosu şeffaftır. Bu durum, araştırıcıların zigottan ergin solucana (LM), her hücrenin soyunu takip etmesine olanak sağlar. Diyagram, yalnızca, zigottan oluşan ilk dört hücreden birinden köken alan bağırsak için ayrıntılı bir soy göstermektedir. Yumurtalar içeride döllenecek ve vulvadan bırakılacaktır.

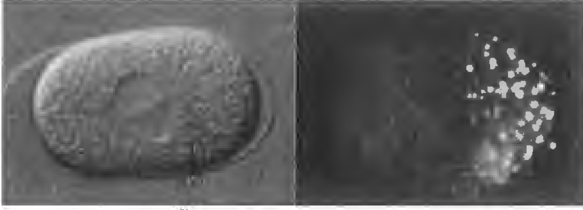
Eksen Oluşumu

Bilateral simetrili bir vücut planı, nematodlar, derisidikenliler ve omurgalıları içeren bir hayvan yelpazesi boyunca bulunur (bakınız Bölüm 32). **Şekil 47.21a**'da bir kurbağa iribaşı için gösterildiği gibi, bu vücut planı dorsal-ventral ve anteriyör-posteriyör eksenler

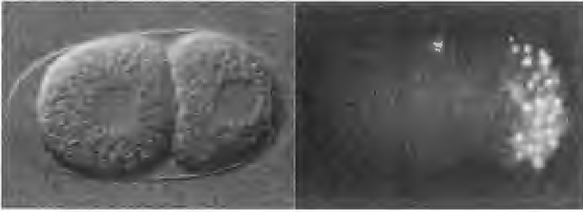
20 µm



❶ Yeni döllenmiş yumurta



❷ İlk bölünmeden önce zigot

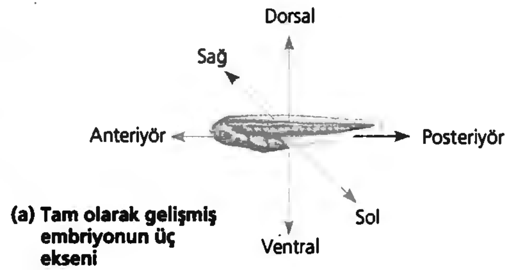


❸ İki hücreli embriyo

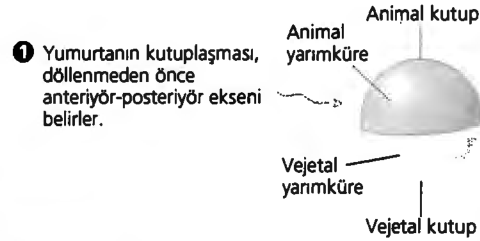


❹ Dört hücreli embriyo

▲ **Şekil 47.20 *C. elegans* gelişimi sırasında P granüllerinin parçalara ayrılması.** Diferansiyel interferans kontrast mikrografları (sol), ilk iki hücre bölünmesi boyunca, çekirdeklerin ve hücrelerin sınırlarını göstermektedir. İmmunofluoresan mikrograflar (sağ), P granül proteini için özgül olarak işaretli bir antikor ile boyanan aynı evredeki embriyoları göstermektedir.



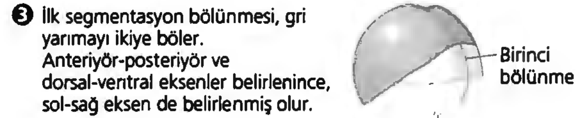
(a) Tam olarak gelişmiş embriyonun üç ekseni



❶ Yumurtanın kutuplaşması, döllenmeden önce anteriyör-posteriyör ekseni belirler.



❷ Döllenmede, pigmentli korteks, alt taraftaki sitoplazmanın üzerinden, sperm çekirdeğinin girdiği noktaya doğru sürüklenir. Bu rotasyon (siyah oklar), gri yarımay olarak adlandırılan daha açık renkli sitoplazmayı açığa çıkarır. Gri yarımay, ileride oluşacak dorsal tarafın belirtecidir.



❸ İlk segmentasyon bölünmesi, gri yarımayı ikiye böler. Anteriyör-posteriyör ve dorsal-ventral eksenler belirlenince, sol-sağ eksen de belirlenmiş olur.

(b) Eksenlerin belirlenmesi. Yumurtanın kutuplaşması ve kortikal rotasyon, vücut eksenlerinin belirlenmesinde kritik öneme sahiptir.



▲ **Şekil 47.21 Bir amfibide, vücut eksenleri ve bu eksenlerin belirlenmesi.** Üç eksenin tamamı, zigot segmentasyona girmeye başlamadan önce belirlenir.

EĞER ÖYLE İSE? *Araştırıcılar, eksenlerin belirlenmesi üzerinde çalışırken, onların belirli bir yönde meydana gelmesi için kortikal rotasyonu ya da gücü engelleyebilirler. Böyle bir çalışma, iki başlı embriyonun meydana gelmesiyle sonuçlandı; çünkü her iki tarafta da "arka" gelişti. Böyle bir embriyo elde etmek için araştırıcıların ne yaptığını düşünürsünüz?*

boyunca asimetri göstermektedir. Sağ-sol ekseni, büyük ölçüde simetriktir; iki taraf bir diğerinin kabaca ayna görüntüsüdür. Bu üç vücut ekseni, gelişimin erken safhalarında belirlenmiştir.

Kurbağa embriyosunun anteriyör-posteriyör ekseni, oogenez sırasında belirlenir. İki farklı yarım kürenin oluşumu sırasında asimetri belirgindir: koyu melanin granülleri, animal yarım kürenin korteksinde gömülüyken, sarı vitellüs vejetal yarım küreyi doldurmaktadır. Bu animal-vejetal asimetri, embriyoda anteriyör-posteriyör eksenin nerede oluşacağını işaret etmektedir. Ancak, anteriyör-posteriyör eksen ile animal-vejetal eksenlerin aynı olmadığına dikkat ediniz. Yani embriyonun başı animal kutupta oluşmaz.

Kurbağa embriyosunun dorsal-ventral ekseni, döllenme oluncaya kadar belirli değildir. Sperm ve yumurtanın kaynaşması üzerine, yumurta yüzeyi -plazma zarı ve buna eşlik eden korteks- iç sitoplazmaya göre rotasyon yapar; bu işlem, *kortikal rotasyon* olarak adlandırılır. Animal kutup perspektifinden, bu rotasyon her zaman spermin giriş yaptığı noktaya doğrudur (**Şekil 47.21b**).

Kortikal rotasyon, dorsal-ventral ekseni nasıl belirliyor? Kortikal rotasyon, vejetal korteksin bir bölümündeki moleküllerin, animal yarım kürenin daha iç tarafındaki sitoplazmasında bulunan moleküllerle etkileşime girmesine olanak sağlar. Bu indükleyici etkileşimler, vejetal korteksin özgül kısımlarında bulunan düzenleyici faktörleri aktive ederek, embriyonun dorsal ve ventral bölgelerinde farklı gen takımlarının ifade edilmesine yol açar.

Tavuk embriyolarında, yumurta tavuğun oviduktundan aşağı doğru ilerlerken, yer çekiminin de anteriyör-posteriyör eksenin belirlenmesinde rol oynadığı görülmektedir. Daha sonra, blastoderm hücrelerinin iki tarafındaki pH farklılıkları, dorsal-ventral ekseni belirler. Eğer pH, blastodermin üstünde ve altında, yapay olarak tersine çevrilirse, hücrelerin akıbetleri de tersine dönecektir: yumurta beyazı ile karşı karşıya gelen kısım, embriyonun ventral kısmı haline gelecektir. Diğer taraftan, vitellüsün karşısındaki kısım dorsal kısım haline gelecektir.

Memelilerde, segmentasyon sonrasına kadar, hiçbir kutuplaşma (polarite) belirgin değildir. Ancak, yakın zamanda yapılan deneylerin sonuçları, yumurta ve sperm çekirdeklerinin birbirleriyle kaynaşmadan önceki oryantasyonunun, ilk segmentasyon düzleminin konumunu etkilediğini ve embriyonik eksenlerin belirlenmesinde rol oynayabileceğini göstermektedir. Böceklerde, morfogen gradiyentleri, hem anteriyör-posteriyör hem de dorsal-ventral eksenleri belirler (bakınız Bölüm 18).

Anteriyör-posteriyör ve dorsal-ventral eksenler belirlendikten sonra, sol-sağ eksenin konumu sabitlenir. Yine de, özgül moleküler mekanizmalar, hangi tarafın sol hangi tarafın sağ olduğunu belirlemek zorundadır. Omurgalılarda, iç organların yerleşiminde ve de kalbin ve beynin organizasyonunda ve yapısında belirgin sol-sağ farklılıkları bulunmaktadır. Yakın zamanda yapılan çalışmalar, sillerin, bu sol-sağ asimetrisini oluşturmada rol oynadıklarını göstermiştir. Bunu ve sillerin diğer gelişimsel rollerini bu bölümün sonunda tartışacağız.

Gelişimsel Potansiyelin Kısıtlanması

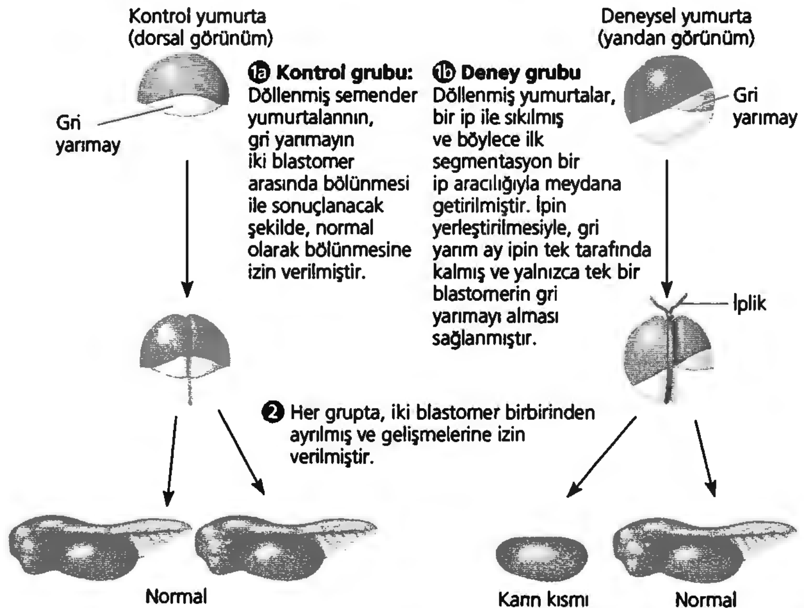
Daha önce, belirli bir hücre akıbetini üstlenme bakımından determinasyonu tarif ettik. Hücre akıbetini üstlenme, anında geri dönüşümsüz müdür yoksa hücre akıbetinin değişikliğe uğratılabileceği bir zaman periyodu var mıdır? Alman zoolog Hans Spemann, bu soruyu 1938 yılında irdeledi. Normal gelişimi bozmak için embriyoyu manipüle ederek ve manipülasyondan sonra hücre akıbetini inceleyerek, bir hücrenin *gelişimsel potansiyelini*, yani oluşturabileceği yapıların çeşitliliğini, analiz etmeği başardı (**Şekil 47.22**). Spemann, embriyonik hücrelerin akıbetlerinin, hem determinantların dağılımından hem de bu dağılımla bağıntılı segmentasyon tarzından etkilendiğini buldu. Dahası, Spemann ve diğerlerinin çalışmaları, kurbağa embriyosunun ilk iki blastomerinin **totipotent** olduğunu yani her birinin, o türün tüm farklı hücre tiplerine gelişebileceğini gösterdi.

Memelilerde, embriyonik hücreler, sekiz hücreli evreye kadar totipotent olarak kalır; bu, diğer birçok hayvanda olduğundan çok daha uzun bir süredir. Ancak, son çalışmalar, normal bir embriyoda en erken hücrelerin (ilk ikisinin bile) aslında eşdeğer olmadığını göstermektedir. Daha doğrusu,

▼ **Şekil 47.22** SORGULAMA

Gri yarımayın dağılımı, ilk iki yavru hücrenin gelişimsel potansiyelini nasıl etkiler?

DENEY Almanya'da bulunan Freiburg-im-Breisgau Üniversitesi'nden Hans Spemann, maddelerin gri yarımayda asimetrik olarak bulunup bulunmadığını test etmek için 1938 yılında aşağıdaki deneyi gerçekleştirmiştir.



BULGULAR Gri yarımaydaki materyalin yarısını ya da tamamını alan blastomerler, normal embriyoya gelişmiştir. Ancak gri yarımaydan hiçbir parça almayan blastomer, dorsal yapıları bulunmayan anormal bir embriyo meydana getirmiştir. Spemann bunu "karın kısmı" olarak isimlendirmiştir.

SONUÇ İlk segmentasyon bölünmesinde normal olarak oluşan iki blastomerin gelişimsel potansiyeli, gri yarımayda lokalize olmuş sitoplazmik determinantları edinmelerine bağlıdır.

KAYNAK H. Spemann, Embryonic Development and Induction, Yale University Press, New Haven, CT (1938).

EĞER ÖYLE İSE? 40 yıl önce yapılan benzer bir deneyde, embriyolog Hans Roux, ilk bölünmenin gerçekleşmesine izin vermiş ve daha sonra yalnızca bir blastomeri öldürmek için iğne kullanmıştır. Kalan blastomerden gelişen embriyo (artı ölü hücrenin kalıntıları), anormaldi; yarım bir embriyoya benziyordu. Roux'un sonucunun neden Spemann'ın deneyindeki kontrol sonucundan farklılık gösterdiğini açıklamak için bir hipotez öneriniz.

hücreler izole olduklarında, onların totipotent özellikleri hücrelerin kendi akıbetlerini muhtemelen kendi embriyonik çevrelerine göre düzenleyebilecekleri anlamına gelmektedir. Memeli hücreleri 16 hücreli evreye ulaşıldığında, trofoblastı ya da daha içteki hücre kitlesini oluşturmak üzere koşullanır (tespit edilir). Bu noktadan sonra, hücrelerin kısıtlı bir gelişimsel potansiyeli olmasına karşın, Şekil 20.19'da tanımlanmış klonlama deneylerinde görüldüğü gibi, çekirdekleri totipotent olarak kalmaya devam eder.

Bölüm 46'da öğrendiğiniz gibi, tek yumurta (monozigotik) ikizleri, embriyonik hücreler ayrıldığında, gelişebilir. Eğer ayrılma, trofoblast ve içte bulunan hücre kitlesi farklılaşmadan önce olursa, iki embriyo gelişir; her birinin kendi koriyonu ve amniyonu vardır. Diğerlerine gelince, gelişen iki embriyo bir koriyonu paylaşır. Ayrılmanın özellikle geç olduğu oldukça nadir vakalarda, bu embriyolar aynı zamanda amniyonu da paylaşırlar.

Belirli türlerde, erken embriyonik hücrelerin nasıl uniform olduğuna yada değişkenlik gösterdiğine bakmaksızın, gelişimsel potansiyelin gitgide kısıtlanması, tüm hayvanlarda gelişimin genel bir özelliğidir. Genel olarak, hücrelerin dokuya özgül akıbetleri, geç gastrulada sabitlenmiştir; ancak erken gastrulada her zaman öyle değildir. Örneğin, erken amfibi gastrulasının dorsal ektodermi, deneysel olarak aynı gastrulanın farklı bir bölgesinden alınmış bir ektoderm ile değiştirilirse, nakledilen doku, bir nöral plak oluşturur. Ancak aynı deney, gelişimin daha geç safhasında bulunan bir gastrula üzerinde yapıldığında, nakledilen doku, yeni ortamına cevap vermez ve nöral plak oluşturmaz.

İndükleyici Sinyaller Tarafından Hücre Akıbetinin Belirlenmesi ve Yapı Planı Oluşumu

Embriyonik hücreler farklı akıbetlere sahip olduğundan, hücreler, birbirlerinin akıbetlerini indüksiyon ile etkilemeye başlar. Moleküler seviyede, indükleyici bir sinyale cevap, genellikle alıcı hücrelerin özgül bir dokuya farklılaşmasına neden olan bir gen setinin açılmasıdır. Burada, hayvanların çoğunda birçok dokunun gelişiminde elzem bir süreç olan indüksiyonun iki örneğini inceleyeceğiz.

Spemann ve Mangold'un "organizatörü"

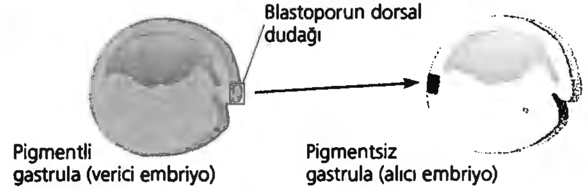
Spemann, döllenmiş kurbağa yumurtasında, totipotansiyel üzerine yaptığı çalışmalardan önce, gastrulasyon esnasında hücre akıbetinin belirlenmesini araştırmıştır. Bu deneylerde, Spemann ve öğrencisi Hilde Mangold, erken gastrulalar arasında doku nakilleri yapmışlardır. Onların **Şekil 47.23**'de özetlenmiş olan en ünlü deneylerinde, dikkate değer bir keşif yapmışlardır. Blastoporun nakledilen dorsal dudağı, bir blastopor dudağı olmaya devam etmekle kalmamış, aynı zamanda çevre dokuda gastrulasyonu tetiklemiştir. Onlar blastoporun dorsal dudağının, erken gastrulada embriyonun vücut planının bir "organizatörü" gibi işlev gördüğü sonucuna varmışlardır, onun çevre dokudaki indüklediği değişiklikler, notokordun, nöral tüpün ve diğer organların oluşumunu yönetir.

Yaklaşık bir yüzyıl sonra, gelişim üzerine çalışan biyologlar, halen aktif olarak, *Spemann'ın organizatörü* tarafından oluşturulan indüksiyonun temeli üzerinde çalışmaktadırlar. Önemli bir ipucu, kemik morfogenetik proteini 4 (BMP-4) olarak adlandırılan bir büyüme faktörü üzerine yapılan çalışmalardan gelmiştir. (Kemik morfogenetik proteinleri, gelişimde çeşitli rollere sahip ve birbirleriyle ilişkili proteinlerin oluşturduğu bir aile olup, isimlerini ailenin kemik oluşumunda önemli olan üyelerinden almışlardır). Organizatör hücrelerin en önemli işlevi, embriyonun dorsal tarafında

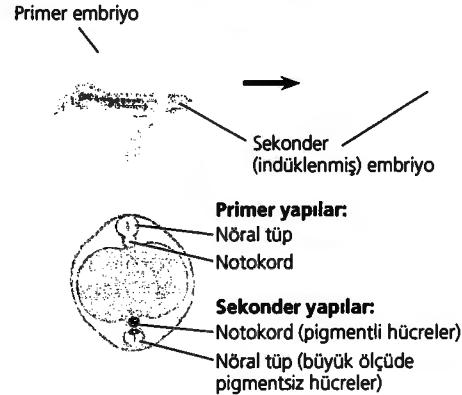
▼ **Şekil 47.23** SORGULAMA

Blastoporun dorsal dudağı, amfibi embriyosunun başka bir kısmındaki hücreleri, gelişimsel akıbetlerini değiştirmek üzere indükleyebilir mi?

DENEY 1924 yılında Hans Spemann ve Hilde Mangold, Almanya'da bulunan Freiburg-im-Breisgau Üniversitesi'nde, pigmentli bir su keleri gastrulasının dorsal dudağından aldıkları bir parçayı, pigmenti olmayan bir su keleri gastrulasının ventral tarafına, dorsal dudağın indükleyici kabiliyetini araştırmak amacıyla, naklettiler. Gastrulaların enine kesitleri burada gösterilmiştir.



BULGULAR Alıcı embriyo, nakledilen doku bölgesinde ikinci bir notokord ve nöral tüp oluşturmuştur, ve sonuçta ikinci bir embriyonun çoğu gelişmiştir. İkili embriyonun iç kısmının incelenmesi, sekonder yapıların kısmen, ama tamamen değil, alıcı dokudan oluştuğunu göstermiştir.



SONUÇ Nakledilen dorsal dudak, alıcının farklı bir bölgesindeki hücreleri, normal akıbetlerinden farklı yapıları oluşturmak üzere indükleme kabiliyetine sahipti. Aslında, nakledilen dorsal dudak, tam bir ekstra embriyonun daha sonraki gelişimini "organize etmiştir".

KAYNAK H. Spemann and H. Mangold, Induction of embrionic primordia by implantation of organizers from a different species, Trans V. Hamburger (1924). Reprinted in *International Journal of Developmental Biology* 45:13-38(2001).

EĞER ÖYLE İSE? Nakledilen dorsal dudak, alıcı dokunun, başka bir türlü olamayacağı bir şey haline gelmesine neden olmuştur ve bu durum dorsal dudaktan bir tür sinyalin geçtiğini düşündürmektedir. Eğer sinyal molekülü için aday bir protein saptamış olsaydınız, bu molekülün gerçekten de sinyalizasyonda işlev görüp görmediğini nasıl test ederdiniz?

BMP-4'ü inaktif hale getirmek gibi görünmektedir. BMP-4'ün inaktivasyonu, dorsal taraftaki hücrelerin notokord ve nöral tüp gibi dorsal yapıları oluşturmasına olanak sağlar. BMP-4 ve bu faktörün inhibitörleri ile ilişkili proteinler, meyve sineği gibi omurgasızların aralarında yer aldığı diğer hayvanlarda da bulunur. Meyve sineğinde bu proteinler aynı zamanda dorsal-ventral ekseni düzenler.

Omurgalı Üyelerinin Oluşumu

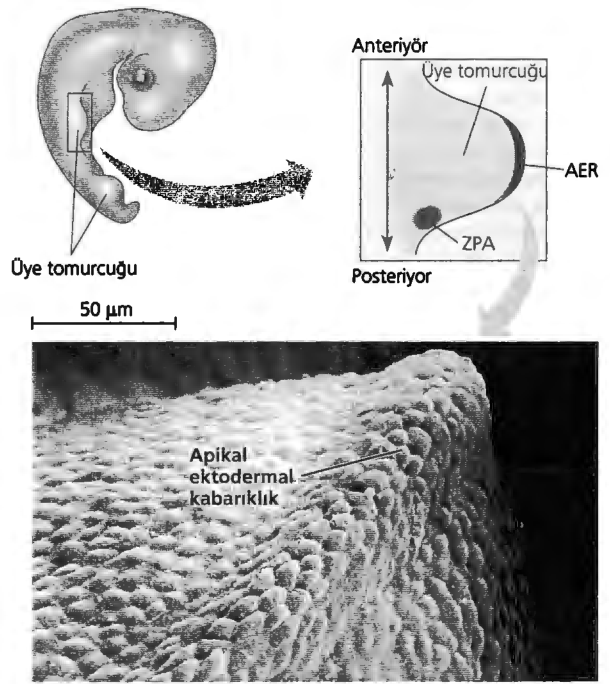
İndükleyici sinyaller, **yapı planı oluşumunda**, yani bir hayvanın konumsal organizasyonunda, üç boyutlu uzayda, organ ve dokuların karakteristik yerlerinde düzenlenmesinde, ana rol oynarlar. **Konumsal bilgi** olarak isimlendirilen ve yapı planı oluşumunu kontrol eden moleküler ipuçları, hücreye hayvanın vücut eksenine göre nerede bulunduğunu söyler ve hücre ve o hücreden türeyen hücrelerin, moleküler sinyalizasyona nasıl cevap vereceklerini belirlemeye yardım eder.

Bölüm 18'de, *Drosophila* gelişiminde yapı planı oluşumunu tartıştık. Omurgalılarda yapı planı oluşumu çalışmaları için, tavukta üye gelişimi klasik bir model sistemidir. Tüm omurgalı üyelerinde olduğu gibi, tavukların kanatları ve bacakları da bir ektoderm tabakasıyla kaplı, mezodermal doku şişkinliği yani üye tomurcukları şeklinde oluşmaya başlar (**Şekil 47.24a**). Tavuk üyesinin özgül bir kemik ya da kas gibi her bir elemanı, üç eksene göre kesin bir yerleşim ve oryantasyon ile gelişir: proksimal-distal eksen ("omuz-parmak ucu" ekseni), anteriyör-posteriyör eksen ("baş parmak-küçük parmak" ekseni) ve dorsal-ventral eksen ("parmak -avuç" ekseni). Bir üye tomurcuğu içerisindeki embriyonik hücreler, bu üç eksen boyunca yerleşime işaret eden konumsal bilgiye cevap verirler (**Şekil 47.24b**).

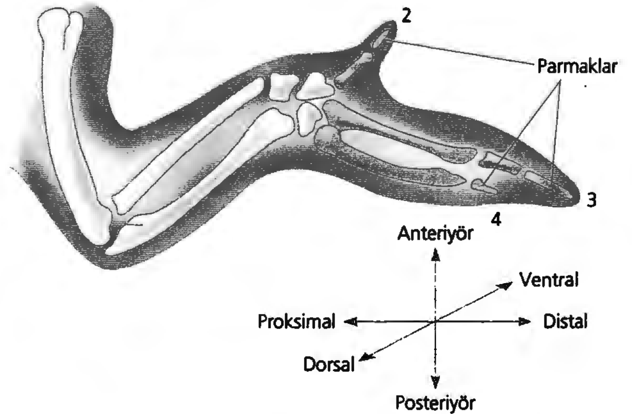
Bir üye tomurcuğunda iki bölge, üyenin gelişimi üzerinde büyük etkiye sahiptir. Bu bölgeler tüm omurgalı üye tomurcuklarında bulunmaktadır; bunlara, ön üyelere (kanatlar ya da kollar gibi) gelişecek olanlar ve arka üye olmak üzere belirlenmiş olanlar da dahildir. Bu bölgelerin hücreleri, tomurcuğun diğer hücrelerine konumla ilgili anahtar bilgi sağlayan proteinler salgılarlar.

Üye tomurcuğu gelişimini düzenleyen bölgelerden birisi, tomurcuğun ucunda bulunan ve kalınlaşmış bir ektoderm alanı olan **apikal ektodermal kabartıdır (AER)** (bakınız Şekil 47.24a). AER'yi uzaklaştırmak, üyenin proksimal-distal eksen boyunca dışa doğru gelişimini engeller. AER hücreleri, üye tomurcuğunun dışa doğru büyümesini teşvik eden ve fibroblast büyüme faktörü (FGF) ailesine ait bazı protein sinyalleri salgılar. Eğer AER cerrahi olarak uzaklaştırılırsa ve onun yerine FGF ile ıslatılmış lifler konulursa, neredeyse normal bir üye gelişecektir. 2006 yılında, araştırıcılar, köpekbalığının eşleşmemiş (medyan) yüzgecini oluşturmaktan sorumlu gibi görünen, FGF salgılayan bir AER tanımladılar. Bu bulgu, AER'nin özgül fonksiyonunun, omurgalılarda eş oluşturmuş üyelerin ortaya çıkışını daha erken bir tarihe aldığını göstermektedir.

İkinci majör üye tomurcuğu düzenleyici bölge, **kutuplaşma aktivite zonudur (ZPA)**. Bu zon, tomurcuğun posteriyör tarafının vücuda bağlandığı yerde, ektoderm tabakasının altında yer alan bir mezodermal doku bloğudur (bakınız Şekil 47.24a). ZPA, üyenin anteriyör-posteriyör ekseni boyunca uygun yapı planı oluşumu için gereklidir. ZPA'ya en yakın konumda bulunan hücreler, tavuğun üç parmağının en posteri-



(a) Organizatör bölgeler. Omurgalı üyeleri, her biri bir ektoderm tabakası ile çevrili mezoderm hücrelerinden oluşan ve üye tomurcukları olarak adlandırılan çıkıntılardan gelişir. Her üye tomurcuğunda bulunan iki bölge, apikal ektodermal kabartı (AER, bu SEM'de gösterilmektedir) ve kutuplaşma aktivite zonu (ZPA), üye yapı planı oluşumunda, organizatör olarak anahtar rol oynar.



(b) Tavuk embriyosunun kanadı. Tomurcuk bir üyeye geliştiğinde, dokular özgün bir tarzda ortaya çıkar. Tavuk kanadında, parmak kemikleri her zaman burada gösterilen düzende bulunurlar. Yapı planı oluşumu, her bir embriyonik hücrenin, üyenin üç ekseni boyunca yerleşimini gösteren bir tür konumsal bilgi almasına gereksinim duyar. AER ve ZPA, bu bilginin sağlanmasına yardımcı olan moleküller salgılar. (Numaralar, omurgalı üyeleri için oluşturulmuş bir geleneğe göre, parmaklara verilmiştir. Tavuk kanadı yalnızca dört parmak taşır; ilk parmak arka tarafı işaret eder ve diyagramda gösterilmemiştir).

▲ **Şekil 47.24 Omurgalı üye gelişimi.**

yör noktası (bizim küçük parmağımız gibi konumlanmış) gibi posteriyör yapıları meydana getirir. ZPA'ya en uzak noktada konumlanmış hücreler ise en öndeki parmak gibi (bizim başparmağımız gibi) anteriyör yapıları oluşturur.

Şekil 47.25'de özetlenen doku nakil deneyi, ZPA tarafından üretilen indükleyici sinyallerin, "posteriyörü" işaret eden konumsal bilgiyi ilettiği hipotezini desteklemektedir. Gerçekten de araştırıcılar, ZPA hücrelerinin Sonic hedgehog adlı bir büyüme faktörü salgıladığını keşfetmiştir. (Sonic hedgehog ismini iki kaynaktan alır: sinek embriyosunun segmentasyonunda rol oynayan ve Hedgehog olarak adlandırılan bir *Drosophila* proteini ile benzerliğinden ve bir video oyunu karakterinden). Büyük miktarlarda Sonic hedgehog üretmek için genetik olarak tasarlanan hücreler, eğer normal bir üye tomurcuğunun anteriyör bölgesine implante edilirse, ayna görüntüsü üye oluşur -tıpkı, sanki bir ZPA oraya aşılanmış gibi. Sonic hedgehog'un fare versiyonu ile yapılan çalışmalar, farelerde ilave ayak parmaklarının - ve belki insanlarda da- üye tomurcuğunun normalde bulunmadığı bir bölgesinde üretildiği zaman oluşabildiğini göstermektedir. Sonic hedgehog ve diğer benzer Hedgehog proteinleri birçok gelişimsel ortamda ve organizmalarda işlev görür; bunlar arasında, *Drosophila*'daki yapı planı oluşumu ve omurgalı sinir sisteminde, hücre akıbeti ve sayısının regülasyonu sayılabilir.

Sonic hedgehog tarafından sinyalizasyon, üye tomurcuğu gelişimde hayati bir rol oynar. Peki ama, bir üye tomurcuğunun ön üyeye mi yoksa arka üyeye mi gelişeceğini ne belirler? AER ve ZPA'dan Hedgehog sinyallerini alan hücrelerin, gelişimsel geçmişlerine göre cevap verdikleri ortaya çıkmıştır. AER ya da ZPA sinyallerini yaymadan önce, daha önceki gelişimsel sinyalizasyon, *Hox* geni ifade edilmesinin özgül konumsal örüntüsünü düzenler (bakınız Şekil 21.18). *Hox* geninin ifade edilişindeki farklılıklar, ön ve arka üye tomurcuklarındaki hücrelerin -ve her bir üye tomurcuğunun farklı kısımlarındaki hücrelerin- aynı konumsal ipuçlarına farklı tepkiler vermesine neden olur.

Hedgehog, FGF ve BMP-4, hayvanlarda hücre akıbetlerini idare eden çok daha büyük bir sinyal molekül setinin örnekleridir. Bu moleküllerin, embriyonik gelişimdeki temel işlevlerinin birçoğunun ayrıntılarıyla ortaya konmasından sonra, araştırıcılar şimdi bu moleküllerin organogenezdeki rollerini, özellikle de beyin gelişimindeki rolleri üzerinde durarak, irdeliyorlar.

Siller ve Hücre Akıbeti

Yıllar boyunca, gelişim üzerine çalışan biyologlar, sil olarak bilinen hücresel organelleri görmezden geldiler. Artık durum böyle değil. Şimdi, insan embriyosunda hücre akıbetinin uygun özelleşmesinde, sil işlevinin elzem olduğunu gösteren deneysel kanıtlar mevcuttur.

Diğer memeliler gibi, insanlar da hareketsiz ve hareketli sillere sahiptir (bakınız Şekil 6.24). Hareketsiz primer siller, ya da monosiller, neredeyse tüm hücrelerin yüzeylerinde, tek bir uzantı şeklinde varlık göstermektedir. Hareketli siller ise, hava yollarındaki epitel hücreleri gibi, yüzeylerinde sıvıyı ilerleten hücrelerde ve spermde (sperm hareketini sağlayan kamçı formunda) bulunurlar. Hem harekeli hem de hareketsiz siller gelişimde hayati rol oynarlar.

2003 yılında, genetikçiler, fare sinir sisteminin gelişimini bozan bazı mutasyonların, monosillerin bir araya gelmesinde işlev gören genleri etkilediğini keşfettiler. Diğer araştırıcılar, farede ciddi bir böbrek hastalığından sorumlu mutasyonların, monosillerden maddelerin aşağı yukarı nakli için önemli olan bir geni değiştirdiğini buldular. Monosillerin işlevini engelleyen mutasyonlar, insanda kistik böbrek hastalığı ile bağlantılıdır.

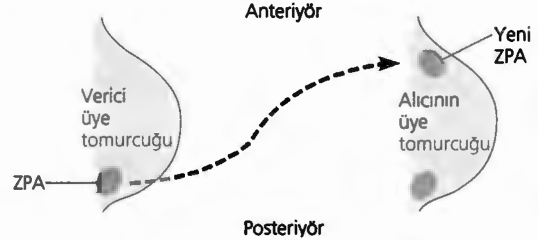
Monosillerin hareketsiz oldukları göz önüne alınırsa, gelişimde nasıl işlev görüyorlar? Cevap, her bir silin hücre yüzeyinde, birçok Sonic hedgehog da dahil birden çok sinyal proteininden sinyalleri alan bir anten gibi davranmasıdır. Monosillerin kusurlu olması durumunda, sinyalizasyon bozulur.

▼ **Şekil 47.25** **SORGULAMA**

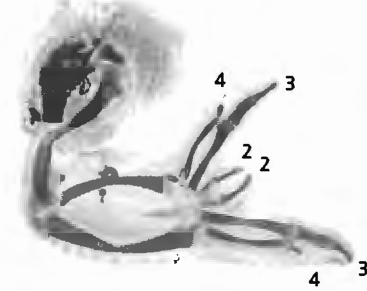
Kutuplaşma aktivite zonu, omurgalılarda üye yapı planı oluşumunda hangi rolü oynamaktadır?



DENEY 1985 yılında, Dennis Summerbell ve Lawrence Honig, daha sonra Londra yakınlarındaki Mill Hill'de bulunan Ulusal Tıbbi Araştırmalar Enstitüsü'nde, kutuplaşma aktivite zonunun doğasını araştırmaya istekliydiler. Donör (verici) olarak tavuk embriyosundan aldıkları ZPA dokusunu, başka bir tavukta (konak) bulunan üye tomurcuğunun anteriyör kenarındaki ektodermin altına naklettiler.



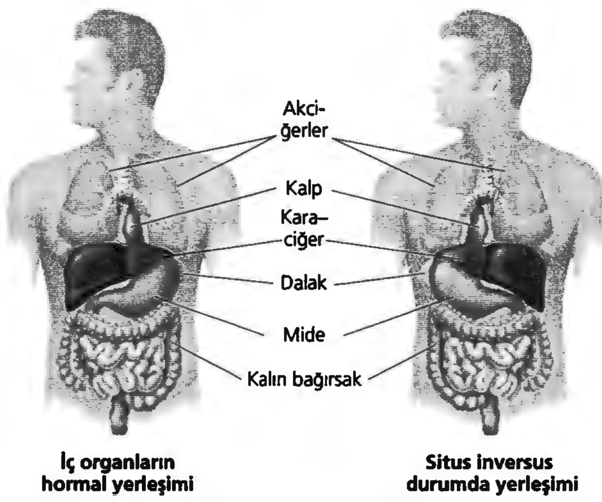
BULGULAR Alıcı üye tomurcuğu, konak dokudan ilave parmak kemikleri geliştirdiler. Gelişen ilave parmak kemiklerinin düzeni, aynı zamanda oluşan normal parmakların düzeninin ayna görüntüsü şeklindeydi.



SONUÇ Bu deneyde gözlenen, ayna görüntüsü duplikasyonu, ZPA hücrelerinin, kaynağından difüze olarak, posteriyörü işaret eden konumsal bilgiyi taşıyan bir sinyal salgıladığını düşündürmektedir. ZPA ile aradaki mesafe arttıkça, sinyal konsantrasyonu düşmekte ve daha fazla sayıda anteriyör parmak kemiği gelişmektedir.

KAYNAK L. S. Honig and D. Summerbell, Maps of strength of positional signaling activity in the developing chick wing bud, *Journal of Embryology and Exprementa! Morphology* 87:163-174 (1985).

EĞER ÖYLE İSE? Farz edin ki ZPA'nın, AER'den daha sonra oluştuğunu öğrendiniz ve bu AER'nin ZPA'nın oluşumu için gerekli olduğu hipotezini geliştirmenize yol açtı. AER ve ZPA'da ifade edilen moleküller hakkında verilenlere dayanarak (metne bakınız), hipotezinizi nasıl test edersiniz?



▲ **Şekil 47.26 Situs inversus, göğüs ve abdomende normal sol-sağ asimetrisinin tersine dönmesi.**

Hareketli sillerin gelişimdeki rolü üzerine yapılan araştırmalar, bazı bireylerin daha sonra Kartagener sendromu olarak isimlendirilen, belirli bir tıbbi durum setini paylaştığı gözleminden sonra artmıştır. Bu bireyler nazal sinüslerin ve bronşların enfeksiyonlarına yatkındır. Kartagener sendromlu erkekler, aynı zamanda hareketsiz sperm üretirler. Ancak bu sendromun en şaşırtıcı özelliği, göğüs ve karın bölgesinde organların normal sol-sağ asimetrisinin tersine dönmesi yani *situs inversus*'dur (**Şekil 47.26**). Örneğin, situs inversus'da, kalp, sol taraftan ziyade sağ taraftadır. (Yaklaşık 10.000 kişiden biri situs inversus durumuna sahiptir; bu durum kendi başına önemli tıbbi problemlere yol açmamaktadır).

Kartagener sendromu ile ilişkili durumların hepsi, silleri hareketsiz duruma getiren bir kusurdan kaynaklanmaktadır. Hareket olmayınca, sperm kuyrukları çarpamaz ve havayolu hücreleri mukus ve mikropları havayolu dışına süpüremez. Peki ama, bu bireylerde situs inversus durumuna neden olan nedir? Şimdiki model, embriyonun belirli bir bölümündeki sil hareketinin, normal gelişim için elzem olduğunu öne sürmektedir. Kanıtlar, sillerin hareketinin sola doğru bir sıvı akımı yarattığını ve bu akımın sol ve sağ taraflar arasındaki simetriyi kırdığını göstermektedir. Bu akım olmadan, sol-sağ eksen boyunca asimetri rastgele meydana gelir ve etkilenen embriyoların yarısında situs inversus gelişir.

Eğer belirli hücre akıbetlerinin özgülleşmesinden, gelişimi bir bütün olarak ele almak için, geriye dönecek olursak, sinyalizasyon ve farklılaşma döngüleri ile işaretlenmiş bir olaylar dizisi görürüz. Başlangıçtaki hücre asimetrileri, farklı hücre tiplerinin birbirlerini etkilemesine olanak tanır ve özgül gen setlerinin ifade edilmesine yol açar. Daha sonra bu genlerin ürünleri, hücreleri özgül tiplere farklılaşmak üzere yönlendirir. Yapı planı oluşumu ve morfogenez boyunca, farklılaşmış hücreler sonunda, her biri kendi uygun yerleşim yerinde ve organizma genelindeki diğer hücrelerle, dokularla ve organlarla koordinasyon içerisinde işlev gören doku ve organların kompleks bir düzenlemesini oluşturur.

KAVRAM KONTROLÜ 47.3

1. Eksen oluşumu ve yapı planı oluşumu nasıl farklılık gösterir?
2. **BAĞLANTI KUR** Bir morfogen gradiyenti, etkilediği hücre seti açısından, sitoplazmik determinantlardan ve indükleyici etkileşimlerden nasıl farklılık gösterir (bakınız Kavram 18.4, s. 367)?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Erken kurbağa gastrulasının ventral hücreleri, deneysel olarak, BMP-4'ü inhibe eden bir proteini büyük miktarlarda ifade etmek üzere indüklenirlerse, ikinci bir embriyo gelişebilir mi? Açıklayınız.
4. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir üye tomurcuğundan ZPA'yı uzaklaştırırsanız ve üye tomurcuğunun orta kısmına Sonic hedgehog ile ıslatılmış bir lif yerleştirseniz, olması en olası sonuç ne olacaktır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

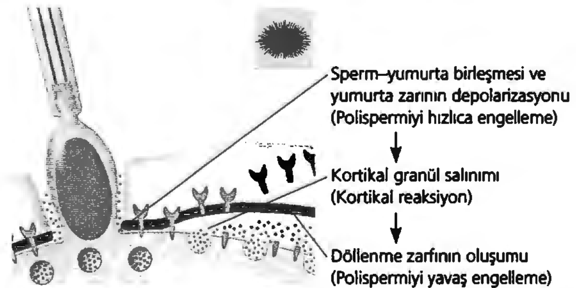
47 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 47.1

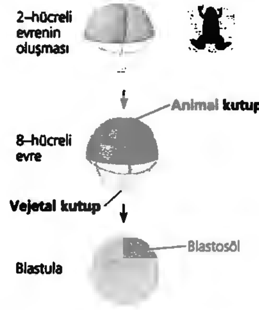
Döllenme ve segmentasyon embriyonik gelişimi başlatır (ss. 1022-1027)

- **Döllenme**, diploid bir zigot oluşturmak üzere sperm ve yumurtanın çekirdeklerini bir araya getirir ve yumurtayı aktive ederek, embriyonik gelişimi başlatır. Sperm, yumurta ile karşılaştığında tetiklenen **akrozomal reaksiyon**, yumurtayı çevreleyen maddeyi eriten hidrolitik enzimleri salgılar. Gamet teması ve/veya kaynaşması, yumurta hücresi zarını depolarize eder ve birçok hayvanda **polispermi için hızlı bir blok** oluşturur. Sperm-yumurta kaynaşması aynı zamanda kortikal reaksiyonu başlatır.



Memelilerin döllenmesinde, kortikal reaksiyon, zona pellucida tabakasını, **polispermiye karşı yavaş bir blok** oluşturmak üzere modifiye eder.

- Döllenmeyi, hızlı hücre bölünmeleri ile karakterize olan, ancak büyümenin olmadığı **segmentasyon** periyodu takip eder. Bu periyot, **blastomer** adı verilen hücrelerin çok sayıda üretilmesi ile sonuçlanır. Birçok türde, segmentasyon **blastula** olarak adlandırılan ve **blastosöl** adlı sıvı dolu boşluğu içeren çok hücreli bir top yaratır. **Holoblastik** segmentasyon (tüm yumurtanın bölünmesi), yumurtaları az ya da orta miktarlarda **vitellüs** içeren türlerde gerçekleşir (denizkestanelerinde, kurbağalarda ve memelilerde olduğu gibi). **Meroblastik** segmentasyon (yumurtanın tam olmayan bölünmesi), vitellüsten zengin yumurtalara sahip türlerde gerçekleşir (kuşlarda ve diğer sürüngenlerde olduğu gibi).



Hangi hücre yüzeyi bariyeri, yumurtanın başka bir türe ait bir sperm tarafından döllenmesine engel olur?

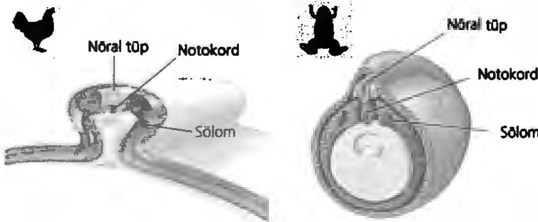
KAVRAM 47.2

Hayvanlardaki morfogenez, hücre biçiminde, konumunda ve hücrenin hayatta kalmasındaki özgül değişiklikleri kapsar (ss. 1027-1035)

- **Gastrulasyon**, blastulayı primitif bir sindirim boşluğu ve üç germ tabakası olan **gastrulaya** dönüştürür. Bu üç **germ tabakası ektoderm** (mavi), **mezoderm** (kırmızı) ve **endodermdir** (sarı).



- Memeli yumurtaları küçüktür, az miktarda besin depolarlar, holoblastik segmentasyon gösterirler ve belirgin bir polarite göstermezler. Ancak, memelilerde gastrulasyon ve organogenez, kuşlarda ve diğer sürüngenlerdeki süreçleri andırır. Oviduktta gerçekleşen döllenme ve segmentasyondan sonra, **blastosist** uterusa implante olur. **Trofoblast**, plasentanın fetal bölümünün oluşumunu başlatır ve embriyo blastosist içinde, tek bir hücre tabakasından yani epiblasttan gelişir.
- Kuşların, diğer sürüngenlerin ve memelilerin embriyoları, bir kabuk içerisinde ya da uterusta barındırılan sıvı dolu bir kese içerisinde gelişir. Bu organizmalarda, üç germ tabakası yalnızca embriyonik dokuyu oluşturmaz, aynı zamanda **ekstraembriyonik zarları** da meydana getirir: amniyon, koriyon, vitellüs kesesi ve allantoyis.
- Hayvan vücudunun organları, üç embriyonik germ tabakasının özgül bölümlerinden gelişir. Omurgalılarda, **organogenezdeki** erken olaylar, nörulasyonu içerir: dorsal mezoderm hücreleri tarafından **notokordun** oluşumu ve kıvrılan ektodermal nöral plaktan **nöral tüpün** gelişmesi.



- Hücre iskeletindeki yeniden düzenlenmeler, gastrulasyon ve organogenezdeki hücre hareketlerinin altında yatan hücre biçimindeki değişikliklerinden sorumludur. Bu hareketler, invaginasyonları ve **konvergent uzamayı** içerir. Hücre iskeleti aynı zamanda, hücre adezyon moleküllerinin ve hücre dışı matriksin hücrelere özgül varış noktalarına ulaşmaları için yardım etmelerine dayanan hücre göçünde de rol oynar.

Nöral tüp nasıl oluşur? Nöral krest hücreleri nasıl ortaya çıkar?

KAVRAM 47.3

Sitoplazmik determinantlar ve indükleyici sinyaller hücre akıbetinin belirlenmesine katkıda bulunur (ss. 1035-1042)

- Deneysel olarak elde edilmiş embriyo **akıbet haritaları**, zigotun ya da blastulanın özgül bölgelerinin, gelişimin daha ileri safhalarındaki embriyoların özgül bölümlerine geliştiğini gösterir. Tamamlanmış hücre soyu, *C.elegans* için çalışılmıştır. Hücresel asimetrilerin oluşturulması için mekanizmalar, morfogen gradiyentlerini, lokalize determinantları ve indükleyici etkileşimleri içerir. Embriyonik gelişim ilerledikçe, tüm türlerde, hücrelerin gelişimsel potansiyelleri gittikçe daha kısıtlı bir hale gelir.
- Gelişen bir embriyodaki hücreler, yerleşim yerine göre değişiklik gösteren **konumsal bilgiyi** alır ve bu bilgiye cevap verirler. Bu bilgi çoğunlukla, amfibi gastrulasında bulunan blastoporun dorsal dudağı ve omurgalı üye tomurcuğunda bulunan **apikal ektodermal kabartı** ve **kutuplaşma aktivite zonu** gibi embriyonun özgül bölgelerinden salgılanan sinyal molekülleri formundadır. Sinyal molekülleri, kendilerini alan hücrelerdeki gen ifade edilmesini etkileyerek, **farklılaşmaya** ve belirli yapıların gelişmesine yol açarlar.

Farz edin ki iki fare mutasyon grubu buldunuz. Bunlardan biri yalnızca üye gelişimini etkiliyor ve diğeri hem üye hem böbrek gelişimini etkiliyor. Hangi sınıfın, monosillerin fonksiyonlarının daha büyük olasılıkla etkilemesini beklersiniz? Açıklayınız.

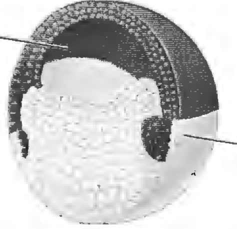
KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Deniz kestanesi yumurtalarının kortikal reaksiyonu, aşağıdakilerden hangisinde doğrudan işlev görür?
   a. Döllenme zarfının oluşmasında
   b. Polispermiye karşı hızlı bloğun oluşturulmasında
   c. Spermden hidrolitik enzimlerin salınmasında
   d. Yumurta tarafından elektriksel tepkinin yaratılmasında
   e. Sperm ve yumurta çekirdeklerinin kaynaşmasında
2. Aşağıdakilerden hangisi hem kuş hem memeli gelişimi için ortaktır?
   a. Holoblastik segmentasyon
   b. Epiblast ve hipoblast
   c. Trofoblast
   d. Vitellüs tıkacı
   e. Gri yarımay
3. Arkenteron, aşağıdakilerden hangisine gelişir?
   a. Mezoderm
   b. Blastosöl
   c. Endoderm
   d. Plasenta
   e. Sindirim kanalının boşluğu
4. Aşağıdaki hangi yapısal adaptasyon, tavukların sudan ziyade kuru ortama yumurta bırakmalarına olanak sağlar?
   a. Ekstraembriyonik zarlar
   b. Vitellüs
   c. Segmentasyon
   d. Gastrulasyon
   e. Ektodermden beyin oluşumu

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

5. Kalsiyum ve magnezyum iyonlarına bağlanan bir kimyasal olan EDTA ile muamele edilen bir yumurtada, aşağıdakilerden hangisinin olması beklenir?
   a. Akrozomal reaksiyon bloke olacaktır.
   b. Sperm ve yumurta çekirdeklerinin kaynaşması bloke olacaktır.
   c. Polispermiye karşı hızlı blok oluşmayacaktır.
   d. Döllenme zarfı oluşmayacaktır.
   e. Zigot, maternal ve paternal kromozomları içermeyecektir.
6. İnsanlarda, özdeş ikizlerin mümkün olmasının nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Döllenmemiş yumurtalarda, sitoplazmik determinantlar eşit olmayan bir biçimde dağılmıştır.
   b. Ekstraembriyonik hücreler, zigot çekirdeği ile etkileşime girerler.
   c. Konvergent uzama gerçekleşir.
   d. Erken blastomerler, izole edilirlerse tam bir embriyo oluşturabilirler.
   e. Gri yarımay, dorsal-ventral ekseni yeni hücrelere böler.
7. Kurbağa embriyosunun nöral tüpünden, başka bir embriyonun ventral tarafına nakledilen hücreler, sinir sistemi dokularına gelişir. Bu sonuç göstermektedir ki nakledilen hücreler,
   a. Totipotenttir
   b. Belirlenmiştir
   c. Farklılaşmıştır
   d. Mezenşimaldir
   e. Apoptotiktir
8. **ÇİZİNİZ** Aşağıdaki şekilde bulunan boşlukları doldurunuz ve ektoderm, mezoderm ve endodermin hareketini gösteren okları çiziniz.



Tür: ____________

Evre: ____________

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Böcekler ve omurgalılardaki evrim, yapı ve işlevlerin özelleşmesinde ve bazı segmentlerin kaynaşmasının ardından vücut segmentlerinin tekrarlanmış duplikasyonunu kapsar. Omurgalı anatomisinin hangi kısımları, omurgalı segmentasyon tarzını yansıtır?
10. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Kurbağa iribaşının "burnu", bir vantuz taşır. Bir semender iribaşı, aynı bölgede, denge sağlayıcı olarak adlandırılan bıyık şeklinde bir yapıya sahiptir. Farz edin ki, genç bir semender embriyosundan aldığınız ektodermi bir kurbağa embriyosunun burnuna nakledildiği bir deney yapıyorsunuz. Gelişen iribaşın bir denge sağlayıcısı bulunmaktadır. Biraz daha yaşlı bir semender embriyosundan aldığınız ektodermi, kurbağa embriyosunun burun bölgesine nakledildiğinde, kurbağa iribaşının burnunun ucunda bir parça semender derisi ortaya çıkar. Gelişimsel mekanizmalar açısından, bu bulguları açıklayacak bir hipotez öneriniz. Bu hipotezi nasıl test ederdiniz?
11. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
   Birçok bilim insanı, fetal doku nakillerinin, Parkinson hastalığı, epilepsi, diyabet, Alzheimer hastalığı ve omurilik yaralanmalarını tedavi etmede büyük bir potansiyel sağladığını düşünmektedir. Neden özellikle bir fetüsten alınan dokular, bu tip durumları olan hastalardaki hastalıklı ya da hasarlı hücrelerin yenilenmesinde yararlı olabilir? Bazı insanlar yalnızca düşüklerden alınan dokuların fetal nakil araştırmalarında kullanılmasına izin verilmesini istemekte. Ancak, bazı araştırıcılar yalnızca cerrahi olarak alınmış fetüslerden alınan dokuları kullanmayı tercih etmekte. Niçin? Bu tartışmalı konuda, düşüncenizi açıklayınız.
12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Ortaya Çıkan Özellikler Kısa bir denemede (100-150 kelime), gastrula hücrelerinin yeni ortaya çıkan özelliklerinin embriyonik gelişime nasıl yön verdiğini tarif ediniz.

Seçilmiş cevaplar için, Ek A'ya bakınız.

Nöronlar, Sinapslar ve Haberleşme



▲ Şekil 48.1 **Bu salyangozu ölümcül bir avcı yapan nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

48.1 Bilgi transferinde nöron organizasyonu ve yapısı işlevi yansıtır
48.2 İyon pompaları ve iyon kanalları bir nöronun dinlenme potansiyelini oluşturur
48.3 Aksiyon potansiyelleri aksonlar tarafından iletilen sinyallerdir
48.4 Nöronlar sinapslarda diğer hücrelerle iletişim kurarlar

GENEL BAKIŞ

İletişim Hatları

Şekil 48.1'deki tropik koni salyangozu (*Conus geographus*), hem güzel hem de tehlikelidir. Bir etobur olan bu deniz salyangozu, balıkları avlar, öldürür ve yer. Bu koni salyangozu ağzının zıpkın şeklindeki içi boş olan bir parçasıyla zehir enjekte ederek, serbestçe yüzmekte olan avını saniyeler içinde felce uğratır. Zehir o denli öldürücüdür ki, şanssız dalgıçlar tek bir sokmada ölmüşlerdir. Koni salyangozunun zehrini bu denli hızlı etkileyen ve öldürücü kılan nedir? Baldomero Olivera ile ünitenin başında yapılan söyleşide de (s. 850-851) belirtildiği gibi, yanıt, vücutta bilgiyi aktaran sinir hücreleri olan **nöronları** etkisiz kılan bir moleküller karışımıdır. Zehir, hareket ve solunumun sinirsel kontrolünü çok kısa sürede bozduğundan, koni salyangozunun saldırısına uğrayan bir hayvan, kendisini ne koruyabilmekte ne de kaçabilmektedir.

Nöronlar sayesinde iletişim, büyük ölçüde, uzun mesafeli elektriksel sinyaller ve kısa mesafeli kimyasal sinyallerden oluşur. Nöronların özelleşmiş yapıları, onların vücutta bilgilerin alınması, aktarılması ve düzenlenmesinde elektriksel akımı kullanmalarına olanak tanır. Nöronlar, bir hücreden diğerine bilgi aktarırken sıklıkla çok kısa mesafelerde işlev gören kimyasal sinyalleri kullanırlar. Koni salyangozunun zehrinin özellikle çok etkili olmasının nedeni, nöronların hem kimyasal hem de elektriksel iletişimin bozmasındandır.

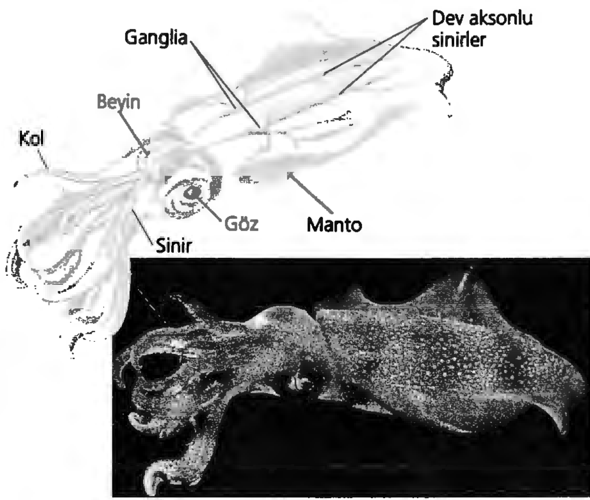
Nöronlar, duyusal bilgileri iletir, kalp atım hızını kontrol eder, el göz eşgüdümünü sağlar, anıları kaydeder, rüya görmeyi sağlar ve daha birçok işlevi yerine getirirler. Tüm bu bilgiler, nöronlar içinde elektriksel sinyal olarak aktarılır. Aktarılan bilginin hangi tip olduğunun çözümlenmesi, aktif nöron tarafından oluşturulmuş bağlantılar aracılığıyla yapılır. Böylece, sinir sisteminde uyarıların yorumlanması karmaşık bir sinir yolları ve bağlantıları sisteminin düzeninde yatar. Daha yüksek organizasyonlu hayvanlarda, bu yüksek düzeyde değerlendirme işlemi, nöron gruplarının oluşturduğu **beyin**de ya da **gangliyon** adı verilen daha basit hücre sinir hücresi kümelerinde gerçekleştirilir.

Bu bölümde, bir nöronun yapısını inceleyeceğiz ve nöronlar aracılığıyla gerçekleştirilen iletişimi kontrol eden molekülleri ve fiziksel ilkeleri araştıracağız. Bölüm 49'da, sinir sistemlerinin organizasyonuna göz atacak ve omurgalılardaki yüksek düzeyde bilgi işlenmesini inceleyeceğiz. Bölüm 50'de, çevresel uyarıları algılayan ve bu uyarılara vücudun tepkilerini yerine getiren sistemleri araştıracağız. Son olarak, Bölüm 51'de bu sinir sistemi işlevlerinin, hayvan davranışlarını oluşturan aktiviteler ve etkileşimler şeklinde nasıl bütünleştiğini göreceğiz.

KAVRAM **48.1**

Bilgi transferinde nöron organizasyonu ve yapısı işlevi yansıtır

Tek bir nöronun aktivitesinin ayrıntısına girmeden önce, nöronların hayvan vücudundaki bilgi akışında nasıl işlev gördüklerine genel olarak ele alalım. Örnek olarak, mürekkepbalığını kullanacağız; mürekkepbalığı, nöronların uyarıları nasıl ilettiğinin keşfedilmesinde çok önemli rol oynamış, olağan dışı büyüklükte sinir hücrelerine sahip bir organizmadır.



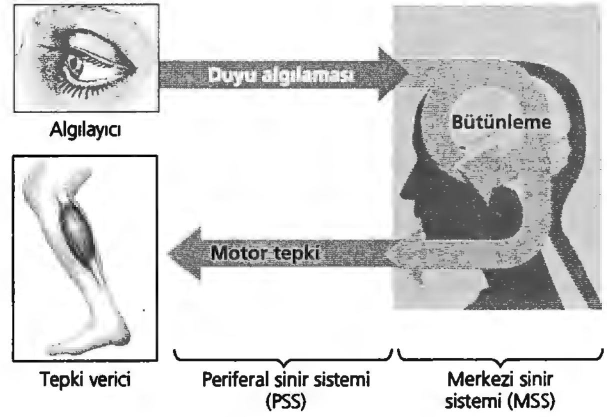
▲ **Şekil 48.2 Mürekkepbalığının sinir sistemine genel bir bakış.** Uyarılar, beyinden kaslı mantoya *dev aksonlar* ile iletilir; bu sinir hücre uzantılarının çapı alışılmadık derecede büyüktür.

Bilginin İşlenmesine Giriş

Şekil 48.1'deki koni salyangozu gibi, **Şekil 48.2**'deki mürekkepbalığı, aktif bir avcıdır. Mürekkepbalığı, görüntü oluşturan gözlerinin yakaladığı bilgiyi işleyen beynini kullanarak, çevresini araştırmaktadır. Mürekkepbalığı, avını tespit ettiğinde, beyninden çıkan uyarılar, hayvanın mantosundaki nöronlara gider ve balığın ileriye doğru hareketlenmesini sağlayan kasların kasılmasına yol açar.

Bir sinir sistemi tarafından bilginin işlenmesi üç aşamada gerçekleşir: duyunun alınması, bütünleştirilmesi ve motor çıktının verilmesi (**Şekil 48.3**). Çoğu hayvanda, bütünleştirmeyi yapan nöronlar, beyni ve uzun bir sinir kordonunu içeren **merkezi sinir sistemi (MSS)** halinde organize olmuştur. Merkezi sinir sistemine bilgi getiren ve götüren nöronlar, **çevresel sinir sistemini (PSS)** oluştururlar. Demetler halindeyseler, bu tip nöronlara **sinir** adı verilir.

En basitleri hariç, tüm hayvanlarda özelleşmiş sinir toplulukları bilginin işlenmesini aşamalar halinde gerçekleştirir. **Duyu nöronları**, dış uyarıları (ışık, ses, dokunma, ısı, koku ve tat) algılayan gözler ve diğer algılayıcılardan gelen ya da iç ortamla ilgili (kan basıncı, kan karbon dioksit düzeyi ve kas gerilimi gibi) bilgileri iletirler. Bu bilgiler, beyindeki ya da gangliyonlardaki işleme merkezlerine gönderilir. Beyin ya da gangliyonlardaki nöronlar, bu bilgileri bütünleştirerek (analiz ve çözümleme), hayvanın geçmiş deneyimlerini ve o andaki koşulları da işleme katarlar. Beyindeki nöronların büyük çoğunluğu **internöronlar** olup, beyin içindeki nöronları birbirine bağlar. Motor çıktı, işleme merkezlerinden çıkan ve kas ya da bez aktivitesini tetikleyen nöronlara güvenir. Örneğin, **motor nöronlar**, kas hücrelerine uyarı ileterek, kasılmalarına yol açarlar. Sinir sisteminde bilgi iletiminin nasıl gerçekleştiğini araştırırken, incelememize nöronların kendine özgü yapısını incelemekle başlayacağız.



▲ **Şekil 48.3 Bilgi işlenmesinin özeti.**

Nöron Yapısı ve İşlevi

Bir nöronun bilgiyi alabilmesi ve iletebilmesi yüksek düzeyde özelleşmiş bir hücresel organizasyon gerektirir (**Şekil 48.4**). Bir nöronun çekirdeği de dahil, organellerinin çoğu **hücre gövdesinde** yer alır. Tipik bir nöronun **dendrit** adı verilen (Yunanca *dendron*, ağaç) çok sayıda dallanmış uzantıları vardır. Hücre gövdesiyle birlikte, dendritler diğer nöronlardan uyarı *alırlar*. Nöron, aynı zamanda, diğer hücrelere uyarı *iletimini* sağlayan bir tane **aksona** sahiptir. Aksonlar, çoğunlukla dendritlerden daha uzundur ve bir zürafanın omuriliğinden ayaklarındaki kas hücrelerine uzananlar gibi, bazıları bir metreden daha uzundur. Aksonun, *akson tepeciği* olarak tanımlanan koni şeklindeki tabanı, tipik olarak akson boyunca ilerleyecek uyarıların oluşturulduğu yerdir. Diğer ucunun yakınında ise, genelde çok sayıda dallanmalar görülür.

Aksonun dallanmış olan her bir ucu, bilgiyi, **sinaps** adı verilen bağlantı yerinde diğer hücreye aktarır (bakınız Şekil 48.4). Her akson dalının yaptığı bu özelleşmiş bağlantı yeri, *sinaptik terminal* olarak adlandırılır. Çoğu sinapsta, **nörotransmitter** olarak tanımlanan kimyasal haberciler, bilgiyi, ileten nörondan alıcı nörona aktarırlar. Bir sinapsın tanımında, uyarıyı ileten nöronu *presinaptik hücre*; sinyali alan (kabul eden) nöron, kas ya da bez hücresini ise *postsinaptik hücre* olarak adlandıracağız.

Diğer hücrelerle yaptığı sinaps sayısına bağlı olarak bir nöronun şekli, çok basitten oldukça karmaşık olana kadar değişiklik gösterir (**Şekil 48.5**). Çok dallı aksonlar, bilgiyi birçok hedef hücreye iletebilir. Benzer şekilde, çok sayıda dallanma gösteren dendritler de, bazı internöronlarda olduğu gibi 100.000 kadar yüksek sayıda sinapstan bilgi alabilir.

Omurgalıların ve çoğu omurgasızın nöronları, **glial hücreler** ya da **glia** (Yunanca "zamk" anlamında bir kelimeden gelmektedir) denilen destek hücrelerine gereksinim duyarlar (**Şekil 48.6**). Glia hücreleri, nöronları besler, nöronların aksonlarını yalıtır ve nöronları çevreleyen hücre dışı sıvıyı düzenler. Genelde, memeli beynindeki glia hücreleri, sayısal olarak nöronların 10 ile 50 katı kadardır. Belirli glia hücrelerinin işlevlerini, bu bölümde ve Bölüm 49'da inceleyeceğiz.

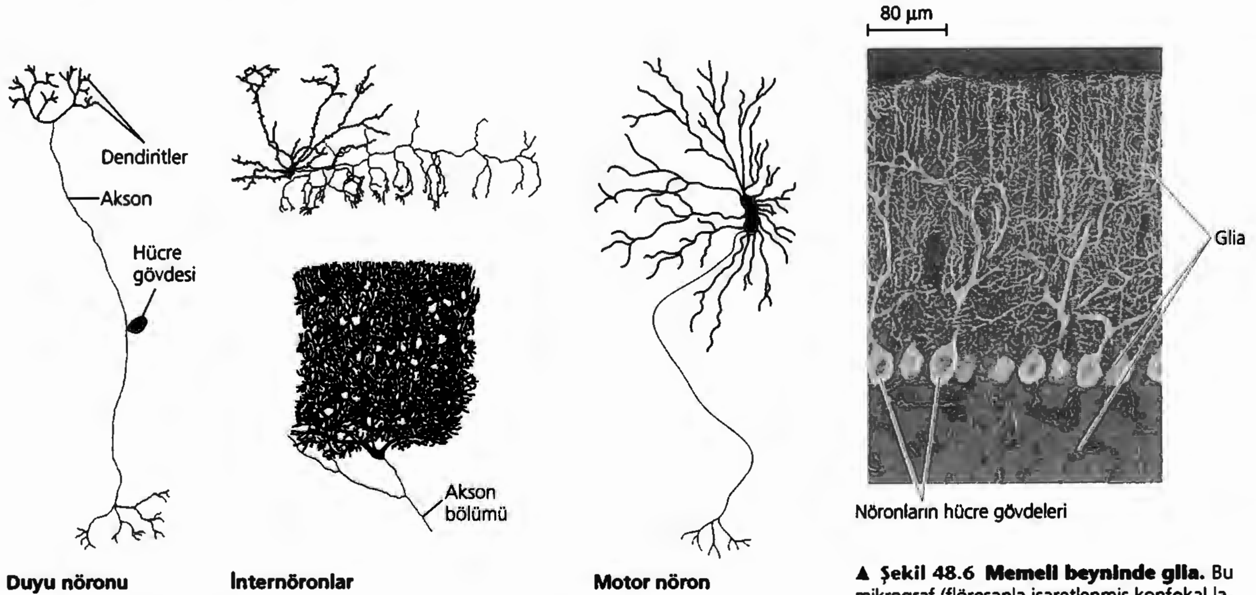
Dendiritler
Uyarı
Çekirdek
Akson tepeciği
Hücre gövdesi
Presinaptik hücre
Akson
Uyarı yönü
Sinaps
Sinaptik uçlar
Sinaptik uçlar
Nörotransmitter
Postsinaptik hücre

▲ **Şekil 48.4 Nöron yapısı ve organizasyonu.**

KAVRAM KONTROLÜ 48.1

1. Birisi isminizi söylediğinde, başınızı çevirmenizi nöronlar aracılığıyla sağlayan temel bilgi akış yolunu tanımlayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Sinir sisteminin uyarılarına verilecek tepkinin işbirliğine, bir aksonun artmış dallanmaları nasıl yardımcı olabilir?
3. **BAĞLANTI KUR** Bir bakteri kolonisinde haberleşmenin nasıl yapıldığı konusunu ele alınız (bakınız Şekil 11.3, s. 207). Bu haberleşme, bir nörondaki sinir uyarısının iletimiyle hangi açılardan benzeşmekte, hangileriyle ayrılmaktadır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 48.5 Nöronların yapısal çeşitliliği.** Bu çizimlerdeki hücre gövdeleri ve dendritler siyah; aksonlar ise kırmızıdır. Duyu nöronunda hücre gövdesi, buradaki diğer nöronların aksine, dendritlerden aksonun uç dallarına uyarı taşıyan aksonun ortasına yakın konumlanmıştır.

▲ **Şekil 48.6 Memeli beyninde glia.** Bu mikrograf (flöresanla işaretlenmiş konfokal lazer görüntüsü) glia ve internöronlarla dolu bir sıçan beyninin bir bölümünü göstermektedir. Glia kırmızı, çekirdeklerdeki DNA mavi, nöronların dendritleri ise yeşil ile işaretlenmiştir.

KAVRAM 48.2

İyon pompaları ve iyon kanalları bir nöronun dinlenme potansiyelini oluşturur

Bölüm 7'de gördüğünüz gibi iyonlar, hücrelerin iç kısmı ve onları çevreleyen sıvı arasında eşit olmayan bir şekilde dağılmıştır. Bunun sonucu olarak, hücrenin iç tarafı dışına göre daha eksi yüke sahiptir. Plazma zarı arasındaki bu zıt yüklerin birbirini çekmesi bir potansiyel enerji oluşturduğundan, bu yük farkı, ya da voltaj, **zar potansiyeli** olarak adlandırılır. Dinlenme konumundaki – uyarı göndermeyen - bir nöronun zar potansiyeli onun **dinlenme potansiyeli** olup, genelde – 60 ve – 80 mV (milivolt) düzeyindedir.

Diğer nöronlardan gelenler ya da özgül uyarılar, bir nöronun zar potansiyelinde, onun uyarı oluşturması, iletmesi ve bilgi işlemesi ile sonuçlanan değişiklikler oluşturur. Zar potansiyelindeki ani değişiklikler, bizim bir çiçeği görmemizi, bir kitabı okumamızı ya da bir ağaca çıkmamızı sağlar. Bu yüzden, nöronların işlevini anlayabilmek için önce, kimyasal ve elektriksel güçlerin zar potansiyelini nasıl oluşturduğunu, sürdürdüğünü ve değiştirdiğini incelemek gerekmektedir.

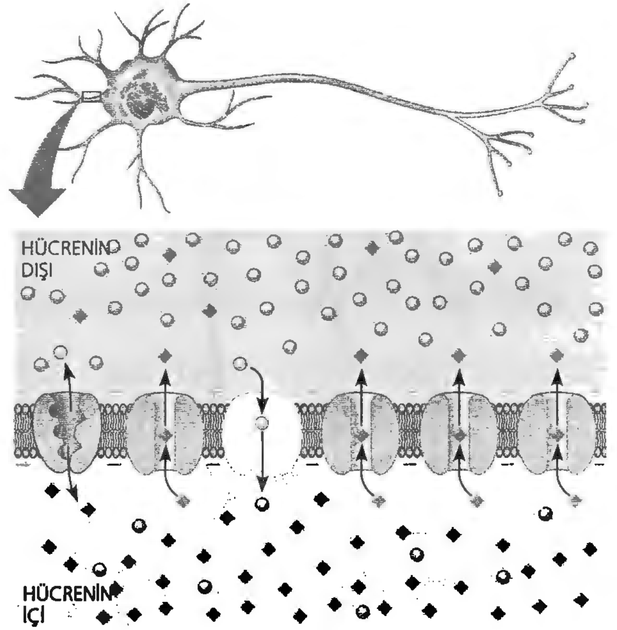
Dinlenme Potansiyelinin Oluşumu

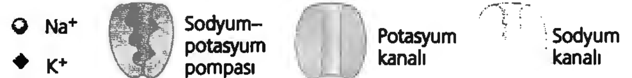
Dinlenme potansiyelinin oluşumunda potasyum (K^+) ve sodyum (Na^+) iyonlarının önemli rolleri vardır. Her iki iyonun, plazma zarının iki yanındaki konsantrasyonları farklıdır (**Tablo 48.1**). Memeli nöronları söz konusu olduğunda, K^+ iyonlarının konsantrasyonu hücre içinde en yüksekken, Na^+ iyonlarının konsantrasyonu hücre dışında en yüksektir. Na^+ ve K^+ konsantrasyonlarındaki bu farklılığın korunması, plazma zarındaki *sodyum-potasyum pompaları* ile sağlanır. Bölüm 7'de tartışıldığı gibi, bu iyon pompaları, sodyumu aktif olarak hücreden uzaklaştırmak ve potasyumu aktif olarak hücre içine alabilmek için ATP hidrolizi enerjisini kullanırlar (**Şekil 48.7**). Ayrıca, Tablo 48.1'de gösterildiği gibi, Cl^- iyonları ve diğer anyonlar için de konsantrasyon farklılıkları vardır, ancak bunlardan şimdilik söz edilmeyecektir.

Bir sodyum – potasyum pompası, hücre içine aldığı her iki potasyum iyonuna karşılık, üç sodyum iyonunu hücre dışına pompalar. Bu işlem sonunda dışarı çıkan net yükün pozitif olmasına karşın, sonuç voltaj farkı sadece birkaç milivolt olmaktadır. O zaman, neden dinlenme halindeki bir nöronda voltaj farkı 60-80 mV düzeyine ulaşabilmektedir? Yanıt, zarın içine yerleşmiş özelleşmiş protein topluluklarından oluşan porlardan, yani **iyon kanallarından** geçen iyon hareketinde yatmaktadır. İyon kanalları, iyonların zardan içeri ve dışarı difüzyonuna olanak tanır. İyonlar kanallardan difüze oldukça, beraberlerinde elektriksel yükleri de taşırlar. Sonuçta pozitif ya da negatif yükün net değeri, bir zar potansiyeli ya da zar çevresinde voltaj oluşturacaktır.

Tablo 48.1 Memeli Nöronlarının İçinde ve Dışında İyon Konsantrasyonları

İyon	Hücre İçi Konsantrasyonu (mM)	Hücre Dışı Konsantrasyonu (mM)
Potasyum (K^+)	140	5
Sodyum (Na^+)	15	150
Klor (Cl^-)	10	120
Hücre içinde proteinler gibi büyük anyonlar (A^-)	100	(uygulanamaz)





▲ **Şekil 48.7 Zar potansiyelinin temeli.** Sodyum-potasyum pompası, Tablo 48.1'de gösterildiği gibi, Na^+ ve K^+ iyon konsantrasyon farklılıklarını oluşturmak ve sürdürmekle görevlidir. Pompa, sodyumu aktif olarak hücreden dışarıya çıkarmak, potasyumu da hücre içine aktif olarak almak için ATP enerjisi kullanır. Zarın iki yanında sodyumun konsantrasyon farkı önemli ölçüde olmakla birlikte, zardan çok az Na^+ difüzyonu gerçekleşir, çünkü az sayıda sodyum kanalı açıktır. Bunun aksine, çok sayıdaki açık potasyum kanalı, önemli oranda K^+ çıkışını sağlar. Zar, klor ve diğer anyonlara çok az geçirgen olduğundan, potasyumun dışarı çıkışı hücre içinde net bir negatif yükün oluşumuna yol açar.

Zardaki K^+ ve Na^+ konsantrasyon farklılığı, potansiyel enerjinin kimyasal bir tipini sergilemektedir. Bu kimyasal potansiyel enerjiyi elektriksel potansiyel enerjiye dönüştüren iyon kanalları, *seçici geçirgen* olduklarından, yani sadece belirli iyonların geçişine izin verdiklerinden bunu yapabilmektedirler. Örneğin, bir potasyum kanalı, K^+ iyonunun kanaldan serbestçe difüze olmasına izin verirken, Na^+ gibi diğerlerine vermemektedir.

Açık potasyum kanallarından K^+ iyonunun difüzyonu, dinlenme potansiyelinin oluşması için önemlidir. Hücre içindeki K^+ konsantrasyonu 140 mM olup, dışarıda ise sadece 5mM'dır. Böylece, kimyasal konsantrasyon farkı, potasyumun dışarı çıkmasını destekler. Buna ek olarak, dinlenme halindeki bir nöronda potasyum kanallarının çoğu açıktır, fakat sodyum kanallarından çoğu kapalıdır (bakınız Şekil 48.7). Na^+ ve diğer iyonlar zarı kolayca aşamadıklarından, K^{+}' iyonunun dışarı akışı, hücre içinde net bir negatif yükün oluşumuna yol açmaktadır. Nöron içindeki bu negatif yük birikimi, zar potansiyelinin oluşmasındaki temel etkendir.

Negatif yükün birikimini ne durdurmaktadır? Hücre içindeki fazla negatif yük, bir çekim gücü yaratarak hücre dışına daha fazla pozitif yüklü potasyum iyonunun çıkışına engel olmaktadır. Böylece, yükün (voltaj) ayrılması, K^+' iyonunun kimyasal konsantrasyon farkını dengeleyen elektriksel bir farklılık yaratmaktadır.

Dinlenme Potansiyelinin Modellenmesi

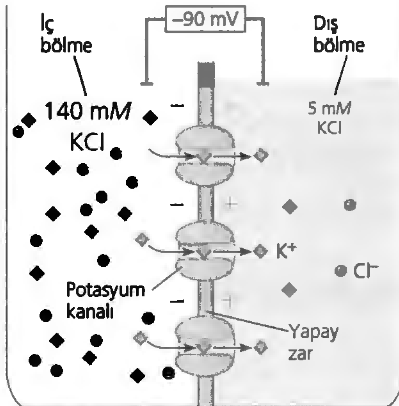
Bir nörondan K^+ iyonunun net çıkışı, kimyasal ve elektriksel güçler dengeye gelinceye değin sürer. Bu güçler, bir memeli nöronundaki dinlenme potansiyelini nasıl açıklar? Bu soruyu yanıtlamak için, yapay bir zarla bölünmüş iki ayrı bölmeyi basit bir örnek olarak ele alalım (**Şekil 48.8a**). Önce, zarda hepsi açık olan ve sadece K^+ iyonunun difüzyonuna izin veren çok sayıda iyon kanalı olduğunu varsayınız. Bir memeli nöronundaki gibi bir K^+ konsantrasyon farklılığı yaratmak için, içteki bölmeye 140 mM'lık bir potasyum klorür (KCl) çözeltisi, dıştakine ise 5 mM lık bir KCl çözeltisi dolduralım. K^+, konsantrasyonunun az olduğu dış bölmeye difüze olacaktır. Ancak, Cl^- iyonları zardan geçemediğinden, iç bölmede negatif yük fazlalığı oluşacaktır.

Model nöronumuz dengeye ulaşınca, elektriksel farklılık kimyasal farklılığı tam olarak dengeleyecek, böylece zardan daha fazla K^+ difüzyonu artık olmayacaktır. Belirli bir iyon için bir zardaki voltajın dengedeki büyüklüğü, iyonun **denge potansiyeli (E_{iyon})** olarak adlandırılır. Tek bir tip iyon için geçirgen olan bir zardaki E_{iyon}, Nernst eşitliği olarak tanımlanan bir denklemle hesaplanabilir. İnsan vücut sıcaklığında (37°C) ve K^+ ya da Na^+ gibi net yükü 1^+ olan bir iyon için Nernst eşitliği:

$$E_{iyon} = 62\text{ mV}\left(\log\frac{[\text{iyon}]_{\text{dış taraf}}}{[\text{iyon}]_{\text{iç taraf}}}\right)$$

K^+ konsantrasyonlarını yerleştirince, K^+ için denge potansiyelinin (E_K) – 90 mV olduğu ortaya çıkmaktadır (bakınız Şekil 48.8a). Eksi işareti, zarın iç kısmının dışarıya oranla 90 mV daha negatif olduğunda, K^+ iyonunun dengede olduğunu belirtmektedir.

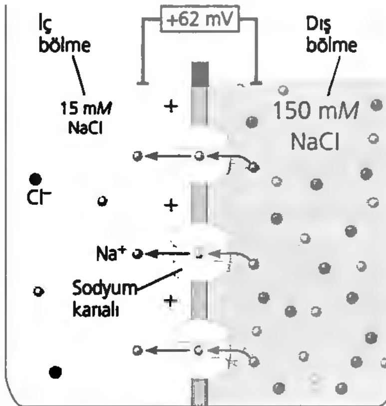
K^+ için denge potansiyelinin – 90 mV olmasına karşın, bir memeli nöronunun dinlenme potansiyeli biraz daha az negatiftir. Bu fark, dinlenme durumundaki bir nöronda birkaç açık Na^+ kanalından sürekli sodyum hareketi nedeniyle oluşmaktadır. Na^+ iyonunun konsantrasyon farklılığının dizilim yönü, K^+ iyonununkinin tersinedir (bakınız Tablo 48.1). Bu nedenle Na^+, hücreye difüze olarak hücrenin içini daha az negatif yapar. Eğer açık kanalları sadece seçici olarak sodyuma geçirgen bir zar modeli düşünürsek, dıştaki bölmede on kat daha fazla Na^+ nedeniyle denge potansiyelinin (E_{Na}) + 62 mV olduğunu görürüz (**Şekil 48.8b**). Hakiki bir nöronda, dinlenme potansiyeli (- 60 ile – 80 mV) E_K ya, E_{Na} ya olduğundan çok daha yakın olacaktır, çünkü çok sayıdaki açık potasyum kanalına karşılık, az sayıda açık sodyum kanalı vardır.



(a) Zar K^+ a seçici geçirgen

K^+ için 37°C da denge potansiyelinde Nernst denklemi:

$$E_K = 62\text{ mV}\left(\log\frac{5\text{ mM}}{140\text{ mM}}\right) = -90\text{ mV}$$



(b) Zar Na^+ a karşı seçici geçirgen

Na^+ için 37°C da denge potansiyelinde Nernst denklemi:

$$E_{Na} = 62\text{ mV}\left(\log\frac{150\text{ mM}}{15\text{ mM}}\right) = +62\text{ mV}$$

◄ **Şekil 48.8 Bir memeli nöronunun modeli.** Her kap, yapay bir zarla iki ayrı bölmeye ayrılmıştır. İyon kanalları, belirli iyonların serbest hareketine izin vererek, oklarla gösterilen net iyon akışını sağlamaktadır. **(a)** Açık potasyum kanallarının varlığı, zarı K^+ iyonuna karşı seçici geçirgen yapmakta, içteki bölme, dıştakine oranla 28 kat daha fazla K^+ iyonu içermektedir; dengede, zarın içi, dışarıya göre – 90 mV değerdedir. **(b)** Zar, Na^+ iyonuna karşı seçici geçirgendir, ve içteki bölme dışarıdakine oranla on kat daha az Na^+ içermektedir; dengede, zarın içi dışarıya oranla + 62 mV değerdedir.

EĞER ÖYLE İSE? *Bir tip iyon için (b)'deki zara özgül kanallar eklemek zar potansiyelini değiştirecektir. Bu kanallardan hangi iyon geçecek ve zar potansiyeli hangi yöne doğru değişecektir?*

Dinlenme halindeki bir nöronda ne K^+ ne de Na^+ dengede olmadığından, her iyonun zardan bir net akışı bulunmaktadır. Dinlenme potansiyeli sabit olup, bu, K^+ ve Na^+ akışlarının eşit ve zıt yönlerde olduğu anlamındadır. Zarın her iki tarafındaki iyon konsantrasyonları da sabittir. Şu da akılda tutulmalıdır ki, dinlenme potansiyelini yaratmak için gerekli iyon hareketinin sınırı çok küçük olup (yaklaşık 10^{-12} mol/cm^2 zar), kimyasal konsantrasyon farklılığını değiştirmek için gerekenden çok daha azdır.

Na^+ iyonunun zardan geçişini kolaylaştıracak koşullarda, zar potansiyeli E_{Na} ya doğru ve E_K dan uzağa gidecektir. Sonraki kısımda göreceğimiz gibi, bu, bir sinir uyarısının oluşumunda tam olarak gerçekleşmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 48.2

1. Hangi koşullarda iyonlar, iyon kanallarından, konsantrasyonu az bölgelerden yüksek olan bölgelere geçerler?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir hücrenin potansiyelinin – 70 mV'dan – 50 mV'a değiştiğini varsayınız. Hücrenin K^+ ya da Na^+ iyonuna geçirgenliğindeki hangi değişiklikler bunu doğurabilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bazı kültürlerde okların ucunu zehirli yapmak için kullanılan bir bitki maddesi olan oubain, sodyum-potasyum pompasını bozmaktadır. Eğer bir nöronu oubainle muamele etseydiniz, dinlenme potansiyelinde ne görmeyi beklerdiniz? Açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Sayfa 132'deki Şekil 7.13'de boya moleküllerinin difüzyonu gösterilmiştir. Difüzyon, net yükü olan bir boyanın konsantrasyon farklılığını yok edebilir mi? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 48.3

Aksiyon potansiyelleri aksonlar tarafından iletilen sinyallerdir

Bir nöronun zar potansiyeli, çeşitli uyaranlara yanıt olarak değişir. Hücre içi kayıt tekniği kullanılarak, araştırıcılar bu değişiklikleri zamana karşı bir eğride gösterebilmektedirler (**Şekil 48.9**). Zar potansiyelinde değişiklikler meydana gelir, çünkü, nöronlar uyarılara yanıt olarak açılıp kapanabilen iyon kanalları, yani **kapılı iyon kanalları** içermektedir. Bu kapılı iyon kanallarının açılıp kapanması, zarın belirli iyonlara karşı geçirgenliğini değiştirerek, zar potansiyelinde farklılıklar yaratır.

Hiperpolarizasyon ve Depolarizasyon

Zar potansiyelinin nasıl değiştiğini anlamak için, dinlenme durumundaki bir nöronda kapalı olan kapılı potasyum kanalının açılma uyarısı geldiğinde ne yaptığını ele alalım. Bu potasyum kanallarının açılması, zarın potasyuma olan geçirgenliğini artıracaktır. Nörondan dışarı K^+ difüzyonu artarak, zar potansiyelini E_K ya (- 90 mV, 37° C da) değiştirecektir. Zar potansiyelinin büyüklüğündeki bu artış, **hiperpolarizasyon** olarak adlandırılır ve zarın iç kısmını daha da negatif yapar (**Şekil 48.10a**). Dinlenme durumundaki bir nöronda hiperpolarizasyon, pozitif iyonların dışarı çıkmasına ya da negatif iyonların içeri girmesine yol açacak herhangi bir uyarı sonucu oluşabilir.

Dinlenmedeki bir nöronda potasyum kanallarının açılmasının hiperpolarizasyona yol açmasına karşın, diğer bazı tip iyon kanallarının açılması ise tam tersi bir etki yaratarak, zarın içini daha az negatif yapabilmektedir (**Şekil 48.10b**). Zar potansiyeli büyüklüğündeki bir azalma, **depolarizasyon** olarak adlandırılır. Nöronlardaki depolarizasyon, çoğunlukla kapılı sodyum kanallarında yer alır. Eğer bir uyarı, dinlenmedeki bir nöronun kapılı sodyum kanallarını açıyorsa, zarın Na^+ iyonuna geçirgenliği artar. Na^+, konsantrasyon farklılığına bağlı olarak hücre içine difüze olur ve zar potansiyeli E_{Na} (+ 62 mV, 37° C da) ya doğru kaydığından, depolarizasyon gerçekleşir.

Kademeli potansiyeller ve Aksiyon Potansiyelleri

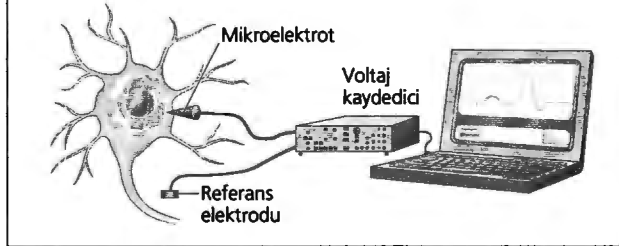
Bazen, hiperpolarizasyona ya da depolarizasyona tepki, basitçe zar potansiyelinde bir kaymadır. Bu kayma, **kademeli potansiyel** olarak adlandırılır ve büyüklüğü uyarının gücüyle değişir; güçlü uyarılar, zar potansiyelinde daha büyük değişiklik yaratır. Kademeli potansiyeller, zar boyunca ilerlerken nörondan dışarıya küçük bir elektriksel akımın sızmasına yol açarlar. Böylece, kademeli potansiyeller kaynağından uzaklaş-

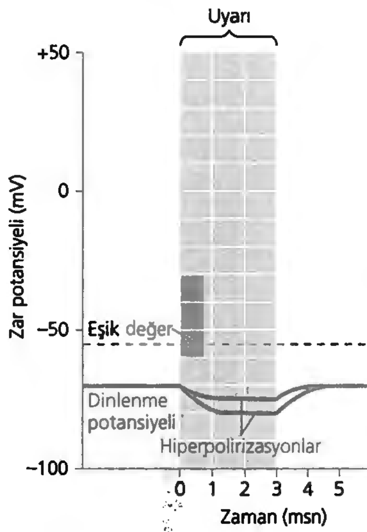
▼ **Şekil 48.9** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Hücre İçi Kayıt

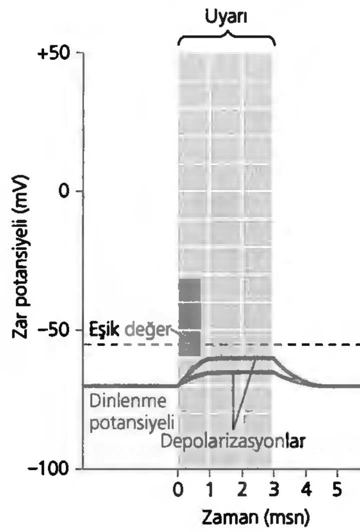
UYGULAMA Elektrofizyologlar, nöronların ve diğer hücrelerin zar potansiyelini ölçmek için hücre içi kaydı kullanırlar.

TEKNİK Kılcal bir cam tüpten yapılmış bir mikro elektrot, elektriği iletebilen tuz çözeltisiyle doludur. Tüpün bir ucu, çok inceltilmiştir (< 1 µm çapında). Bir mikroskoptan bakarken, araştırıcı, mikro elektrotun ucunu bir hücrenin içine yerleştirebilmek için mikro yerleştirici kullanır. Bir voltaj okuyucu (genellikle bir osiloskop ya da bilgisayar sistemi), hücre içindeki mikro elektrot ucuyla, hücre dışındaki bir referans çözeltisi içine yerleştirilmiş başka bir elektrot arasındaki voltajı ölçer.

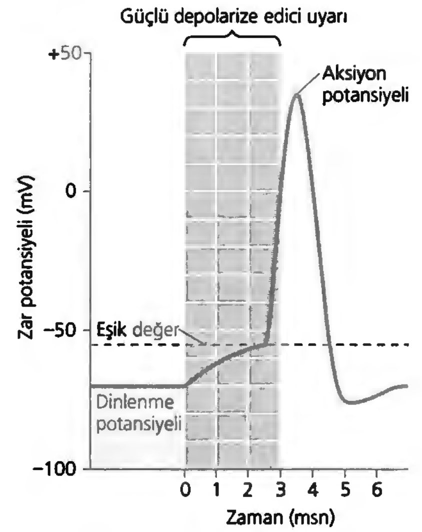




(a) İki uyarı tarafından oluşturulan ve zar geçirgenliğini K^+ a karşı artıran dereceli hiperpolarizasyonlar. Daha büyük uyarı daha yüksek hiperpolarizasyon doğurur.



(b) İki uyarı tarafından oluşturulan ve zar geçirgenliğini Na^+ iyonuna karşı artıran dereceli depolarizasyonlar. Daha büyük uyarı daha yüksek depolarizasyon doğurur.



(c) Eşik değere ulaşan bir depolarizasyon tarafından tetiklenen aksiyon potansiyeli.

▲ **Şekil 48.10 Bir nörondaki kademeli potansiyeller ve bir aksiyon potansiyeli.**

ÇİZİNİZ *(c) bölümündeki grafiği yeniden çizerek y-eksenini uzatınız. Sonra, E_K ve E_{Na} nın konumlarını işaretleyiniz.*

tıkça zayıflarlar. Kademeli potansiyellerin aksonlar boyunca ilerleyen sinir uyarıları olmamalarına karşın, sinir uyarılarının oluşumuna büyük katkıları bulunmaktadır.

Eğer bir depolarizasyon zar potansiyelini yeterince değiştirirse, sonuçta zar voltajında **aksiyon potansiyeli** adı verilen büyük bir değişiklik gerçekleşir. Kademeli potansiyellerin aksine aksiyon potansiyelleri, sabit bir büyüklüğe sahip olup, zarın birbirine yakın bölgelerinde oluşabilirler. Bu yüzden, aksiyon potansiyelleri aksonlar boyunca yayılarak, onları uyarıları uzun mesafelere taşımaya uygun hale getirirler.

Aksiyon potansiyellerinin ortaya çıkması, nöronlardaki bazı iyon kanallarının **voltaj-kapılı iyon kanalları** olup, zar potansiyelinin belirli bir düzeyi geçmesiyle açılıp kapanma özelliklerinin olmasındandır. Eğer bir depolarizasyon, voltaj kapılı sodyum kanallarını açarsa, sonuçta nöronun içine dolacak Na^+, daha fazla depolarizasyona yol açacaktır. Sodyum kanalları voltaj kapılı olduklarından, artmış bir depolarizasyon daha çok sodyum kanalının açılmasını sağlayacağından, akımın hızı artacaktır. Sonuç, bir *pozitif geri bildirim* süreci olup (bakınız Şekil 1.13), tüm voltaj kapılı sodyum kanallarının hızla açılmasını ve zar potansiyelinde aksiyon potansiyelini tanımlayan belirli bir değişimi tetiklemektedir (**Şekil 48.10c**).

Aksiyon potansiyeli, bir depolarizasyon ne zaman zar voltajını, **eşik değer** denilen belli bir değere yükseltirse, o zaman oluşur. Memeli nöronları için eşik değer, zar potansiyelinin yaklaşık − 55 mV olduğu değerdir. Bir kez başlayınca, aksiyon potansiyelinin gücü, onu tetikleyen uyarının gücünden bağımsız olarak gelişir. Aksiyon potansiyelleri ya tümüyle ya da hiç oluşmadıklarından, uyarılara *ya-hep-ya-hiç* şeklinde bir tepki gösterirler. Bu özellik, depolarizasyonun voltaj kapılı sodyum kanallarını açması ve bu açılmanın da daha fazla depolarizasyona neden olmasına bağlıdır. Depolarizasyonun pozitif geri bildirim döngüsü ve kanalların açılması, ne zaman zar potansiyeli eşik değere ulaşırsa, bir aksiyon potansiyelini tetikler.

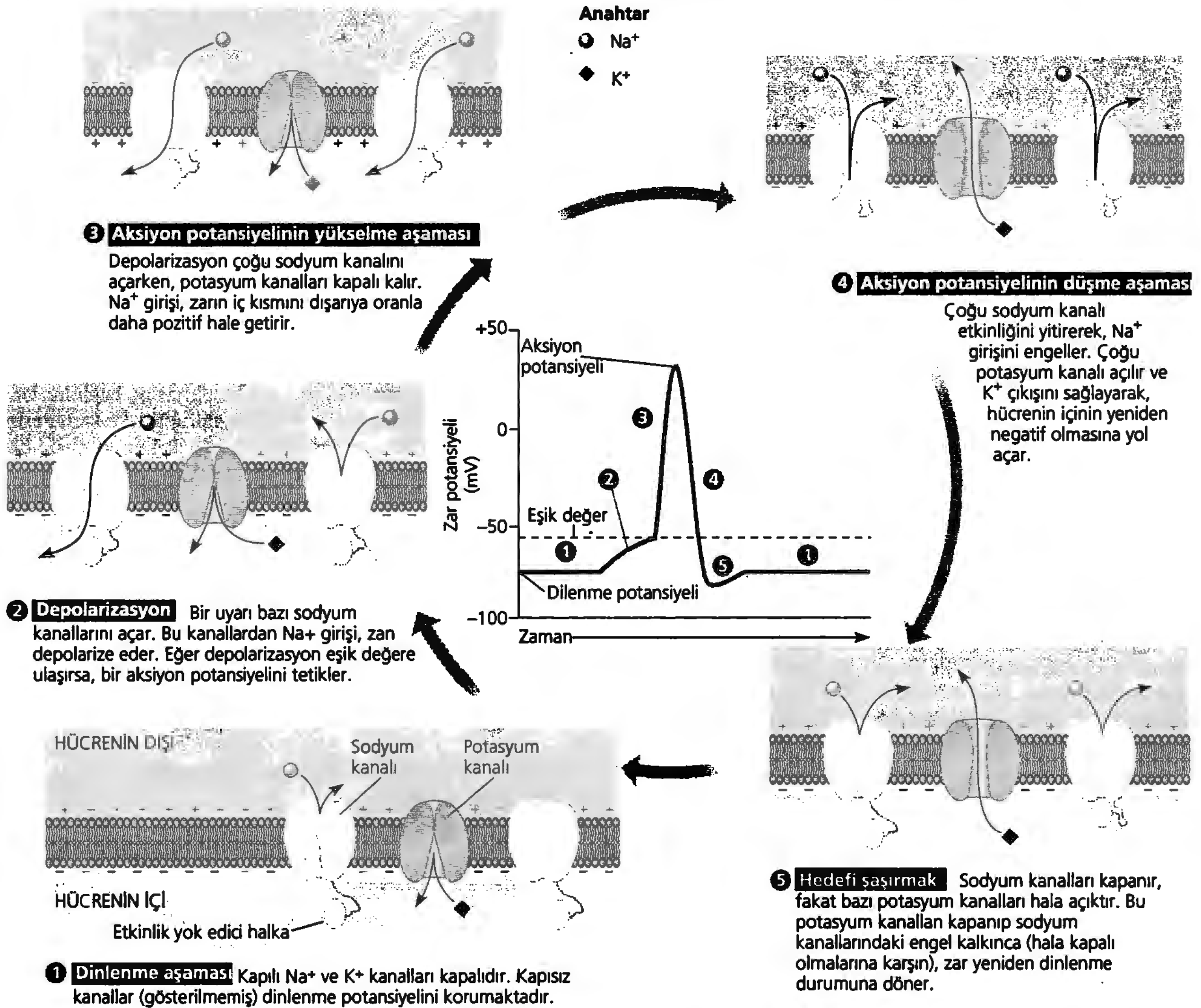
Aksiyon potansiyellerinin nasıl oluştuğunun keşfi, 1940'larda ve 1950'lerde, İngiliz bilim insanları Andrew Huxley ve Alan Hodgkin'in çalışmaları sonucudur. O dönemde, küçük hücrelerdeki elektriksel olayları inceleyecek teknikler gelişmemiş olduğundan, araştırmacılar elektriksel kayıtları mürekkepbalığının dev nöronlarında yapmışlardı (bakınız Şekil 48.2). Onların deneyleri, sonraki kısımda belirtilmiş olan bir modele öncülük yapmış olup, 1963 yılında onlara Nobel Ödülünü kazandırmıştır.

Aksiyon Potansiyellerinin Oluşumu: *Yakın Bir Bakış*

Bir aksiyon potansiyelinin tipik eğrisi (bakınız Şekil 48.10c), zar potansiyelinin voltaj kapılı sodyum ve potasyum kanallarındaki iyon hareketinin sonucunda oluşan büyük değişimini sergiler. Zar depolarizasyonu her iki tip kanalı da açar, ancak onların tepkisi hem bağımsız hem de ardışıktır. Sodyum kanalları önce açılarak, aksiyon potansiyelini başlatırlar. Aksiyon potansiyeli sürerken, sodyum kanalları etkisiz kılınır: Kanal proteinlerinin bir kıvrımı, hareket eder ve delikten iyon akışını engeller. Sodyum kanalları, zar dinlenme potansiyeline geri dönünceye ve kanallar kapanıncaya değin etkinliği durdurulmuş durumda kalır. Potasyum kanalları,

sodyum kanallarından daha yavaş açılır, fakat aksiyon potansiyelinin sonuna kadar açık ve işlevsel kalırlar.

Voltaj kapılı kanalların aksiyon potansiyelini nasıl oluşturduğunu daha iyi anlamak için, süreci aşamalar halinde ele alacağız (**Şekil 48.11**). ❶ Akson zarı dinlenme potansiyelindeyken, voltaj kapılı sodyum kanallarının çoğu kapalıdır. Bazı potasyum kanalları açık, ancak voltaj kapılı potasyum kanallarının çoğu kapalıdır. ❷ Bir uyarı zarı depolarize edince, bazı kapılı sodyum kanalları açılır ve hücre içine daha çok Na^+ difüze olmasını sağlar. Na^+ akışı, daha çok depolarizasyona yol açarak, kapılı sodyum kanallarının daha çok açılmasını sağlar, bu da hücreye daha çok Na^+ girmesine yol açar. ❸ Eşik değer aşılınca, pozitif geri bildirim döngüsü zar potansiyelini hızla E_{Na} ya yakınlaştırır. Aksiyon potansiyelinin bu aşaması *yükselme aşaması* olarak adlandırılır. ❹ Aksiyon potansiyelinin tümüyle E_{Na} ya ulaşmasını iki olay engeller: Voltaj kapılı sodyum kapıları açılmalarından hemen sonra etkisizleşerek Na^+ girişini durdurur; ve çoğu voltaj kapılı potasyum kanalları açılarak hızlı K^+ çıkışına yol açarlar. Her iki olay da zar potansiyelini hızla E_K ya geri döndürür. Bu aşama da *düşme aşaması* olarak adlandırılır. ❺ Aksiyon potansiyelinin bu son aşaması *hedefi şaşırmak* olarak tanımlanır ve zarın K^+ geçirgenliği, dinlenmedekine göre daha yüksek olup, zar potansiyeli de E_K ya dinlenme potansiyelindekine göre daha yakındır. Kapılı potasyum kanalları sonunda kapanır ve zar potansiyeli dinlenme durumundakine döner.



▲ **Şekil 48.11 Bir aksiyon potansiyelinin oluşumunda voltaj-kapılı iyon kanallarının rolü.** Ortadaki grafikte yer alan daire içindeki numaralar ve aksiyon potansiyel aşamalarının renkleri, bir nöronun plazma zarındaki voltaj-kapılı sodyum ve potasyum iyon kanallarını gösteren beş çizimle ilgilidir (Kapısız iyon kanalları gösterilmemiştir.)

ANİMASYON **BioFlix** Nöronların Nasıl Çalıştığı üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

Sodyum kanalları, düşme aşamasında ve hedefi şaşırma aşamasının başlarında etkisiz kalmayı sürdürür. Sonuç olarak, bu dönemde ikinci bir depolarizasyon uyarısı gerçekleşirse, bir aksiyon potansiyelini tetikleyemez. İkinci bir aksiyon potansiyelinin başlatılamadığı bu dönem, **refraksiyon periyodu** olarak adlandırılır. Bu ara, aksiyon potansiyellerinin en sıklıkla oluşabileceği aralığı belirler. Birazdan tartışacağımız gibi, bu refraksiyon periyodu ayrıca, tüm uyarıların aksonda aynı yönde, yani hücre gövdesinden akson uçlarına doğru hareket etmesini de sağlar.

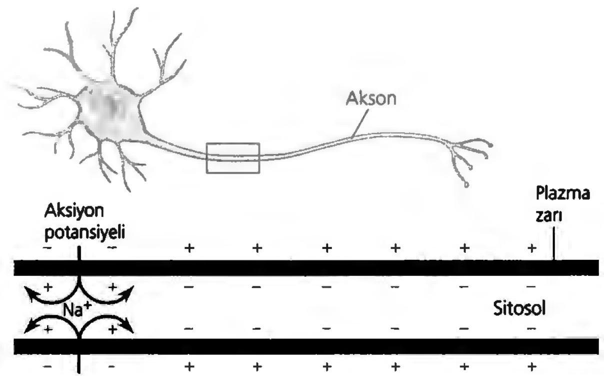
Refraksiyon periyodunun, plazma zarı etrafındaki iyon konsantrasyon farklılıklarından kaynaklanmayıp, sodyum kanallarının etkisizleşmesinden oluştuğu akılda tutulmalıdır. Bir aksiyon potansiyeli sırasında, yüklü parçacıkların akışı, zarın her iki tarafındaki konsantrasyonları değiştiremeyecek kadar azdır.

Çoğu nöronda, aksiyon potansiyelinin başlamasıyla refraksiyon periyodunun sonu arasındaki aralık, sadece 1-2 milisaniye (msn) kadardır. Aksiyon potansiyellerinin bu denli kısa olması nedeniyle, bir nöron saniyede yüzlerce oluşturabilir. Buna ek olarak, bir nöronun aksiyon potansiyellerini oluşturma sıklığı, uyarıya göre farklılık gösterir. Aksiyon potansiyellerindeki bu farklılık, uyarının gücü hakkında bilgi de iletir. Örneğin, duyma olayında yüksek sesler, kulağı beyne bağlayan nöronlarda daha sık aksiyon potansiyelleri oluşturur. Aksiyon potansiyelleri arasındaki zaman boşlukları, aslında aksonlar tarafından iletilen bilgilerdeki tek değişkendir.

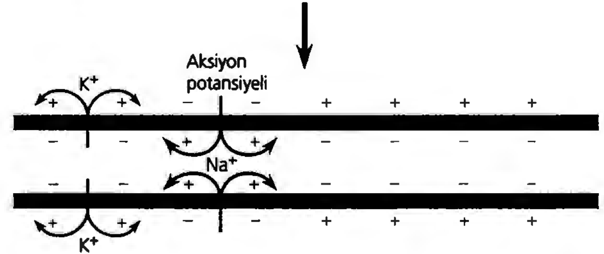
Kapılı iyon kanalları ve aksiyon potansiyellerinin tüm sinir sistemi işlevinde merkezi bir rolü vardır. Bunun sonucunda, iyon kanal proteinlerini kodlayan genlerdeki mutasyonlar, sinirleri, kasları, beyni ya da kalbi etkileyen bozukluklar yaratabilir. Bozukluğun hangi tip olacağı, büyük ölçüde iyon kanal proteini geninin vücudun neresinde ifade edileceğine bağlıdır. Örneğin, iskelet kası hücrelerindeki voltaj kapılı sodyum kanallarını etkileyen mutasyonlar, bu kaslarda miyotonya denilen periyodik spazmlar yaratabilir; beyindeki sodyum kanallarını etkileyenler de, sinir hücre gruplarının eşzamanlı ve aşırı uyarı çıkarması sonucu, epileptik kasılma nöbetlerine yol açabilir.

Aksiyon Potansiyellerinin İletimi

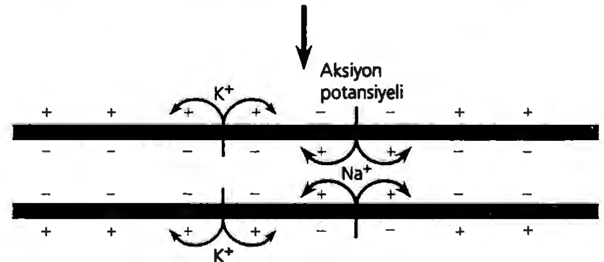
Aksiyon potansiyelinin başladığı bölgede (genellikle akson tepeciğinde), yükselme aşamasındaki Na^+ girişi, akson zarındaki komşu bölgeyi depolarize eden elektriksel bir akım başlatır (**Şekil 48.12**). Komşu bölgedeki depolarizasyon, eşik değere ulaşacak kadar büyük olup, aksiyon potansiyelinin orada yeniden başlamasına yol açar. Bu süreç, akson boyunca birçok kez yinelenir. Bir aksiyon potansiyeli, ya hep-ya hiç olayı olduğundan akson boyunca büyüklüğü ve süresi her konumda sabit kalır. Sonuçta, hücre gövdesinden sinaptik duraklara değin, bir sinir uyarısının domino taşlarının devrilmesi gibi aktarılarak ilerlemesi söz konusu olur.



❶ Bir noktada, Na^+ zardan içeri girerken bir aksiyon potansiyeli oluşur.



❷ Aksiyon potansiyelinin depolarizasyonu zarın komşu bölümlerine yayılır ve orada da aksiyon potansiyelini başlatır. Bu bölgenin solunda, K^+ dışarı çıktıkça zar yeniden polarize (repolarize) olur.



❸ Depolarizasyon-repolarizasyon süreci zarın bir sonraki bölgesinde yinelenir. Bu yolla, plazma zarından geçen bölgesel iyon akımı, akson boyunca aksiyon potansiyelinin yayılmasını sağlar.

▲ **Şekil 48.12 Bir aksiyon potansiyelinin iletimi.** Bu şekil, bir aksiyon potansiyeli soldan sağa doğru giderken birbirini izleyen üç aşamadaki olayları göstermektedir. Akson boyunca her noktada, voltaj-kapılı iyon kanalları Şekil 48.10'daki değişim aşamalarından geçmektedir. Zar renkleri, Şekil 48.10'daki aksiyon potansiyel aşamalarını göstermektedir.

Bir akson tepeciğinde başlayan aksiyon potansiyeli, akson boyunca sadece sinapslara doğru hareket eder. Neden? Na^+ girişi ile oluşan depolarizasyon dalgasının hemen gerisinde, K^+ iyonunun dışarı çıkması sonucu oluşan bir repolarizasyon bölgesi vardır. Repolarize olan bölgede, sodyum kanalları etkisiz kalmayı sürdürür. Sonuçta, aksiyon potansiyelinin *önünde* akson zarını depolarize eden içeri akış, *arkasında* başka bir aksiyon potansiyeli üretemez. Bu, aksiyon potansiyellerinin hücre gövdesine doğru geri gitmesini engeller.

Akson Yapısındaki Evrimsel Adaptasyonlar

EVRİM Aksiyon potansiyellerinin iletim hızını etkileyen başlıca etken aksonun çapıdır. İletim hızını artıran bir adaptasyon, akson genişliğindeki artıştır. Elektriksel akıma direnç, iletkenin (bir tel ya da akson) enine kesit alanıyla ters orantılıdır. Geniş bir hortumun suyun akışına dar bir hortuma oranla daha az direnç göstermesi gibi, geniş bir akson da aksiyon potansiyeli akımına dar bir aksona göre daha az direnç gösterir.

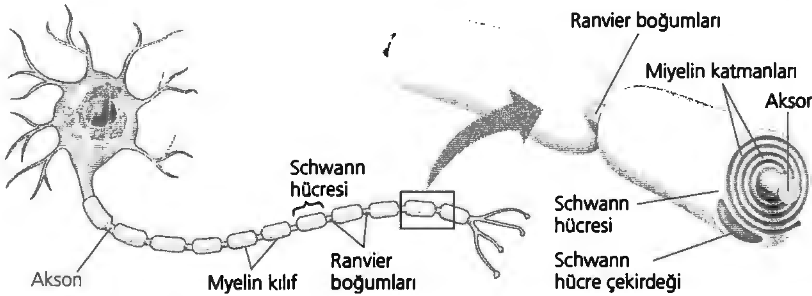
Omurgasızlarda iletim hızı, çok dar aksonlardaki saniyede birkaç santimetreden, bazı eklem bacaklı ve yumuşakçaların dev aksonlarında (bakınız Şekil 48.2) 30 m/sn ye çıkabilir. Bu dev aksonlar (1 mm genişlikte olabilir), mürekkepbalığını avına doğru iten kas kasılmalarında olduğu gibi, hızlı davranışsal tepkilerde işlev görür.

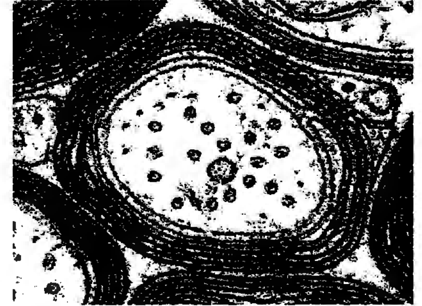
Omurgalı aksonları dar çaplı olmalarına karşın aksiyon potansiyellerini yüksek hızda iletebilirler. Bu nasıl olabilmektedir? Omurgalı aksonlarında hızlı iletimi sağlayan evrimsel adaptasyon, elektriksel yalıtım olup, birçok elektrik telini yalıtan plastik kaplamalarla benzeşir. Yalıtım, aksiyon potansiyelinin yarattığı depolarize edici akımı akson içinde daha ileri noktalara taşıyarak, eşik değerlere daha çabuk ulaşmalarını sağlar.

Omurgalı aksonlarını kaplayan elektriksel yalıtım **miyelin kılıf** olarak adlandırılır (**Şekil 48.13**). Miyelin kılıflar iki tip glia hücresi tarafından oluşturulur: Merkezi sinir sistemindeki **oligodendrositler** ve çevresel sinir sistemindeki **Schwann hücreleri**. Bu özelleşmiş glia hücreleri, gelişme sırasında, aksonların üzerini çok tabakalı zarlar şeklinde sarmalarlar. Bu tabakaları oluşturan zarlar, çoğunlukla elektrik akımını çok az geçiren yağdan oluşmuşlardır.

Miyelinli aksonlarda, voltaj kapılı sodyum kanalları, sadece miyelin kılıfın **Ranvier boğumu** adı verilen daralmış bölgelerinde yer alır (bakınız Şekil 48.13). Hücre dışı sıvı, akson zarıyla sadece bu boğumlarda temas halindedir. Bunun sonucunda, aksiyon potansiyelleri boğumlar arasındaki bölgelerde oluşmaz. Bunun yerine, bir boğumdaki aksiyon potansiyelinin yükselme aşamasında içeri doğru akım, diğer boğuma atlayarak zarı depolarize eder ve aksiyon potansiyeli doğurur (**Şekil 48.14**). Böylece, zaman alan iyon kanallarının açılıp kapanma süreci, sadece akson üzerinde belli sayıdaki bölgede gerçekleşir. Aksiyon potansiyelinin bu şekildeki ilerleyişi **atlamalı iletim** (Latince *saltare*, atlama, sıçrama) olarak adlandırılır; çünkü, aksiyon potansiyeli akson boyunca boğumdan boğuma atlamaktadır.

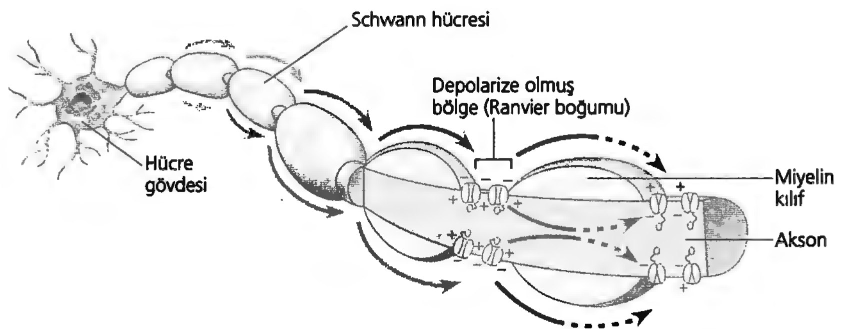
Miyelinle kaplı olmanın başlıca seçici avantajı, yerden kazanmaktır. 20µm çapındaki bir miyelinli aksonun iletim hızı, mürekkepbalığının 40 kez daha kalın çaplı dev aksonunkinden daha fazladır. Buna ek olarak, miyelinli aksonlardan 2.000'den fazlası, tek bir dev aksonun kapladığı yere sığabilir.





▲ **Şekil 48.13 Schwann hücreleri ve miyelin kılıf.** Çevresel sinir sisteminde, Schwann hücreleri olarak adlandırılan glia, aksonların etrafına sarılarak miyelin tabakasını oluştururlar. Birbirine komşu Schwann hücreleri arasındaki miyelinsiz bölgeler Ranvier boğumları olarak tanımlanırlar. Miyelinli bir aksonun enine kesiti TEM da gözlenmektedir.

▶ **Şekil 48.14 Atlamalı iletim.** Miyelinli bir aksonda, bir Ranvier boğumundaki aksiyon potansiyeli sırasındaki bir depolarize edici akım, aksonun içinden diğer boğuma (mavi oklar), voltaj-kapılı sodyum kanallarının yeniden başlamaya izin verdiği yerlerde atlayarak yayılır. Böylece, aksiyon potansiyeli akson (kırmızı oklar) boyunca boğumdan boğuma atlayarak ilerler.



KAVRAM KONTROLÜ 48.3

1. Aksiyon potansiyelleri ile kademeli potansiyeller arasında ne fark vardır?
2. Multiple sklerozda (Yunanca *skleros*, sert), miyelin kılıf sertleşmekte ve bozulmaktadır. Bu, sinir sistemi işlevini nasıl etkiler?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir mutasyonun, kapılı sodyum kanallarının aksiyon potansiyelinden uzunca bir süre sonra bile etkisiz kalmalarını sağladığını varsayınız. Bunun aksiyon potansiyellerinin oluşturuldukları sıklığı nasıl etkileyeceğini açıklayınız.

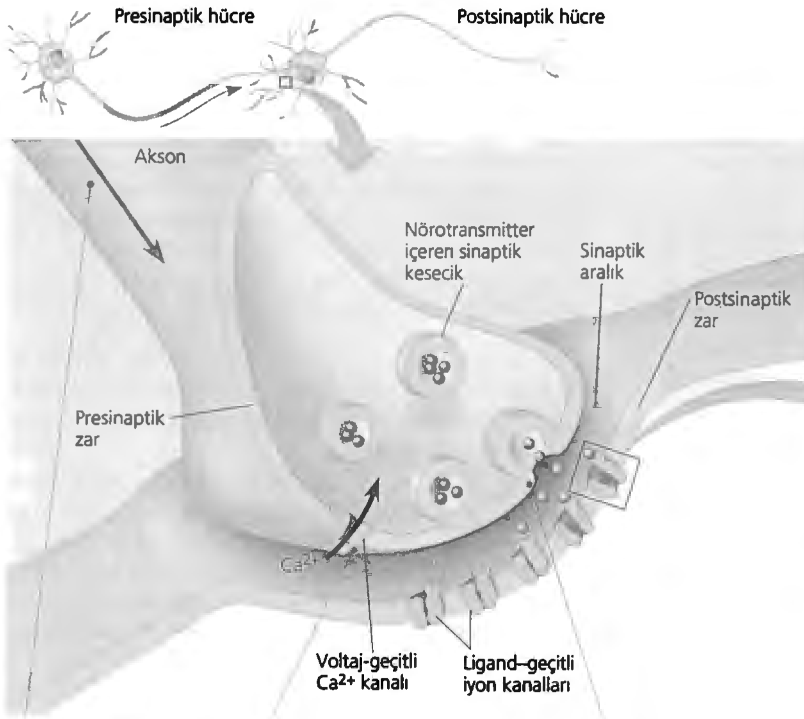
Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

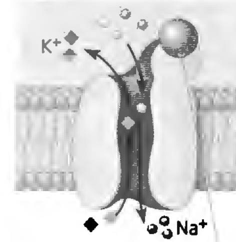
KAVRAM **48.4**

Nöronlar sinapslarda diğer hücrelerle iletişim kurarlar

Çoğu durumda, aksiyon potansiyelleri nöronlardan diğer hücrelere aktarılmaz. Ancak, bilgi iletilmiştir ve bu iletim sinapslarda gerçekleşir. *Elektriksel sinapslar* olarak adlandırılan bazı sinapslar, geçit bölgeleri içerirler (bakınız Şekil 6.32) ve elektriksel akımın bir nörondan diğerine doğrudan geçişine izin *verirler*. Hem omurgalılarda hem de omurgasızlarda, elektriksel sinapslar, bazı hızlı ve değişken olmayan davranışlardan sorumlu nöronların etkinliklerini eşzamanlı kılarlar. Örneğin, mürekkepbalıklarının ve ıstakozların dev aksonlarındaki elektriksel sinapslar, hızlı kaçış tepkisini oluştururlar. Ayrıca, omurgalı beyninde de çok sayıda elektriksel sinaps bulunmaktadır.

Sinapsların çoğunluğu *kimyasal sinapslar* olup, presinaptik nöron tarafından kimyasal nörotransmitter salgılarlar. Her uçta, sinaps öncesi nöron (presinaptik nöron), nörotransmitteri sentezleyerek, çok tabakalı zarla çevrili *sinaptik keseciklerde* depolar. Bir aksiyon potansiyeli sinaptik uca eriştiğinde, plazma zarını depolarize ederek, voltaj kapılı kanalların açılarak Ca^{2+} iyonlarının uca girmesini sağlar (**Şekil 48.15**). Uçtaki Ca^{2+} konsantrasyonunun artışı, bazı sinaptik keseciklerin zarla kaynaşmasına yol açarak, nörotransmitterin salınmasını sağlar.





❶ Bir aksiyon potansiyeli ulaşarak, presinaptik (sinaps öncesi) zarı depolarize eder.

❷ Depolarizasyon, voltaj-kapılı kanalları açarak içeriye Ca^{2+} dolmasını sağlar.

❸ Yükselen Ca^{2+} konsantrasyonu, sinaptik keseciklerin presinaptik zarla kaynaşmasına ve nörotransmitterin sinaptik aralığa çıkmasına yol açar.

❹ Nörotransmitter, postsinaptik zardaki ligand-kapılı iyon kanallarına bağlanır. Bu örnekte, bağlanma açılmayı tetikleyerek, Na^+ ve K^+ iyonlarının geçişlerine izin vermektedir.

◄ **Şekil 48.15 Kimyasal bir sinaps.** Bu şekil, bir sinir uyarısının kimyasal bir sinapstan geçerken oluşan olaylar zincirini göstermektedir. Nörotransmitterin bağlanmasına tepki olarak, postsinaptik zardaki ligand-kapılı iyon kanalları açılır (gösterildiği gibi), ya da daha az görüldüğü gibi kapanır. Nörotransmitter, sinaptik aralıktan dışarı difüze olunca, sinaptik uç ya da diğer bir hücre tarafından alınınca, ya da bir enzim tarafından parçalanınca, sinaptik aktarım biter.

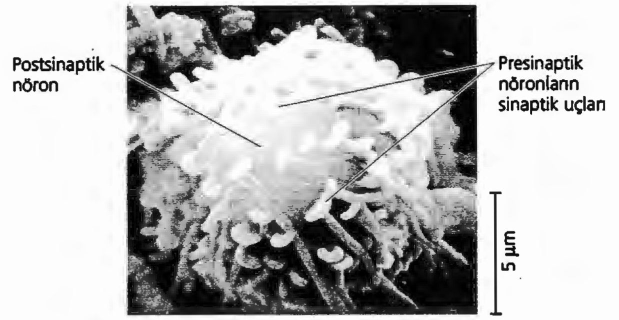
EĞER ÖYLE İSE? *Bir nöronu çevreleyen sıvıdaki tüm Ca^{2+} alınsa, bu nöronun içinde ve nöronlar arasındaki bilgi aktarımını nasıl etkiler?*



BioFlix Sinapsların Nasıl Çalıştığı üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

Nörotransmitter salındığında, presinaptik nöronu postsinaptik hücreden ayıran boşluk olan *sinaptik aralıktan* difüze olur. Bu difüzyonun süresi, çok kısadır; çünkü, aralığın genişliği 50 nm den azdır. Nörotransmitter, postsinaptik zara ulaşınca zardaki özgül reseptörüne bağlanarak onu aktive eder.

Bilgi aktarımı, kimyasal sinapslarda elektriksel olanlardakine göre çok daha hızlı değiştirilebilir. Birçok etken, salınan nörotransmitterin miktarını etkileyebilir ya da postsinaptik hücrenin tepki verişini değiştirebilir. Bu tip değişiklikler, bir hayvanın farklılıklar karşısındaki tepkisinin değişmesini ve Bölüm 49'da göreceğiniz öğrenme ve belleğin temelinin oluşmasını sağlamaktadır.



▲ **Şekil 48.16 Bir postsinaptik nöronun hücre gövdesindeki sinaptik uçlar** (renklendirilmiş TEM).

Postsinaptik Potansiyellerin Oluşumu

Birçok kimyasal sinapsta, nörotransmitterlere bağlanan ve tepki veren reseptör protein bir **ligand-kapılı iyon kanalı** olup, sıklıkla *iyonotropik reseptör* olarak adlandırılır. Bu reseptörler, postsinaptik hücrenin zarında toplanmış olup, sinaps ucunun tam karşısında konumlanmıştır. Nörotransmitterin (reseptörün ligandı) reseptörün belirli bir yerine bağlanması, kanalın açılmasını ve özgül iyonların postsinaptik zardan difüze olmalarını sağlar. Sonuçta, postsinaptik hücrede aşamalı bir potansiyel, *postsinaptik potansiyel* oluşur.

Bazı sinapslarda, ligand-kapılı iyon kanalı hem K^+ hem de Na^+ iyonlarına geçirgendir (bakınız Şekil 48.15). Bu kanal açıldığında, zar potansiyeli kabaca E_K ve E_{Na} arasında orta noktada bir değere depolarize olur. Böyle bir depolarizasyon, zar potansiyelini eşik değere yaklaştırdığından, **egzite edici postsinaptik potansiyel (EPSP)** olarak adlandırılır.

Diğer sinapslarda, ligand-kapılı iyon kanalı sadece K^+ ya da Cl^- için seçici geçirgendir. Bu tip bir kanal açıldığında, postsinaptik zar hiperpolarize olur. Bu şekilde oluşan bir hiperpolarizasyon, **inhibe edici postsinaptik potansiyeldir (IPSP)** çünkü, zar potansiyelini eşik değerden uzağa taşır.

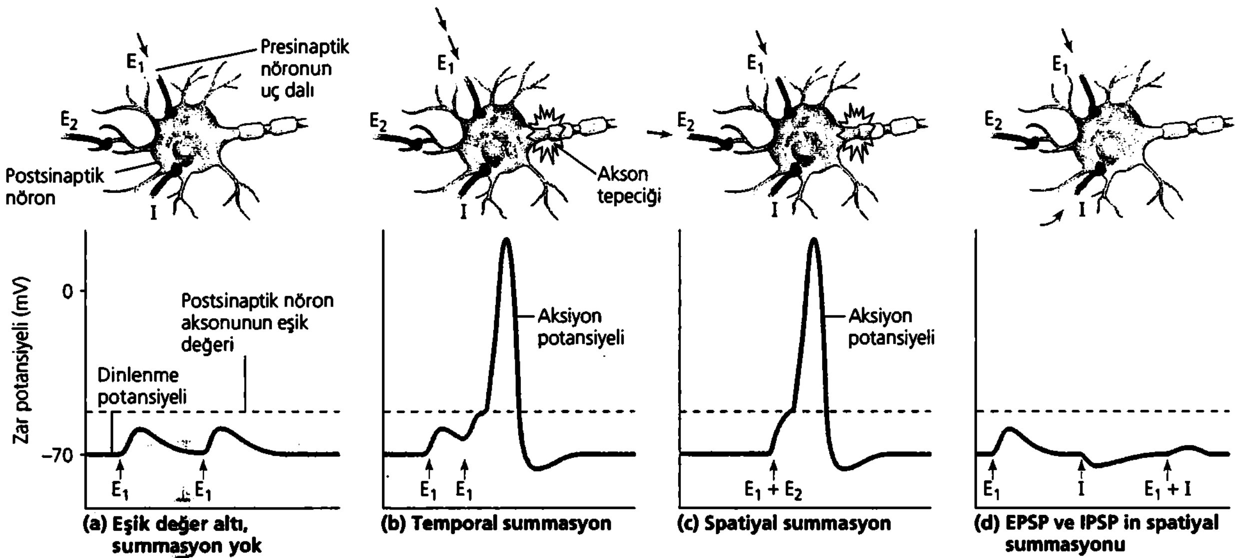
Nörotransmitter moleküllerini sinaptik aralıktan hızla temizleyen farklı mekanizmalar, postsinaptik potansiyelin süresini sınırlar. Bazı nörotransmitterler, aktif olarak presinaptik nörona taşınırlar ve sinaptik keseciklere yeniden depolanırlar ya da gliaya hücrelerine taşınarak yakıt olarak metabolize edilirler. Diğer nörotransmitterler, sinaptik aralıktan basit difüzyonla ya da onları hidrolize eden bir enzim aracılığıyla uzaklaştırılırlar.

Postsinaptik Potansiyellerin Toplamı

Bir postsinaptik nöronun hücre gövdesi ve dendritleri, yüzlerce hatta binlerce kimyasal sinaptik uçtan veriler alabilir (**Şekil 48.16**). Herhangi bir sinapstaki postsinaptik potansiyelin büyüklüğü, presinaptik nörondan salgılanan nörotransmitter miktarı da dahil olmak üzere, birkaç etkene bağlı olarak değişebilir. Aşamalı bir potansiyel olarak, postsinaptik potansiyel, sinapstan uzaklaşıldıkça azalır. Bu nedenle, tek bir EPSP akson tepeciğine ulaştığında, postsinaptik nöronda bir aksiyon potansiyelini tetikleyebilmek için çok küçüktür (**Şekil 48.17a**).

Bazı durumlarda, iki EPSP tek bir sinapsta o denli hızla birbirini izler ki, postsinaptik nöron zarının potansiyeli, ikinci EPSP geldiğinde henüz dinlenme aşamasına gelememiştir. Bu olduğunda, EPSP'ler birleşerek, **temporal summasyon** adı verilen bir etkiyi oluştururlar (**Şekil 48.17b**). Buna ek olarak, *farklı* sinapslar tarafından aynı postsinaptik nöronda hemen hemen aynı anda oluşturulan EPSP'ler de birleşerek **spatiyal summasyonu** oluştururlar (**Şekil 48.17c**). Spatiyal ve temporal summasyonlar, bazı EPSP'ler birleşerek akson tepeciğindeki zarı eşik noktasına getirebilirler ve postsinaptik nöronun aksiyon potansiyeli oluşturmasını sağlayabilirler. Summasyon, IPSP'lere de uygulanabilir: Aynı bölgedeki sinapslarda neredeyse aynı anda ya da aynı sinapsta hızla arka arkaya oluşan iki ya da daha çok IPSP, tek bir IPSP ye oranla daha fazla hiperpolarize edici etkiye sahiptir. Summasyon ile, bir IPSP, bir EPSP'nin etkisini tersine çevirebilir (**Şekil 48.17d**).

Çoklu egzite edici ve inhibe edici uyarılar arasındaki etkileşimler, sinir sitemindeki bütünlüğün özünü oluşturur. Akson tepeciği, nöronun bütünleştirici merkezi olup, herhangi bir andaki zar potansiyelinin tüm EPSP ve IPSP'lerin toplamının sergilendiği yerdir. Akson tepeciğindeki zar potansiyeli ne zaman eşik değere ulaşsa, bir aksiyon potansiyeli oluşmakta ve akson boyunca ilerleyerek sinaptik uca gelmektedir. Aksama döneminden sonra nöron, akson tepeciğindeki zar potansiyeli eğer eşik değere ulaşırsa, başka bir aksiyon potansiyeli oluşturabilir.



▲ **Şekil 48.17 Postsinaptik potansiyellerin toplanması.** Bu grafikte, bir postsinaptik nöronun akson tepeciğindeki zar potansiyelinde yer alan değişimler gözlenmektedir. Oklar, iki egzite edici sinapsta (E_1 ve E_2, grafiklerin üzerindeki şekillerde yeşil renkte) ve bir inhibe edici sinapsta (I, kırmızı) postsinaptik potansiyellerin oluşum zamanlarını göstermektedir. Çoğu EPSP de olduğu gibi, E_1 ve E_2 de oluşanlar, summasyon olmadan akson tepeciğinde eşik değere ulaşmamaktadırlar.

Sinapslarda Uyarıların Modülasyonu

Şimdiye değin, nörotransmitterlerin bir iyon kanalına doğrudan bağlanarak kanalın açılmasını sağladığı sinapslar üzerine yoğunlaştık. Ancak, öyle sinapslar vardır ki, nörotransmitterin reseptörü iyon kanalının bir parçası *değildir.* Bu sinapslarda, nörotransmitter, iyon kanallarının açılıp kapanması bir ya da daha çok metabolik basamağa dayandığı için *metabotropik reseptör* olarak adlandırılan reseptöre bağlanır. Bir nörotransmitterin metabotropik reseptöre bağlanması, postsinaptik hücrede bir uyarı aktarım yolunu, ikinci bir mesajcıyı da devreye sokarak etkinleştirir (bakınız Bölüm 11). Ligand-kapılı kanallar tarafından oluşturulan postsinaptik potansiyellerle kıyaslandığında, bu ikinci mesajcı sistemlerin etkilerinin başlaması daha yavaş olmakta, fakat daha uzun sürmektedir (dakikalar, hatta saatler). İkinci mesajcılar, postsinaptik nöronların uyarılara verdikleri tepkileri çok farklı şekillerde değiştirmekte, bunu da açık potasyum kanal sayılarını değiştirerek yapmaktadırlar.

Çeşitli uyarı aktarım yolları, sinaptik iletimin değiştirilmesinde bazı rollere sahiptir. En çok çalışılmış yollardan biri de, ikinci mesajcı olarak siklik AMP'nin (cAMP) yer aldığı yoldur. Örneğin, nörotransmitter norepinefrin, metabotropik reseptörüne bağlandığında, nörotransmitter-reseptör kompleksi bir G proteinini aktive eder, onun da ATP yi cAMP'ye çevirecek (bakınız Şekil 11.11) adenil siklaz enzimini aktifleştirmesini sağlar. Siklik AMP, postsinaptik zardaki özgül iyon kanallarını fosforlayarak, onların açılıp kapanmalarını sağlayacak protein kinaz A'yı aktive eder. Uyarı aktarım yolunun büyütücü etkisi nedeniyle, bir nörotransmitter molekülünün metabotropik reseptöre bağlanması, birçok kanalı açabilmekte ya da kapayabilmektedir.

Nörotransmitterler

Araştırıcıların tanımladıkları 100'den fazla nörotransmitter, beş grup içinde incelenir: asetilkolin, amino asitler, biyojenik aminler, nöropeptidler ve gazlar (**Tablo 48.2,** sonraki sayfada). Tetiklenen cevap, postsinaptik hücre tarafından ifade edilen özel reseptöre bağlıdır. Tek bir nörotransmitter, özgül olarak, iyonotropik ve metabotropik reseptörler de dahil olmak üzere bir düzineden fazla reseptöre bağlanabilir. Aslında belirli bir nörotransmitter, bir reseptörü ifade eden postsinaptik hücreyi egzite edici, farklı bir reseptörü ifade eden postsinaptik hücreyi inhibe edici olabilir. Örnek olarak, hem omurgasızlarda hem de omurgalılarda yaygın olarak bulunan bir nörotransmitter olan **asetilkolini** ele alalım.

Asetilkolin

Asetilkolin, kas uyarılması, hafıza oluşumu ve öğrenmenin de dahil olduğu bazı sinir sistemi işlevleri için yaşamsal öneme sahiptir. Omurgalılarda, asetilkolin reseptörünün iki ana tipi vardır. Birisi ligand-kapılı iyon kanalıdır. İşlevi hakkında en fazla bilgiyi, motor nöronların iskelet kaslarıyla sinaps oluşturdukları yer olan *sinir-kas bağlantısından* ediniyoruz.

Tablo 48.2 Başlıca Nörotransmitterler

Nörotransmitter	Yapısı
Asetilkolin	$H_3C-C(=O)-O-CH_2-CH_2-N^+(CH_3)_3$
Amino Asitler	
GABA (gama aminobutirik asit)	$H_2N-CH_2-CH_2-CH_2-COOH$
Glutamat	$H_2N-CH(COOH)-CH_2-CH_2-COOH$
Glisin	H_2N-CH_2-COOH
Biyojenik Aminler	
Norepinefrin	HO, HO–(benzen halkası)–$CH(OH)-CH_2-NH_2$
Dopamin	HO, HO–(benzen halkası)–$CH_2-CH_2-NH_2$
Serotonin	HO–(indol halkası, N–H)–$C(=CH)-CH_2-CH_2-NH_2$
Nöropeptidler (çok geniş bir grup olup, sadece ikisi gösterilmiştir)	
Madde P	Arg—Pro—Lys—Pro—Gln—Gln—Phe—Phe—Gly—Leu—Met
Met-enkefalin (bir endorfin)	Tyr—Gly—Gly—Phe—Met
Gazlar	
Nitrik oksit	N═O

Motor nöronlar tarafından salınan asetilkolin reseptörüne bağlanınca, iyon kanalı açılarak bir EPSP oluşturur. Bu egzite edici etkinlik, sinaptik aralıkta nörotransmitteri hidrolize eden enzim olan asetilkolinesteraz tarafından sonlandırılır.

Sinir-kas bağlantısında aktif olan asetilkolin reseptörü, aynı zamanda çevresel sinir sisteminde ve merkezi sinir sistemi gibi başka yerlerde de bulunur. Bu iyonotropik reseptör orada, tütünde ve tütün dumanında bulunan nikotini bağlayabilir. Fizyolojik ve psikolojik bir uyarıcı olarak nikotinin etkileri, onun bu reseptöre bağlanmasıyla ortaya çıkar.

Bir metabotropik asetilkolin reseptörü, omurgalı merkezi sinir sisteminde ve kalpte de bulunur. Kalp kasında, nöronlar tarafından salınan asetilkolin, bir uyarı aktarım yolunu etkinleştirir. Yoldaki G proteinleri, adenilil siklazı inhibe eder ve kas hücre zarındaki potasyum kanallarını açarlar. Her iki etki de, kalbin atım hızını yavaşlatır. Böylece, asetilkolinin kalp kasındaki etkisi, egzite edici olmaktan çok, inhibe edicidir.

Bazı doğal ve yapay toksinler, asetilkolinin sinirsel iletkenliğini bozabilir. Örneğin, sarin denen sinir gazı, asetilkolinesterazı inhibe ederek, felç ve ölüme neden olabilecek düzeyde asetilkolin birikimine yol açmaktadır. Bunun aksine, bazı bakterilerin oluşturdukları toksinler asetilkolinin presinaptik salınışını engellemektedir. Bu toksin, ender görülen ancak çok etkili olan botulizm adlı bir besin zehirlenmesine neden olmaktadır. Tedavi edilmeyen botulizm, tipik olarak ölümcüldür; çünkü, asetilkolin salınışı engellenince, solunum kasları kasılamamaktadır. Günümüzde, aynı botulizm toksini yaygın olarak kozmetik amaçlı kullanılmaktadır. Ticari adıyla Botox olarak bilinen toksinin enjeksiyonları, gözlerin ve ağzın çevresindeki kırışıkları, belirli yüz kaslarını kontrol eden sinapslardaki iletimi engelleyerek azaltmaktadır.

Amino Asitler

Amino asit nörotransmitterler, omurgalı merkezi sinir sisteminde ve çevresel sinir sisteminde etkindirler. Merkezi sinir sisteminde **glutamat** amino asidi, en yaygın nörotransmitterdir. Glutamat, birkaç tip ligand-kapılı iyon kanallarından herhangi birine bağlandığında, postsinaptik hücrelerde egzite edici bir etki oluşturur. Glutamatın nörotransmitter olduğu sinapsların, Bölüm 49'da tartışacağımız uzun süreli hafıza oluşumunda anahtar rolü bulunmaktadır.

Bir amino asit olan **gama-aminobutirik asit (GABA)**, beyindeki çoğu inhibe edici sinapsta nörotransmitterdir. Postsinaptik hücrelerdeki reseptörlerine GABA'nın bağlanması, zarın Cl^- geçirgenliğini artırarak, IPSP oluşumuna yol açar. Geniş kullanım alanı olan reçeteli diazepam (Valium) ilacı, GABA reseptöründe bir yere bağlanarak endişe duygusunu gidermektedir.

Üçüncü bir amino asit, glisin, beyin dışında, merkezi sinir sisteminin bazı bölgelerinde inhibe edici sinapslarda işlev görmektedir. Orada glisin, sıklıkla fare zehri olarak kullanılan bir kimyasal olan striknin tarafından inhibe edilen bir iyonotropik reseptöre bağlanır.

Biyojenik Aminler

Biyojenik aminler olarak gruplandırılan nörotransmitterler, amino asitlerden sentezlenirler ve içlerinde tirozinden sentezlenen **norepinefrini** de barındırırlar. Norepinefrin, Bölüm 49'da yer alan çevresel sinir sisteminin bir kolu olan otonom sinir sisteminde egzite edici bir nörotransmitterdir. Sinir sisteminin dışında, norepinefrinin bir hormon olarak, biyojenik amin *epinefrin* gibi farklı fakat bağlantılı işlevleri vardır (bakınız Bölüm 45).

Biyojenik aminlerden tirozinden sentezlenen **dopamin** ve triptofandan oluşturulan **serotonin**, beyinde birçok yerden salınır ve uyku, ruh hali, dikkat ve öğrenmeyi etkiler. LSD ve mescaline gibi bazı psikoaktif ilaçlar, bu nörotransmitterlerin beyindeki reseptörlerine bağlanarak halüsinasyon oluşturan etkilerini gösterirler.

Biyojenik aminlerin bazı sinir sistemi bozukluklarında ve tedavilerinde önemli rolleri vardır (bakınız Bölüm 49). Par-

kinson hastalığı, beyindeki dopamin eksikliğinden kaynaklanmaktadır. Buna ek olarak, depresyon genellikle beyinde biyojenik amin konsantrasyonunu artıran ilaçlarla tedavi edilmektedir. Örneğin Prozac, serotoninin etkisini, salındıktan sonra geri alımını engelleyerek artırmaktadır.

Nöropeptidler

Kısa zincirli amino asitler olan bazı **nöropeptidler**, metabotropik reseptörler aracılığıyla işlev gören nörotransmitterlerdir. Bu tip peptidler, daha büyük protein öncüllerinin parçalanmasıyla üretilirler. *Madde P* nöropeptidi, anahtar bir egzite edici nöropeptid olup, acı duyumuzu oluştururken, **endorfinler** olarak adlandırılan diğerleri, doğal ağrı kesiciler olarak işlev görerek acıyı azaltırlar.

1970'lerde, o dönemlerde Johns Hopkins Üniversitesi'nde bir lisans üstü öğrencisi olan Candace Pert, ve tez yöneticisi olan Solomon Snyder, davranışın biyokimyasını inceledikleri çalışmalarında endorfinleri fark ettiler. Daha önceki çalışmalar beyinde, opiatlar olarak bilinen morfin ve eroin gibi ağrı gidericilerin özel reseptörleri olduğunu belirtmekteydiler. Bu reseptörleri bulmak için Pert ve Snyder, farklı ilaçların beyindeki etkileri hakkında bilinenleri uygulama öngörüsünde bulundular (**Şekil 48.18**). Tek ve doğrudan bir deneyle, özgül opiat reseptörlerinin varlığını gösterdiler. Normalde beyinde bulunan ve bu reseptörleri etkinleştiren molekülleri listelediklerinde endorfinleri keşfettiler.

Endorfinler, beyinde doğum sırasında ya da duygusal ve fiziksel stres sırasında üretilirler. Acıyı gidermenin yanı sıra, idrar miktarını azaltırlar, solunumu yavaşlatırlar ve diğer duygusal etkilerine ek olarak coşku duyusu oluştururlar. Opiatlar da endorfinler gibi aynı reseptör proteinlere bağlandıklarından, endorfinleri taklit ederek aynı fizyolojik etkilerin çoğunu oluştururlar (bakınız Şekil 2.18).

Gazlar

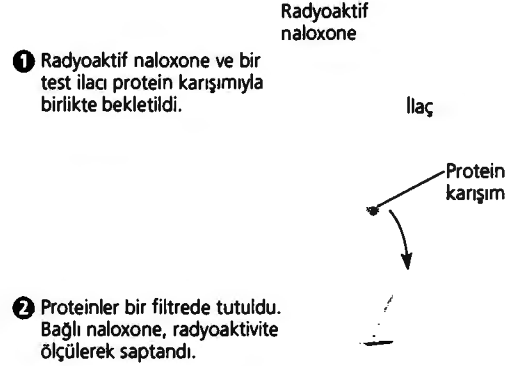
Birçok diğer hücre tipleriyle ortak olarak omurgalılardaki bazı nöronlar, başlıca nitrik oksit (NO) olmak üzere, bölgesel düzenleyiciler olarak çözünmüş gazlar salgılarlar. Örneğin, cinsel uyarılma sırasında insanların erkeklerinde bazı nöronlar, penisin erektil dokularına NO salarlar. Buna tepki olarak, erektil dokunun kan damarlarındaki düz kaslar gevşeyerek genişler ve süngerimsi erektil dokuya kanın dolarak ereksiyon oluşturmasını sağlarlar. Bölüm 45'de okuduğunuz gibi, ereksiyon eksikliğine karşı kullanılan Viagra ilacı, NO etkisini yok eden bir enzimin işlevini engelleyerek, ereksiyonun oluşmasını ve sürdürülmesini sağlamaktadır.

Birçok nörotransmitterin aksine, NO sitoplazmik keseciklerde depolanamamakta, ancak gerektiğinde sentezlenmektedir. NO, komşu hedef hücrelere difüze olmakta, bir değişiklik oluşturmakta ve parçalanmaktadır-hepsi birkaç sa-

▼ **Şekil 48.18** SORGULAMA

Beynin opiatlar için özgül bir protein reseptörü var mıdır?

DENEY Johns Hopkins Üniversitesinden Candace Pert ve Solomon Snyder, 1973 yılında, memeli beyninde bir opiat reseptörü arıyorlardı. Naloxone ilacının opiatların uyuşturucu etkilerini giderdiği biliniyordu. Pert ve Snyder, naloxone'un opiat reseptörüne, reseptörü etkinleştirmeden sıkıca bağlandığı için bu giderimi başardığını düşündüler. Radyoaktif naloxone hazırladılar ve kemirgen beyinlerinden oluşan bir protein karışımıyla birlikte beklettiler. Eğer naloxone ile bağlanabilen proteinler varsa, radyoaktivite protein karışımıyla sağlamca bağlanacaktı. Dahası, araştırıcılar bağlanmayı bozarak ve opiat olanlarla olmayanları kıyaslayarak özgül bir reseptörün olup olmadığını da saptayabileceklerdi.



BULGULAR

İlaç	Opiat	Naloxone bağlanmasını engelleyen konsantrasyon
Morfin	Evet	6×10^{-9} *M*
Metadon	Evet	2×10^{-8} *M*
Levorfanol	Evet	2×10^{-9} *M*
Fenobarbital	Hayır	10^{-4} *M* da etki yok
Atropin	Hayır	10^{-4} *M* da etki yok
Serotonin	Hayır	10^{-4} *M* da etki yok

SONUÇ Opiatlar naloxone bağlanmasını engellediğinden, ancak ilgisiz ilaçlar bunu yapmadığından, Pert ve Snyder, bağlanma etkinliğinin opiat reseptöründen beklenen özgüllükten kaynaklandığı sonucuna vardılar. Ayrıca, bağlanma etkinliğinin beynin acı duyma ile ilgili bölümlerinden alınan dokularda olup, motor etkinliğinden sorumlu olan beyincik dokularında olmadığını da gözlemlediler.

KAYNAK C. B. Pert and S. H. Snyder, Opiate receptor: demonstration in nervous tissue, Science 179: 1011-1014 (1973).

EĞER ÖYLE İSE? Naloxone bağlanmasını 10^{-8} M yoğunlukta engelleyen ancak hayvanlar üzerinde hiçbir uyuşturucu etkisi bulunmayan bir ilaç keşfettiğinizi varsayınız. Bu buluşun olası açıklamaları nelerdir?

niyede. Düz kas hücreleri de dahil olmak üzere, birçok hedef hücrede NO, çoğu hormon gibi davranarak hücresel metabolizmayı doğrudan etkileyen ikinci bir mesajcıyı sentezleyen enzimi uyarmaktadır.

Karbon monoksit (CO) gazını içeren havayı solumak öldürücü olabilmekteyse de, omurgalı vücudu düşük oranlarda, bir kısmı nörotransmitter görevi yapan CO sentezlemektedir. CO, bir tipi beyinde ve çevresel sinir sistemindeki nöron topluluklarında bulunan hem oksijenaz enzimi tarafından sentezlenmektedir. CO, hipotalamus hormonlarının salınmasını düzenlemektedir. Çevresel sinir sisteminde, bağırsak düz kas hücrelerinin plazma zarlarını hiperpolarize eden inhibe edici nörotransmitter olarak işlev görmektedir.

Bir sonraki bölümde, şimdiye dek tartışmış olduğumuz hücresel ve biyokimyasal mekanizmaların sistem düzeyinde sinir sistemi işlevine nasıl katkıda bulunduklarını inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 48.4

1. Belirli bir nörotransmitterin farklı dokularda zıt etkiler oluşturması nasıl olasıdır?
2. Organofosforlu pestisitler, asetilkolin nörotransmitterini parçalayan asetilkolinesteraz enzimini engelleyerek etki gösterirler. Bu toksinlerin, asetilkolin tarafından oluşturulan EPSP'leri nasıl etkileyeceğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Merkezi sinir sisteminde GABA'nın etkinliğini taklit eden bir ilacın, davranış üzerindeki genel etkisinin nasıl olacağını beklersiniz? Açıklayınız.
4. **BAĞLANTI KUR** Kalsiyum iyon konsantrasyonlarındaki değişim, denizkestaneleri ve diğer hayvanlardaki döllenme için önemlidir (bakınız s. 1023, Şekil 47.3). Döllenme ve nörotransmitter salınması için hangi zar etkinliğine sık rastlanır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

48 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 48.1

Bilgi transferinde nöron organizasyonu ve yapısı işlevi yansıtır (s. 1045-1047)

- Bir **merkezi sinir sistemi (MSS)** ve bir **çevresel sinir sistemi (PSS)**, bilgiyi üç aşamada işler: duyunun alınması, bütünleştirilmesi ve motor çıktının oluşturulması.
- Çoğu nöronun diğer nöronlardan bilgiyi alan dallanmış **dendritleri** ve **sinapslar** aracılığıyla diğer hücrelere uyarıları ileten bir **aksonu** vardır. Nöronların beslenme, yalıtım ve düzenleme işlevleri için **glia** hücrelerine gereksinimleri vardır.

? *Bir nöronun aksonunun kesilmesi bilgi akışını nasıl etkileyecektir?*

KAVRAM 48.2

İyon pompaları ve iyon kanalları bir nöronun dinlenme potansiyelini oluşturur (s. 1048-1050)

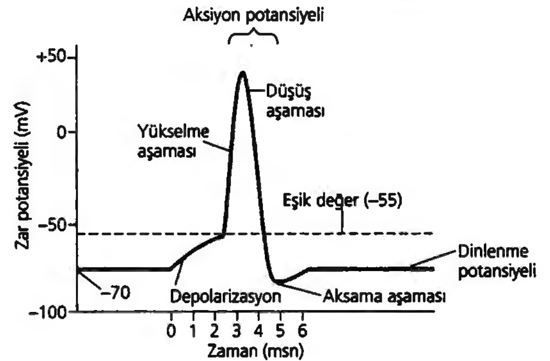
- İyonik konsantrasyonlar, hücrelerin plazma zarları arasında voltaj farklılıkları ya da **zar potansiyeli** oluşturur. Na^+ konsantrasyonu, dışarıda içerdekinden daha yüksektir; K^+ için ise tam tersidir. Dinlenmedeki nöronlarda, plazma zarının birçok açık potasyum kanalı olmasına karşın, az sayıda açık sodyum kanalı vardır. Başta K^+ olmak üzere, iyonların kanallardan difüzyonu, içeride dışarıya oranla daha negatif bir **dinlenme potansiyeli** oluşturur.

? *İzole edilmiş bir nöronu hücre dışı sıvıyla aynı özellikte bir çözeltiye koyduğunuzu ve daha sonra nöronu sodyum iyonları içermeyen başka bir çözeltiye aktardığınızı varsayınız. Dinlenme potansiyelinde nasıl bir değişiklik beklersiniz?*

KAVRAM 48.3

Aksiyon potansiyelleri aksonlar tarafından iletilen sinyallerdir (s. 1050-1055)

- Nöronların uyarılara tepki olarak açılıp kapanan kapılı iyon kanalları, zar potansiyelinde değişimlere yol açar. Zar potansiyeli büyüklüğündeki bir artış, **hiperpolarizasyon**; azalma ise **depolarizasyon**dur. Uyarının gücüne bağlı olarak zar potansiyelindeki sürekli değişiklikler, **kademeli potansiyeller** olarak bilinir.
- Bir **aksiyon potansiyeli**, bir nöron zarının potansiyelinin kısa ve ya hep-ya hiç kuralına uyan, depolarizasyonudur. Kademeli bir depolarizasyon, zar potansiyelini eşik değere getirirse, birçok **voltaj kapılı iyon kanalı** açılarak, zar potansiyelini hızla artı değere dönüştürecek olan Na^+ iyonlarının içeri akmasına yol açar. Negatif bir zar potansiyelinin yeniden oluşturulması, sodyum kanallarının etkinliğinin durdurulması ve birçok voltaj-kapılı potasyum kanalının açılarak K^+ iyonlarının dışarı çıkarılmasıyla sağlanır. Bunu, sodyum kanallarının etkisiz kılındığı zaman aralığıyla örtüşen bir **refraksiyon periyodu** izler.



- Bir sinir uyarısı, akson tepeciğinden, sinaps noktasına akson boyunca ilerleyen bir dizi aksiyon potansiyeli ile ulaşır. İletimin hızı, aksonun çapıyla doğru orantılı olarak artmakta ve birçok omurgalı aksonunda bu artış, **miyelin** ile kuşatılma sayesinde olmaktadır. Miyelinli aksonlardaki aksiyon potansiyelleri, **Ranvier boğumları** arasında, **atlamalı iletim** denilen bir süreçle oluşmaktadır.

? *Hem pozitif hem de negatif geri bildirimin bir aksiyon potansiyelinin şekline nasıl etkileri olur?*

KAVRAM 48.4

Nöronlar sinapslarda diğer hücrelerle iletişim kurarlar (s. 1055-1060)

- Bir elektriksel **sinapsta**, elektrik akımı bir hücreden diğerine doğrudan akar. Kimyasal bir sinapsta, depolarizasyon, sinaptik keseciklerin uç zarla kaynaşmasına ve **nörotransmitteri** sinaptik aralığa boşaltmasına yol açar.
- Birçok sinapsta, nörotransmitter postsinaptik zarda **ligand-kapılı iyon kanallarıyla** bağlanarak, **egzite edici** ya da **inhibe edici postsinaptik potansiyel (EPSP** ya da **IPSP)** oluşturur. Nörotransmitter, daha sonra aralıktan ya çevre hücrelere difüze olur, ya da enzimlerce parçalanır. Akson tepeciğindeki **temporal** ve **spatiyal summasyon**, bir aksonun aksiyon potansiyeli oluşturup oluşturmayacağını belirler.
- Aynı nörotransmitter için farklı reseptörler, farklı etkiler doğurur. Bazı nörotransmitter reseptörleri, uyarı aktarım yollarını etkinleştirerek, postsinaptik hücrelerde uzun-süreli değişimler doğururlar. Başlıca nörotransmitterler, asetilkolin; amino asitler GABA, glutamat ve glisin; biyojenik aminler; nöropeptidler ve NO gibi gazlardır.

? *Neden sinir sistemi hastalıklarını tedavide kullanılan ya da beyin işlevlerini etkileyen birçok ilaç, belirli nörotransmitterler yerine özgül reseptörlere hedeflenmektedir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ/ANLAYIŞ

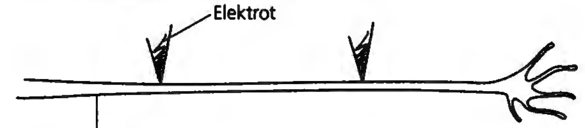
1. Dinlenme durumundaki bir nöronun zarı depolarize olduğunda aşağıdakilerden hangisi oluşur?
   a. Hücreden dışarı net bir Na^+ difüzyonu olur.
   b. K^+ için denge potansiyeli (E_K) daha pozitifleşir.
   c. Nöronun zar voltajı daha pozitifleşir.
   d. Nöronun bir aksiyon potansiyeli oluşturma olasılığı azalır.
   e. Hücrenin içi dışına oranla daha negatif olur.
2. Aksiyon potansiyellerinin ortak özelliği aşağıdakilerden hangisidir?
   a. Önce zarın hiperpolarize, daha sonra depolarize olmasını sağlarlar.
   b. Temporal ve spatiyal summasyon yapabilirler.
   c. Eşik değere ulaşabilen bir depolarizasyonla tetiklenebilirler.
   d. Tüm aksonlarda aynı hızla ilerleyebilirler.
   e. İlerleme için ligand-kapılı kanallardan Na^+ ve K^+ difüzyonuna gereksinim duyarlar.
3. Nörotransmitter reseptörleri nerede yer alır?
   a. çekirdek zarında
   b. Ranvier boğumlarında
   c. postsinaptik zarda
   d. sinaptik kesecik zarlarında
   e. miyelin kılıfta
4. Temporal summasyonda her zaman aşağıdakilerden hangisi yer alır?
   a. Hem inhibe edici hem de egzite edici uyarılar
   b. Birden fazla bölgedeki sinapslar
   c. Eşzamanlı olmayan uyarılar
   d. Elektriksel sinapslar
   e. Tek bir sinapsta çok sayıda uyarı

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Aksiyon potansiyelleri, genellikle niçin tek bir yönde iletilir?
   a. Ranvier boğumları, potansiyelleri tek yönde iletir.
   b. Kısa süreli refraksiyon periyodu voltaj-kapılı Na^+ kanallarının yeniden açılmasını engeller.
   c. Akson tepeciğinin zar potansiyeli akson uçlarınınkinden daha yüksektir.
   d. İyonlar akson boyunca sadece tek yönlü akabilirler.
   e. Hem Na^+ hem de K^+ için voltaj-kapılı iyon kanalları sadece tek yönde açılırlar.
6. Aşağıdakilerden hangisi bir akson ucu presinaptik zarının depolarize edilmesinin *doğrudan* sonucudur?
   a. Zardaki voltaj-kapılı kalsiyum kanalları açılır.
   b. Sinaptik kesecikler zarla kaynaşır.
   c. Postsinaptik hücre bir aksiyon potansiyeli doğurur.
   d. Ligand-kapılı kanallar açılır, nörotransmitterlerin sinaptik aralığa girmesine izin verir.
   e. Postsinaptik hücrede bir EPSP ya da IPSP oluşturulur.

DÜZEY 3: SENTEZ/DEĞERLENDİRME

7. **ÇİZİNİZ** Bir araştırıcının, bir mürekkepbalığından çıkarılmış bir akson üzerinde iki farklı noktaya bir çift elektrot batırdığını varsayınız. Araştırıcı, depolarize edici bir uyarı uygulayarak, her iki konumdaki plazma zarını eşik değere ulaştırmaktadır. Aşağıdaki çizimi model olarak alarak, her iki aksiyon potansiyelinin nerede sonlanacağını gösteren bir ya da daha çok çizim gerçekleştiriniz.



8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Bir aksiyon potansiyeli, ya hep-ya hiç olgusudur. Uyarının bu açık/kapalı konumu, hayvanların karmaşık çevrelerini sezinleyip ona uygun tepki verecek evrimsel adaptasyonlarıdır. Aksiyon potansiyellerinin dereceli olup, yüksekliklerinin uyarının büyüklüğüne bağlı olduğu sinir sistemlerini tasarımlamak olasıdır. Açık/kapalı uyarımın, dereceli (sürekli değişken) uyarıma göre evrimsel avantajı nedir?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**

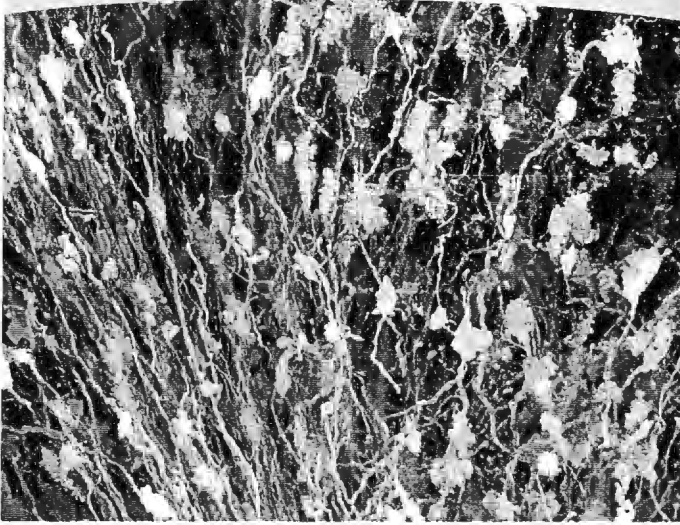
   Aksiyon potansiyelleri ve sinapslar hakkında bildiklerinizden, çeşitli uyuşturucuların ağrıyı engelleme yolları hakkında iki ya da üç kuram öneriniz.

10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yaşamın Hücresel Temeli Omurgalı nöronlarının yapılarının ve elektriksel özelliklerinin diğer hayvan hücreleriyle benzer ve farklı yönlerini belirten kısa (100-150 kelimelik) bir yazı yazınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

Sinir Sistemleri



▲ **Şekil 49.1 Bilim insanları beyindeki her bir nöronu nasıl tanımlamaktadırlar?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

49.1 Sinir sistemleri nöron devreleri ve destek hücrelerinden oluşur
49.2 Omurgalı beyni bölgesel olarak özelleşmiştir
49.3 Serebral korteks istemli hareketleri ve bilişsel işlevleri kontrol eder
49.4 Sinaptik bağlantılardaki değişiklikler hafıza ve öğrenmenin temelini oluşturur
49.5 Birçok sinir sistemi bozukluğu moleküler anlamda açıklanabilir

GENEL BAKIŞ

Kumanda ve Kontrol Merkezi

Bir matematik problemi çözdüğünüzde ya da müzik dinlediğinizde beyninizde ne olmaktadır? Yakın zamana değin, bilim insanlarının bu soruyu yanıtlayabilme umutları çok azdı. İnsan beyninde yaklaşık 10^{11} (yüz milyar) nöron bulunmaktadır. Bu beyin hücrelerini birbirine bağlayan devreler, süper bilgisayarlardakinden bile daha karmaşıktır. Buna karşın, beynin devreleri kolayca gözlemlenemez. Ancak bu, yeni teknolojiler sayesinde artık sorun olmaktan çıkmıştır.

Beynin keşfedilmesinde yeni bir gelişme, beyin hücrelerindeki renkli proteinlerin rastgele birleşimlerinin ifadesine dayalı bir yöntemdir-böylece her hücre farklı bir renkte görülecektir. Sonuçta, **Şekil 49.1**'deki fare beynindeki nöronların sergilediği "beyin kuşağı" ortaya çıkmaktadır. Bu görüntüde, her bir nöron, dört flüoresan proteinin 90'dan fazla farklı renk bileşiminden birini ifade etmektedir. Beyin kuşağı teknolojisini kullanarak, nöron bilimciler beynin belirli bölgeleri arasında bilgi taşıyan bağlantıların ayrıntılı haritalarını geliştirmeyi hedeflemektedirler.

Diğer bir kolaylık da, çalışmakta olan beyindeki aktiviteyi ortaya çıkaran güçlü görüntüleme tekniklerinin gelişmesiyle sağlanmıştır. Araştırıcılar, deneklerin konuşma, resimlere bakma ya da bir bireyin yüzünün beyindeki görüntüsünü düşünme gibi işlevleri yaparken insan beyninin birçok bölgesini izleyebilmektedirler. Onlar bu teknikleri, beynin belirli bir bölgesiyle yapılan işlev arasında ilişki kurmak için kullanmaktadır.

Bu bölümde, hayvan sinir sisteminin organizasyon ve evrimini tartışacak, belirli işleri yapmak üzere özelleşmiş devrelerde nöron gruplarının nasıl işlev gördüklerini inceleyeceğiz. Önce, omurgalı beyninin bölümlerindeki özelleşmeye yoğunlaşacağız. Daha sonra, beynin bilgiyi depolama ve organizasyonu nasıl başardığına eğileceğiz. Son olarak da, günümüzde de yoğun olarak araştırılmakta olan bazı sinir sistemi bozuklukları üzerinde duracağız.

KAVRAM **49.1**

Sinir sistemleri nöron devreleri ve destek hücrelerinden oluşur

Algılamak ve tepki vermek, milyarlarca yıl önce, çevrelerindeki değişimlere verdikleri tepkilerle yaşam şanslarını ve çoğalma başarılarını artıran prokaryotlarla başlamıştır. Örneğin, bakteriler giderek artan besin kaynağı buldukları sürece belirli bir yönde hareket etmeyi sürdürürler. Evrimde daha sonraları, basit tanıma ve tepki süreçlerinin değişimiyle çok hücreliler, vücut hücreleri arasında haberleşme mekanizmaları oluşturmuşlardır. Günümüzden 500 milyon yıldan daha fazla bir süre önce, Kambriyen patlaması (bakınız Bölüm 32) döneminde, hayvanlarda algılama ve hızlı hareket etmeyi sağlayan nöron sistemleri, özü itibariyle şimdiki durumlarıyla bulunmaktaydı.

Hidralar, deniz anaları, ve diğer Cnidaria üyeleri, sinir sistemleri olan en basit hayvanlardır. Bölüm 33 ve 41'de okuduğunuz gibi bu hayvanlar, gastrovasküler boşluk adı verilen merkezi bir sindirim odacığı çevresinde organize olmuş ışınsal simetrik vücuda sahiptirler. Çoğu Cnidaria üyesinde, birbiriyle bağlantılı sinir hücreleri difüz bir **sinir ağı** oluşturarak (**Şekil 49.2a**), gastrovasküler boşluğun kası-

lıp gevşemesini kontrol etmektedir. Diğer hayvanların sinir sistemlerinden farklı olarak, Cnidaria üyelerinin sinir ağları, özelleşmiş işlevleri gerçekleştiren sinir demetleri içermezler.

Daha gelişmiş hayvanlarda, çok sayıdaki sinir hücrelerinin aksonları sıklıkla demetler halinde toplanarak **sinirleri** oluştururlar. Bu ipliksi yapılar, bilgi akışını organize eder ve sinir sistemindeki özel yollar boyunca yönlendirir. Örneğin denizyıldızları, merkezi sinir halkasına bağlanan radyal sinir setine sahiptir (**Şekil 49.2b**). Denizyıldızının her bir kolundaki ışınsal sinir, uyarıları aldığı ve kas kasılmasını kontrol eden sinyallerin yollandığı merkezi bir sinir ağıyla bağlantı halindedir.

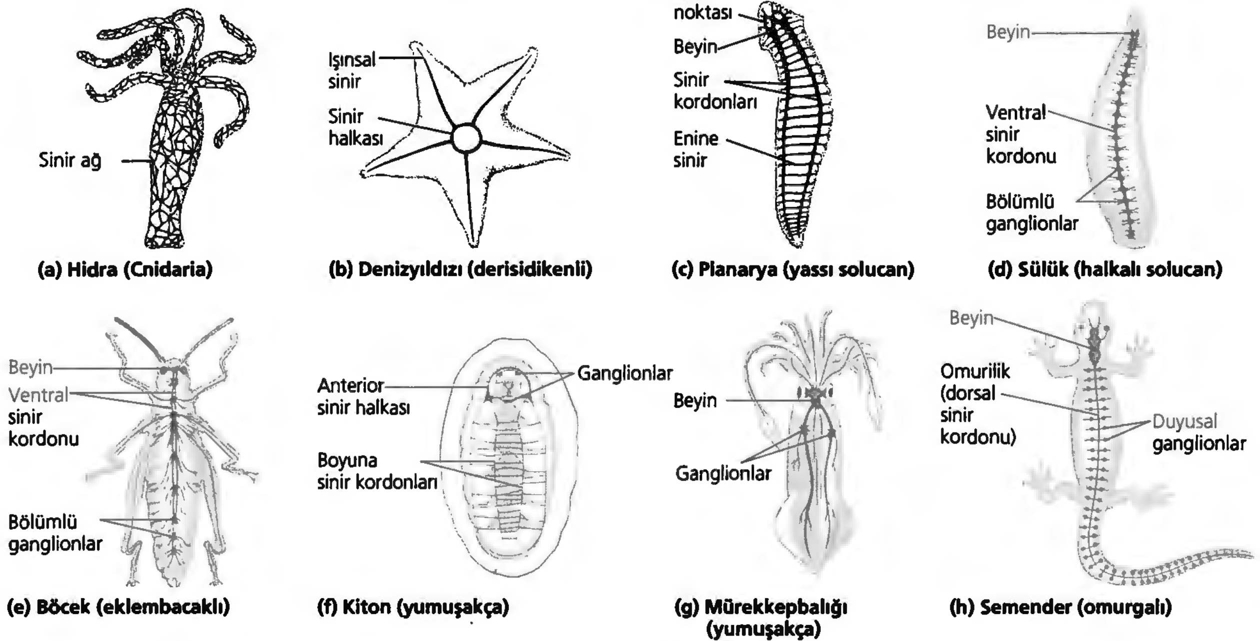
Uzun ve bilateral simetrik vücuda sahip hayvanlar, daha da özelleşmiş olan sinir sistemlerine sahiptirler. Böyle hayvanlarda, duyu nöronlarının ve internöronların vücudun anteriyör (ön) tarafında toplanmasıyla başın oluşması (sefalizasyon), evrimsel bir eğilimdir. Bu anteriyör nöronlar, vücudun diğer bölgelerindeki hücrelerle iletişim kurarlar; bu iletişim olayında posteriyör uca (arka taraf) doğru uzanan bir ya da daha fazla sayıda sinir kordonu içerisindeki nöronlar işlev görür. **Şekil 49.2c**'de gösterilen planarya gibi segmentsiz solucanlarda, küçük bir beyin ve uzunlamasına yerleşmiş sinir kordonları en basit ve belirgin bir *merkezi sinir sistemini(CNS)* oluşturmaktadır. Bu tip bazı hayvanlarda tüm sinir sistemi, çok az sayıda hücreden oluşmuştur; durumun böyle olduğu, üzerinde çalışılmış segmentsiz bir yuvarlak solucan türü olan *Caenorhabditis elegans*'ta gösterilmiştir. Bu türde, erişkin bir solucanın (hermafrodit) tamı tamına 302 nöronu bulunmaktadır. Halkalı solucanlar (Annelida) (**Şekil 49.2d**) ve eklem bacaklılar (**Şekil 49.2e**) gibi daha ileri organizasyonlu omurgasızlar, çok daha fazla sayıda nörona sahiptir. Bu tip omurgasızların davranışları, daha gelişmiş olan beyinleriyle ve segmental olarak sıralanmış gangliyonları içeren ventral sinir kordonları ile düzenlenmektedir.

Bir hayvan grubunda, sinir sistemi organizasyonu çoğunlukla yaşam tarzıyla bağlantılıdır. Örneğin, yumuşakçalar arasında sabit kalan ve yavaş hareket eden midyeler ve kitonlar gibi türler, görece basit duyu organlarına sahiptirler ve baş oluşumu ya çok azdır ya da hiç yoktur (**Şekil 49.2f**). Bunun tersine, ahtapotlar ve mürekkepbalıkları gibi aktif avcı yumuşakçalar (**Şekil 49.2g**), omurgasızlar içinde en gelişmiş sinir sistemine sahip olup, gelişmişlik bakımından bazı omurgalılarınkilerle bile yarışabilirler. Büyük ve görüntü oluşturabilen gözleri ve milyonlarca nöron içeren beyinleriyle ahtapotlar, görüntü desenleri arasındaki ayırımı yapmayı öğrenebilmekte ve karmaşık işleri yapabilmektedir..

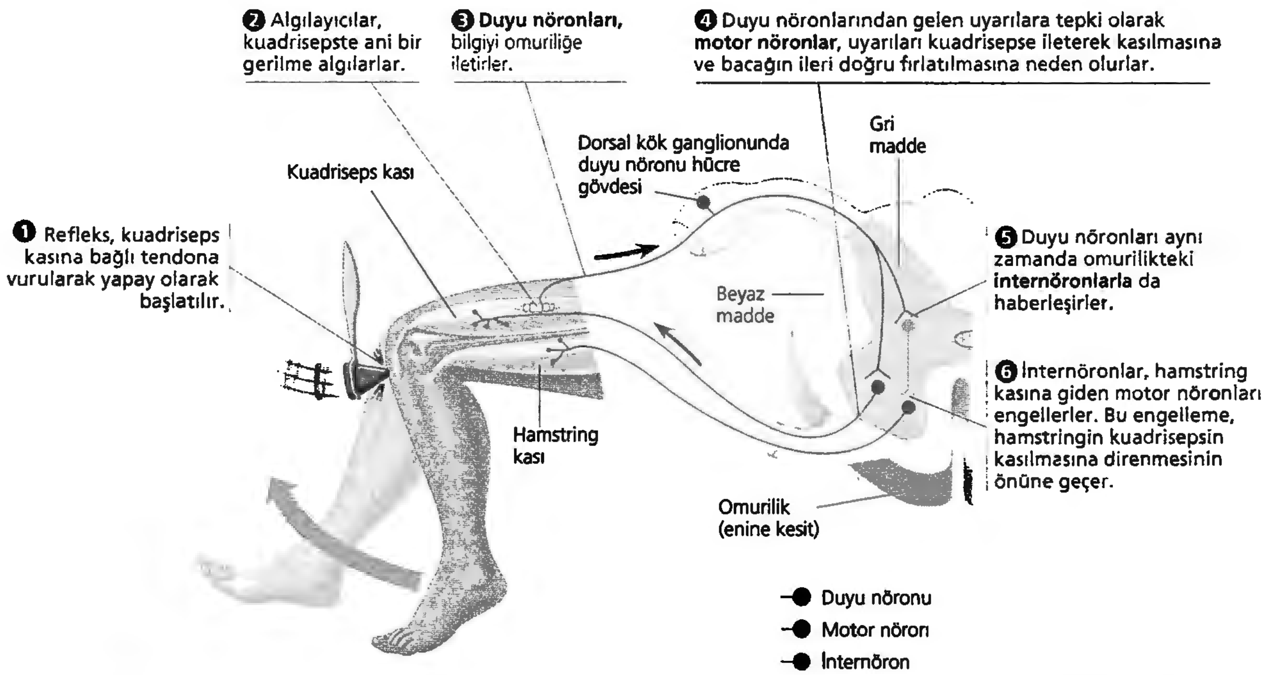
Omurgalılarda (**Şekil 49.2h**) beyin ve omurilik, merkezi sinir sistemini (CNS); sinirler ve gangliyonlar da *çevresel sinir sitemini (PNS)* oluşturur. Bölgesel özelleşme, her iki sistemin de ortak özelliği olup, bu bölümün geri kalan kısmında incelenecektir.

Omurgalı Sinir Sisteminin Organizasyonu

Omurgalı merkezi sinir sisteminde, beyin ve omuriliğin işlevleri birbiriyle sıkı ilişki içindedir. Beyin, omurgalıların karmaşık davranışlarının arkasında yer alan bütünleştirici gücü temsil etmektedir. Omurganın içinde uzunlamasına uzanan omurilik kordonu, hem beyne bilgi gönderir ve hem



▲ **Şekil 49.2 Sinir sistemi organizasyonu. (a)** Bir hidra, difüz bir sinir ağı şeklinde organize olmuş bireysel nöronlar (mor) içerir. **(b-h)** Daha gelişmiş sinir sistemlerine sahip olan hayvanlarda sinirler, sıklıkla gangliyonlar ve beyin şeklinde organize olmuş nöron grupları (mavi) içerirler.



▲ **Şekil 49.3 Diz refleksi.** Reflekste birçok nöron rol oynar, ancak basitleştirmek için sadece birkaç nöron gösterilmiştir.

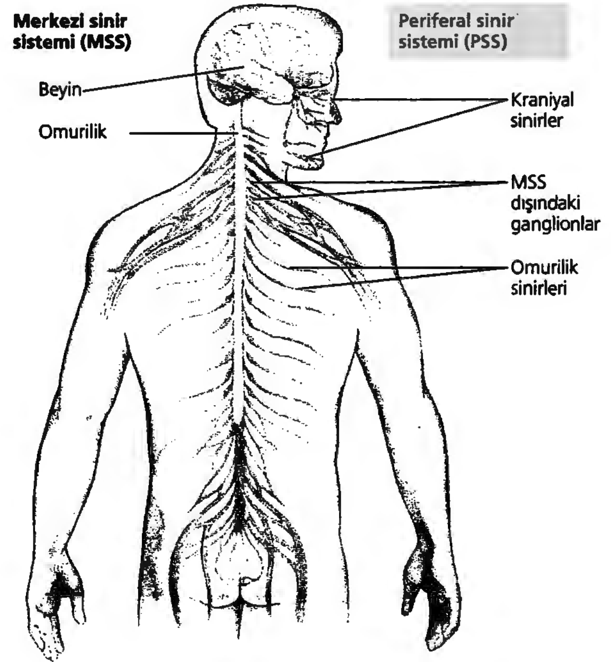
BAĞLANTI KUR *Örnek olarak, bu reflekste hamstring ve kuadriseps kaslarına gelen uyarıları kullanarak, yutma refleksinde (bakınız 41.10, s. 884) özofagustaki düz kas aktivitesinin düzenlenmesi için bir model öneriniz.*

de beyinden bilgi alır ve hareketin temel örüntüsünü meydana getirir. Omurilik kordonu ayrıca, beyinden bağımsız olarak vücudun belirli uyarılara karşı vermiş olduğu otomatik tepkiler olan **refleksleri** oluşturan basit sinir devreleri olarak da işlev görür.

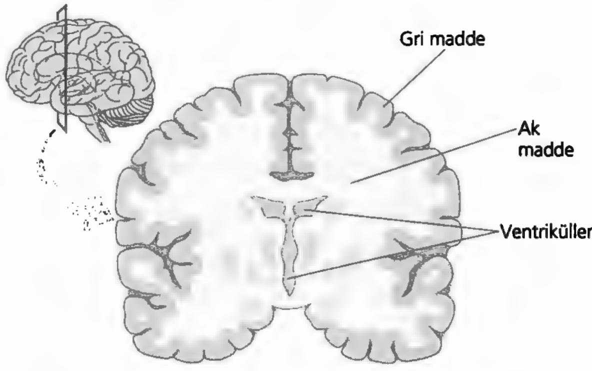
Refleks, belirli bir uyarıya karşı hızlı ve istemsiz tepkiyi tetikleyerek vücudu korumaktadır. Elinizi sıcak bir yüzeye değdirirseniz, beyniniz henüz acı duyusunu işlemeden, eliniz geri çekilir. Benzer şekilde, ağır bir cismi kaldırmak için dizleriniz büküldüğünde, oluşan gerilim bacak kaslarınızın kasılarak ağırlığı kaldırabilmeniz ve dik durabilmeniz için gerekli refleksi tetikleyecektir. Doktorunuz, fiziksel bir muayenede, sinir sistemi işlevini test etmek için küçük bir çekiçle dizinize vurarak diz refleksini uyarır (**Şekil 49.3**).

Birçok omurgasızın sinir kordonunun ventral olarak konumlanmış olmasına karşın, omurgalıların omurilik kordonu vücudun dorsal kısmında yer almıştır (**Şekil 49.4**). Omurilik içindeki nöronların düzenlenmesinde ve omuriliğin hemen dışındaki gangliyonların ve omurilik sinirlerinin dağılımında, geri planda bir segmental organizasyon gözlenir.

Omurgalılarda embriyonik gelişim sırasında, merkezi sinir sistemi – kordalıların belirleyici özelliği olan (bakınız Bölüm 34) – içi boş dorsal sinir kordonundan oluşmaktadır. Sinir kordonunun boşluğu, omuriliğin dar **merkezi**



▲ **Şekil 49.4 Omurgalı sinir sistemi.** Merkezi sinir sistemi, beyin ve omurilikten (sarı) oluşur. Sağ – sol kraniyal sinir çiftleri, omurilik sinirleri ve gangliyonlar, çevresel sinir sisteminin (koyu sarı) çoğunluğunu oluşturur.



▲ **Şekil 49.5 Ventriküller, gri madde, ve ak madde.** Beynin derinlerinde yer alan ventriküller, beyin-omurilik sıvısı içerirler. Gri maddenin çoğu beynin yüzeyinde yer alarak ak maddeyi sarmalar.

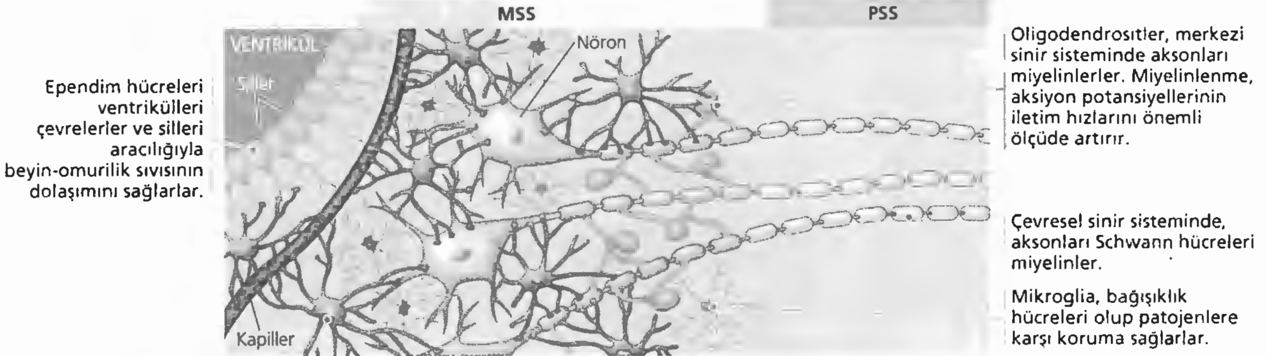
kanalını ve beynin **ventriküllerini** oluşturmaktadır (**Şekil 49.5**). Hem kanal, hem de ventriküller, arter kanının süzülmesiyle beyinde oluşturulan **serebrospinal sıvı** (beyin-omurilik sıvısı) ile doludur. Serebrospinal sıvı, merkezi kanal ve ventriküllerde yavaşça dolaşır ve venalara boşalır. Bu dolaşım, beyne besleyicileri taşır ve artıkları uzaklaştırır. Memelilerde serebrospinal sıvı, merkezi sinir sistemini sarmalayan bağ dokusu tabakaları arasında dolaşarak beyin ve omuriliğe yastık görevi yapar.

Bu sıvı ile dolu olan alanlara ek olarak beyin ve omurilik, gri ve ak maddeleri içerirler (bakınız Şekil 49.5). **Gri madde**, temelde nöronların hücre gövdeleri, dendritler, ve miyelinsiz aksonlardan oluşur. Bunun tersine **ak madde** ise, demetler halinde bulunan ve miyelinli olduklarından beyazımsı görünün aksonlardan oluşmaktadır. Omurilikteki ak madde, dışarıda yer alır ve işleviyle uyumlu olarak merkezi sinir sistemini, çevresel sinir sitemindeki duyu ve motor nöronlara bağlar. Beyindeki ak madde, ağırlıklı olarak içerde yer almakta ve beynin nöronları arasında öğrenme, duygusal algılar, duyusal bilgilerin işlenmesi ve emir oluşturulması işlevlerinde haberleşmeyi sağlamaktadır.

Glia

Omurgalı beyninde ve omuriliğinde bulunan glia, sinir sisteminin etkinliği için çok önemli işlevler üstlenmiştir. **Şekil 49.6**, erişkin sinir sistemindeki başlıca glia tiplerini göstermekte ve onların nöronları beslemelerini, desteklemelerini ve işlevlerini nasıl düzenlediklerini özetlemektedir.

Glia, ayrıca sinir sisteminin gelişiminde de elzem olan roller üstlenmektedir. Embriyolarda, *radial glia* olarak adlandırılan hücreler, yeni oluşmuş nöronların, merkezi sinir sistemini oluşturan nöral tüp denilen yapılardan göç etmele-



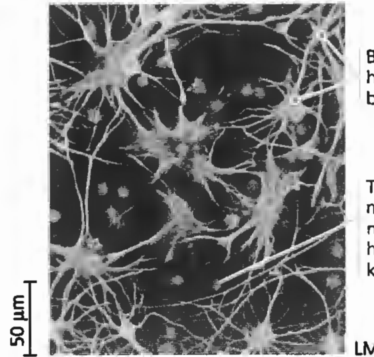
Ependim hücreleri ventrikülleri çevrelerler ve silleri aracılığıyla beyin-omurilik sıvısının dolaşımını sağlarlar.

Oligodendrositler, merkezi sinir sisteminde aksonları miyelinlerler. Miyelinlenme, aksiyon potansiyellerinin iletim hızlarını önemli ölçüde artırır.

Çevresel sinir sisteminde, aksonları Schwann hücreleri miyelinler.

Mikroglia, bağışıklık hücreleri olup patojenlere karşı koruma sağlarlar.

Astrositler (Yunanca, *astron*, yıldız), sinapslardaki bilgi akışını kolaylaştırarak bazı durumlarda nörotransmitterler salgılarlar. Etkin nöronların yanındaki astrositler, yakındaki damarların genişlemelerini sağlayarak, nöronların oksijen ve glukozu daha hızlı almalarına neden olacak kan akımını artırırlar. Astrositler aynı zamanda nörotransmitterlerin ve iyonların hücre dışı yoğunluklarını da düzenlerler.



Bu memeli beyin dokusundaki yeşil hücreler astrositler olup, flüoresan bir antikorla işaretlenmişlerdir.

Tüm hücrelerdeki DNA'lara bağlanan mavi boya, astrositlerin başta nöronlar olmak üzere diğer hücrelerle iç içe girmiş halini ortaya koymaktadır.

▲ **Şekil 49.6 Omurgalı sinir sisteminde glia hücreleri.**

rine olanak tanıyan yollar oluştururlar (bakınız Şekil 47.13). Daha sonra astrositler, merkezi sinir sistemindeki kılcal damarlarda dizilmiş olan hücrelerin, sıkı bağlantılar oluşturması için uyarır (bakınız Şekil 6.32). Sonuç, *kan-beyin bariyeri* oluşmasıdır; bu bariyer, kandan çoğu maddenin geçişini kısıtlayarak merkezi sinir sisteminin hücre dışı ortamını kontrol eder.

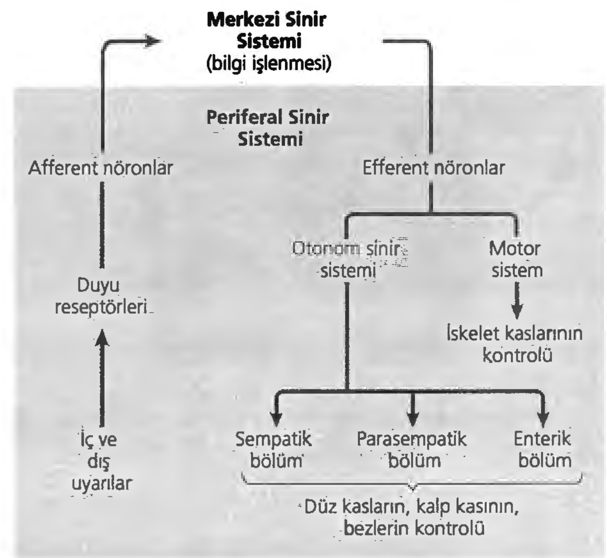
Hem radial glia hücreleri ve hem de astrositler, aynı zamanda kök hücreler gibi davranarak yeni nöronlar ve glia oluşturabilirler. Araştırıcılar, bu multipotent öncüleri, Kavram 49.4'de inceleyeceğimiz gibi, yaralanma ya da hastalık nedenleriyle yitirilmiş nöronları ve glia hücrelerini yenilemek için potansiyel kaynak olarak görmektedirler.

Çevresel (Periferal) Sinir Sistemi

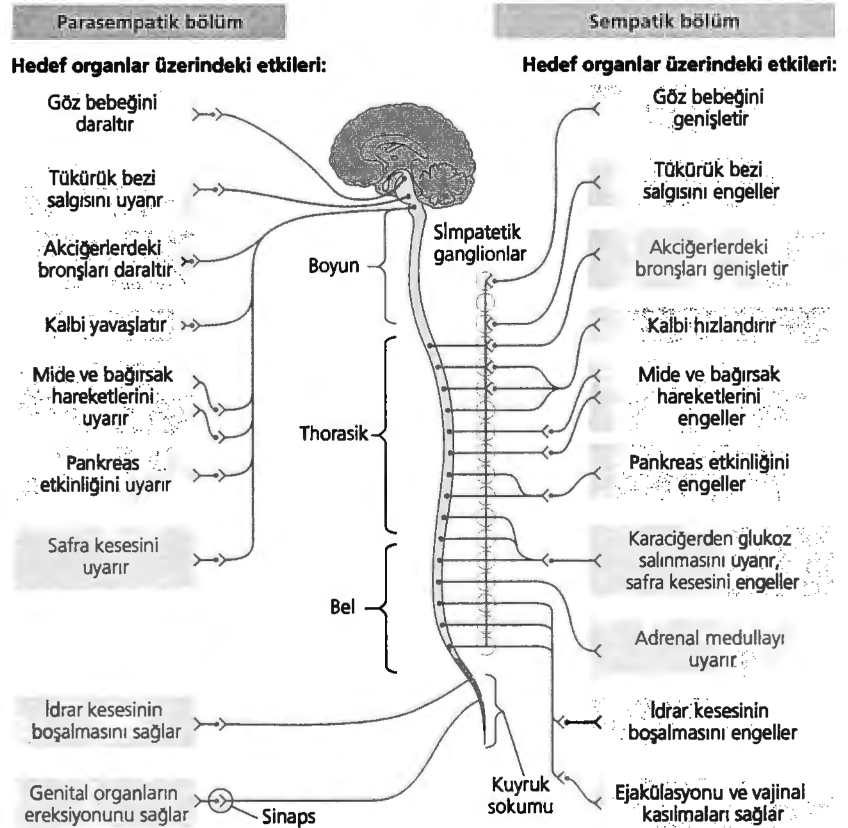
Çevresel sinir sistemi, merkezi sinir sistemine ve merkezi sinir sisteminden bilgi ileterek, hayvanın hareketini ve iç ortamını düzenlerken önemli rol oynar (**Şekil 49.7**). Duyusal bilgiler merkezi sinir sistemine, *afferent* (Latinceden, "ileri taşımak") denilen çevresel sinir sistemi nöronları aracılığıyla ulaşır. Merkezi sinir sisteminde bilgilerin işlenmesinden sonra, uyarılar kaslara, bezlere ve endokrin hücrelere *efferent* (Latinceden, "uzağa taşımak") denilen çevresel sinir sistemi nöronlarıyla taşınırlar. Çoğu sinirin hem afferent hem de efferent nöronları bulunur. Buna bir istisna koku alma siniri olup, sadece burundan beyne koku alma duyusunu taşır.

Çevresel sinir sisteminin iki efferent elemanı vardır: motor sistem ve otonom sinir sistemi (bakınız Şekil 49.7). **Motor sistem**, iskelet kaslarına uyarı taşıyan nöronlardan oluşmuştur. İskelet kaslarının bu kontrolü, bir soru sormak için elinizi kaldırdığınızda olduğu gibi istemli; ya da omurilik tarafından kontrol edilen diz refleksinde olduğu gibi istemsiz olabilir. Bunun aksine, düz kasların ve kalp kasının **otonom sinir sistemi** tarafından kontrolü, genelde istemsizdir. Otonom sinir sisteminin üç bölümü-sempatik, parasempatik ve enterik- birlikte sindirim, kardiyovasküler, boşaltım ve endokrin sistem organlarını kontrol eder.

Otonom sinir sisteminin sempatik ve parasempatik bölümleri, organ işlevlerini kontrol etmede çoğunlukla antagonistik (birbirine zıt) çalışırlar (**Şekil 49.8**). **Sempatik bölüm** etkinken, uyarılmış ve enerji üreten ("savaş ya da



▲ **Şekil 49.7 Omurgalı çevresel sinir sisteminin işlevsel hiyerarşisi.**



▲ **Şekil 49.8 Otonom sinir sisteminin parasempatik ve sempatik bölümleri.** Her bölümdeki çoğu yol, pregangliyonik nöronlar (hücre gövdeleri merkezi sinir sisteminde olan) ve postgangliyonik nöronlardan (hücre gövdeleri çevresel sinir sitemindeki gangliyonlarda olan) oluşur.

kaç" tepkisi) bir işlevi temsil eder. Örneğin, kalp daha hızlı çarpar, sindirim durur, karaciğer glikojeni glukoza çevirir ve adrenal medulla epinefrin (adrenalin) ve norepinefrin salgısını artırır. **Parasempatik bölümün** aktivasyonu, genellikle, sakinleştirmeye ve vücudun kendi bakımına ("dinlenme ve sindirme") dönüşünü teşvik edecek zıt yanıtlara neden olur. Böylece kalp atışı azalır, sindirim artar ve glikojen üretimi artar. Ancak, üreme etkinliğini düzenlemede parasempatik bölüm elemanları, sempatik bölüme zıt çalışmaktan çok, tamamlayıcı davranır (bakınız Şekil 49.8).

Çevresel sinir sisteminin **enterik bölümünü** oluşturan nöron ağları, sindirim kanalında, pankreasta ve safra kesesinde etkindir. Enterik bölüm bu organlarda, salgıyı ve peristalsisi (bakınız Bölüm 41) kontrol eder. Normalde sempatik ve parasempatik bölümler, enterik bölümü kontrol etmekle birlikte, bu bölüm bağımsız olarak da etkinlik gösterebilir.

Homeostasis çoğunlukla motor ve otonom sinir sistemlerinin işbirliğine dayanır. Örneğin, vücut sıcaklığındaki bir azalmaya tepki olarak hipotalamus, motor sistemi ısı üretmesi amacıyla titreme için uyarır. Aynı zamanda, hipotalamus otonom sinir sistemini de uyararak, ısı kaybını önlemek amacıyla yüzeysel kan damarlarının daralmasını sağlar.

KAVRAM KONTROLÜ 49.1

1. Otonom sinir sisteminin hangi bölümü eğer bir öğrenci unutmuş olduğu bir sınavın 5 dakika içinde başlayacağını öğrenmişse aktive olur? Yanıtınızı açıklayınız.
2. Çevresel sinir sisteminin parasempatik ve sempatik bölümleri (bakınız Şekil 49.8), pregangliyonik nöronların akson uçlarında aynı nörotransmitterleri, fakat postgangliyonik nöronların akson uçlarında ise farklı nörotransmitterleri kullanmaktadırlar. Bu farklılık, her iki bölümdeki gangliyonlara da uyarı getiren ve götüren aksonların işlevleriyle nasıl bağdaşmaktadır?
3. EĞER ÖYLE İSE? Bir kişinin sağ el parmaklarının bazılarını oynatmasını sağlayan küçük bir sinirinin kaza sonucu kesildiğini varsayınız. Bu parmaklardaki duyunun da bundan etkilenmesini bekler misiniz?
4. BAĞLANTI KUR Otonom sinir sistemince kontrol edilen çoğu doku, postgangliyonik nöronlardan hem sempatik hem de parasempatik uyarılar almaktadır. Tepkiler tipik olarak bölgeseldir. Bunun aksine, adrenal medulla sadece sempatik bölümden ve pregangliyonik nöronlardan uyarı almakta ancak, tepkiler tüm vücutta gözlenmektedir. Bunun nedenini açıklayınız (bakınız Şekil 45.21, s. 991).

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 49.2

Omurgalı beyni bölgesel olarak özelleşmiştir

Çevresel sinir sisteminin bazı temel işlevlerini gördükten sonra, şimdi beyin üzerinde duracağız. Popüler kültürde insan beyninin görüntüleri hemen her zaman, yüzeyi kafatasının hemen altında yer alan serebrum üzerinedir. Serebrum, bizim genelde beyinle ilişkilendirdiğimiz hesaplama, düşünme ve bellek gibi faaliyetlerden sorumludur. Ancak, serebrumun altında, homeostasis, eşgüdüm ve bilgi aktarımı gibi önemli ve çeşitli etkinlikleri yürüten başka beyin bölümleri de yer almaktadır.

Sayfa1068 ve1069'da yer alan **Şekil 49.9**, insan beyninin başlıca bölümlerini köken, yapı ve işlev yönlerinden incelemektedir. Embriyonik gelişim sırasında beyin yapılarının nasıl geliştiğini sergilemekte, erişkindeki boyutları, şekli ve konumunu çizmekte ve en iyi anlaşılmış işlevlerini özetlemektedir. Şekil 49.9, aynı zamanda beyindeki bölgesel özelleşmeye de bir giriş niteliğinde olup, daha ilerdeki özgül beyin işlevleri konusundaki tartışmalara da bir referans özelliği taşımaktadır.

Beynin organizasyonuyla işlevi arasındaki bağıntıyı daha iyi anlamak için önce beyindeki aktivite döngülerini ve duygunun fizyolojik temellerini ele alacağız. Sonra, Kavram 49.3'de, serebrum içindeki bölgesel özelleşmeye yoğunlaşacağız.

Uyanma ve Uyku

Eğer bir konuşmayı dinlerken (ya da bir kitap okurken) uyuklamışsanız, dikkatinizin ve zihinsel uyanıklığınızın hızla değişebildiğinin farkındasınızdır. Bu tip geçişler, uyanıklık ve uykuyu düzenleyen beyin sapı ve serebrum tarafından kontrol edilir. Uyanıklık, dış dünyanın farkında olmaktır. Uyku ise, dış uyarıların alındığı ancak farkında olunmadığı durumdur.

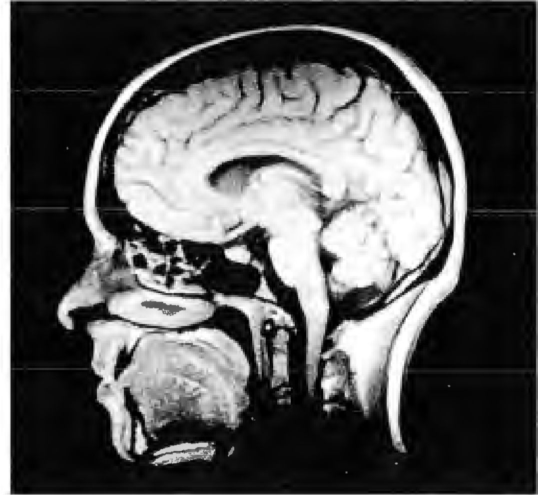
Görünenin tersine, uyku en azından beyin için etkin bir durumdur. Kafa derisindeki birçok noktaya yerleştirilen elektrotlarla, beyin dalgaları olarak tanımlanan elektriksel aktiviteyi bir elektroansefalogram (EEG) şeklinde kaydedebiliriz. Bu kayıtlar, beyin dalga frekanslarının uykunun belirli evreleri boyunca değişimler geçirdiğini ortaya koymaktadır.

Yaşamak için uykunun elzem olmasına karşın, işlevi hakkında hala çok az şey bilmekteyiz. Bir kurama göre, uyku ve rüya görmek öğrenme ve belleğin pekiştirilmesi için gereklidir. Bu kuram, 36 saat boyunca uyanık tutulan deneklerin belirgin olaylan, kafein "takviyesine" karşın anımsamakta zorlanmaları sonucu desteklenmiştir. Diğer bazı deneyler, öğrenme sırasında etkinleşmiş olan beyin bölgelerinin uyku sırasında yeniden etkinleştiğini göstermiştir.

▼ Şekil 49.9

İnceleme İnsan Beyninin Organizasyonu

Beyin, insan vücudundaki en karmaşık organdır. Kafatasının kalın kemikleriyle çevrelenmiş olan beyin, bazıları sağda görülen bir erişkinin manyetik rezonans görüntülerinde (MRI) izlenebilen belirgin yapılara ayrılmıştır. Aşağıdaki çizimde, bu yapıların embriyodaki gelişim süreçleri görülmektedir. İşlevleri ise karşısındaki sayfadadır.



İnsan Beyninin Gelişimi

Bir insan embriyosu gelişirken, nöral tüp, ürettiği üç anteriyör çıkıntının – **ön beyin**, **orta beyin** ve **arka beyin** – birleşmesiyle erişkin beynini oluşturur. Orta beyin ve arka beynin bir kısmı, beynin alt bölümünde omurilikle birleşecek olan **beyin sapını** yaparlar. Arka beynin geri kalan bölümü, beyin sapının gerisinde yer alan **serebellumu** (beyincik) oluşturur. Üçüncü anteriyör çıkıntı, ön beyin, beynin nöroendokrin dokularını içeren diensefalona ve daha sonra **serebrumu** oluşturacak telensefalona dönüşür. Telensefalonun ikinci ve üçüncü aylardaki hızlı gelişimi, serebrumun dış kısmının, ya da korteksinin, beynin geri kalan kısmı üzerine kıvrılmasına neden olur.

Embriyonik beyin bölümleri		Çocukta ve erişkindeki beyin yapıları
Ön beyin	Telensefalon	Serebrum (serebral korteksi, ak maddeyi ve bazal çekirdekleri içerir)
	Diensefalon	Diensefalon (talamus, hipotalamus epitalamus)
Orta beyin	Mezensefalon	Orta beyin (beyin sapının bir kısmı)
Arka beyin	Metensefalon	Pons (beyin sapının bir kısmı), serebellum
	Miyelensefalon	Medulla oblongata (beyin sapının bir kısmı)

Ortabeyin
Arkabeyin
Önbeyin

1 aylık embriyo

Mezensefalon
Metensefalon
Diensefalon
Miyelensefalon
Omurilik
Telensefalon

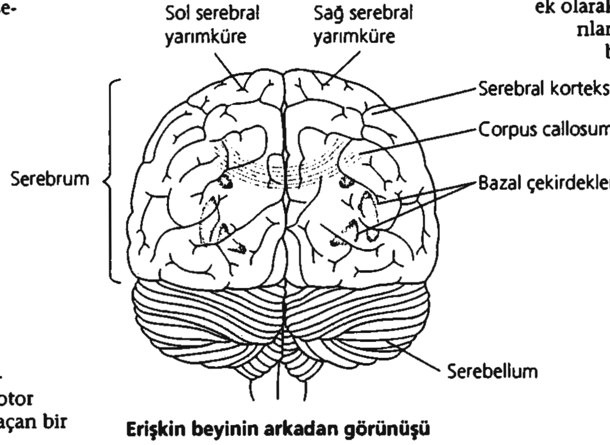
5 haftalık embriyo

Serebrum
Diensefalon
Ortabeyin
Pons
Medulla oblongata
Serebellum
Omurilik

Çocuk

Serebrum

Serebrum, iskelet kaslarının kasılmalarını kontrol eder ve öğrenme, duygu algılama işlevlerinde rol oynar. Sağ ve sol **serebral yarımkürelere** ayrılmıştır. Serebral korteks, algılama, istemli hareketler ve öğrenme için elzemdir. Serebrumun geri kalan bölümü gibi, serebral korteks de sağ ve sol bölümlere ayrılmıştır. Sol taraf, vücudun sağ tarafından bilgi alır ve sağ tarafı kontrol eder; sağ taraf da tersini yapar. **Corpus callosum** olarak adlandırılan kalın bir akson demeti, sağ ve sol kortekslerin birbiriyle iletişimini sağlar. Beyaz maddeye gömülü olarak, *bazal çekirdekler* olarak adlandırılan nöron toplulukları, plan yapma ve hareket aşamalarının öğrenilmesi merkezleri olarak işlev görürler. Fetüs gelişimi sırasında bu alanlarda oluşacak hasarlarda, serebral felç denilen, kaslara motor uyanların iletiminde kesilmelere yol açan bir bozukluğa neden olur.



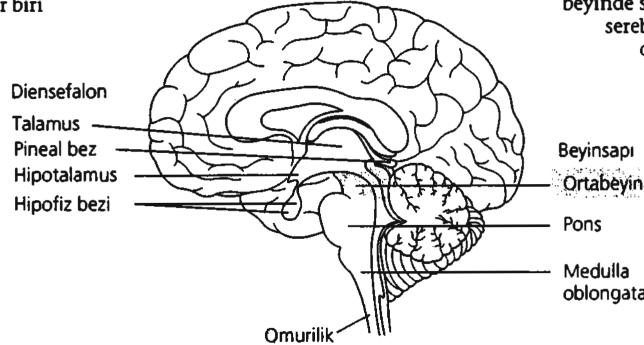
Erişkin beyinin arkadan görünüşü

Serebellum (Beyincik)

Serebellum, hareket ve dengeyi kontrol eder, ayrıca motor işlevlerin öğrenilmesi ve anımsanmasında işlev görür. Eklemlerin pozisyonu ve kasların uzunlukları hakkında bilgi alır, ayrıca duyma ve görme sistemlerinden de veri toplar. Bunlara ek olarak, serebrumdan çıkan motor uyarıları izler. Serebellum, bu bilgileri bütünleştirerek, eşgüdümlerini ve hatalı olanlarını düzeltme işlevini yapar. El-göz eşgüdümü, serebellumun kontrollerine bir örnektir; eğer serebellum hasara uğrarsa, gözler hareket eden bir cismi izler, ancak cismin durduğu noktada duramaz. Cisme yönelik el hareketleri de bozulur.

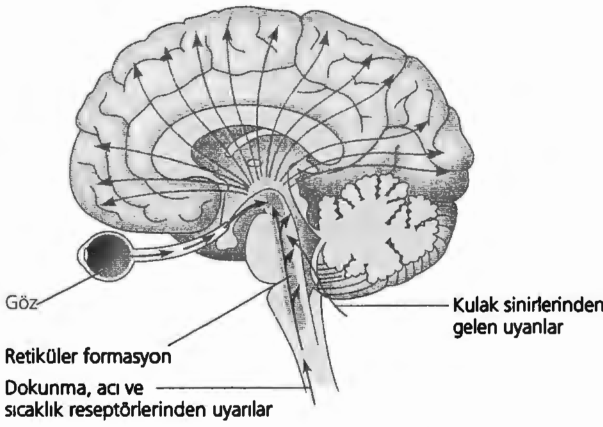
Diensefalon

Diensefalondan talamus, hipotalamus ve epitalamus oluşur. **Talamus**, serebruma giden duyusal bilgilerin toplandığı ana merkezdir. Bütün duyu organlarından gelen bilgiler, talamusta düzenlenir ve daha ileri işleme için uygun serebral merkezlere yollanır. Talamus, her biri kabaca birer ceviz boyutlarında olan iki kütleden oluşmuştur. Daha küçük bir yapı olan **hipotalamus**, vücudun termostatı görevini ve merkezi biyolojik saati olmayı üstlenmiştir. Hipofiz bezini kontrol ederek, açlık ve susamayı düzenler, cinsel davranışları ve savaş -ya da – kaç tepkisini oluşturur. Hipotalamus aynı zamanda, posteriyör hipofiz hormonlarının ve anteriyör hipofiz üzerinde etkili olan serbest bıraktırıcı hormonların kaynağıdır (bakınız Şekiller 45.15 ve 45.17). *Epitalamus*, melatonin salgılayan *epifiz bezini* içerir. Ayrıca, kandan beyin-omurilik sıvısını oluşturan bazı kılcal damar toplulukları da burada yer alır.



Beyin sapı

Beyin sapı, orta beyin, **pons** ve **medulla oblongata**dan (çoğunlukla medulla olarak adlandırılır) oluşur. Orta beyin, birkaç tip duyu bilgisini alarak bütünleştirir ve önbeynin özgül bölgelerine aktarır. Duyma ile ilgili tüm aksonlar, ya orta beyinde sona ererler ya da içinden geçerek serebruma giderler. Buna ek olarak, orta beyin çevresel görme refleksi gibi görme ile ilgili refleksleri düzenler: Baş, yan yönden yaklaşan bir nesneye doğru beyin onun görüntüsünü henüz oluşturmadan döner. Pons ve medullanın başlıca işlevi, PNS ile orta ve ön beyin arasındaki bilgi taşınmasını gerçekleştirmektir. Pons ve medulla aynı zamanda, koşmak ve tırmanmak gibi büyük çaptaki vücut hareketlerini düzenler. Bu hareketler hakkında bilgi taşıyan çoğu akson, merkezi sinir sisteminin bir yanından diğerine medulladan geçer. Sonuçta, beynin sağ yarısı vücudun sol yarısının çoğunluk hareketlerini, sol yarısı da tersini kontrol eder. Medullanın bir başka görevi de, solunum, kalp ve damar etkinlikleri, yutma, kusma ve sindirim gibi otomatik homeostatik işlevleri kontrol etmektir. Pons da bu etkinliklerde yer alır; örneğin, medulladaki solunum merkezlerini düzenler.

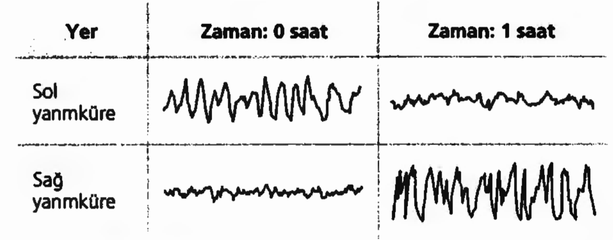


▲ **Şekil 49.10 Retiküler formasyon.** Beyin sapı boyunca yayılmış bu nöronlar sistemi, duyusal verileri (mavi oklar) filtre eder, sinir sistemine sürekli giren bilinen ve yenilenen bilgileri engeller. Filtre edilmiş bilgileri serebral kortekse (yeşil oklar) aktarır.

Uyanıklık ve uykunun kısmen kontrolü, beyin sapının merkezinde yer alan karmaşık bir nöron ağı yapısındaki **retiküler formasyon** tarafından gerçekleştirilir **(Şekil 49.10)**. Duyusal bir filtre gibi işlev gören retiküler formasyon, serebruma hangi bilginin ulaşacağını belirler. Serebrum ne denli çok bilgi alırsa, bireyin o denli uyanık ve dikkatli olacak olmasına karşın, beyin bazı bilgileri etkin olarak işlerken, diğerlerini geriye atabilir. Karmaşık retiküler formasyonun yanı sıra, beyin sapının özgül bölgeleri de uyku ve uyanıklığı düzenlemektedir: Pons ve medulladaki bazı merkezler uyarıldığında uyku oluşmakta, orta beyindeki bir merkez de uyanıklığı sağlamaktadır.

Tüm kuşlar ve memeliler karakteristik olarak uyku/uyanma döngülerini gösterirler. Epifiz bezinin ürettiği bir hormon olan melatonin, bu döngülerde önemli rol üstlenmiş görünmektedir. Bölüm 45'de gördüğünüz gibi, en üst düzeyde melatonin salgılanması gece gerçekleşmektedir.

Bazı hayvanlar, uyku sırasında önemli aktiviteler gösterecek şekilde evrimsel adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Örneğin, şişe burunlu yunuslar uyurken yüzebilir, soluk almak için de düzenli olarak yüzeye çıkabilirler. Bunu nasıl gerçekleştirebilmektedirler? Önemli bir ipucu, Amerikalı bir fizyolog olan John Lilly tarafından 1964 yılında, yunusların bir gözleri açık, diğeri kapalı olarak uyuduklarını gözlemlemesiyle ortaya atılmıştır. İnsanlarda ve diğer memelilerde olduğu gibi, yunusların ön beyni de fiziksel ve işlevsel olarak sağ ve sol yarım küreler olarak ikiye ayrılmıştır. Lilly'nin önerisine göre, bir gözü kapalı olarak uyuyan bir yunusun beyninin sadece yarısı uyumaktadır. Rus bilim adamı Lev Mukhametov, 1977'de Lilly'nin kuramını test etmek için uyuyan yunusların her iki yarım kürelerinden EEG kayıtları aldı **(Şekil 49.11)**. Mukhametov'un bulguları, yunusların hakikaten beyinlerinin her seferinde bir yarısıyla uyuduklarını ortaya koymuştur.



▲ **Şekil 49.11 Yunuslar aynı anda hem uyuyup hem de uyanık kalabilirler.** Bir yunus beyninin her iki tarafından ayrı ayrı yapılan EEG kaydında, bir yarımkürede düşük frekanslı aktivite gözlenirken, diğer yarımkürede tipik uyanıklık belirtisi olan yüksek frekans izlenmiştir.

Biyolojik Saat Düzenlemesi

Uyku ve uyanıklık döngüleri, biyolojik aktivitenin günlük döngüsü olan sirkadiyen ritme sadece bir örnektir. Bu tip döngüler bakterilerden mantarlara, bitkilere, böceklere, kuşlara ve insanlara değin birçok organizmada yer almaktadır. Diğer organizmalarda olduğu gibi, memelilerdeki sirkadiyen ritimler, belirli zamanlarda görülen gen ifadesi ve hücresel aktiviteyi yöneten bir moleküler mekanizma olan **biyolojik saate** bağımlıdır. Biyolojik saatlerin, tipik olarak çevrenin aydınlık ve karanlık döngüleriyle eşzamanlı olmasına karşın, çevresel etkilerin olmaması durumunda bile yaklaşık 24 saatlik bir döngüde sürdürülebildikleri olasıdır (bakınız Şekil 40.9). Örneğin, sabit bir çevrede tutulan insanlar, bireyler arasında çok az değişiklik gösteren 24.2 saatlik bir döngü süresi sergilemişlerdir.

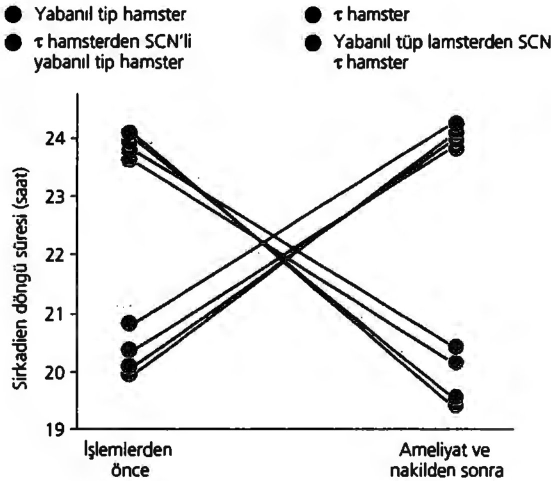
Bir hayvanın biyolojik saatini, normalde çevresel aydınlık ve karanlık döngülerle ne bağdaştırmaktadır? Memelilerde sirkadiyen ritimler, hipotalamusta bulunan ve **suprakiazmatik çekirdek** (**SCN**) adı verilen bir grup nöron tarafından düzenlenmektedir. (Merkezi sinir sisteminde yer alan bazı nöron grupları "çekirdek" olarak adlandırılır.) Gözlerin ilettiği duyusal bilgiye tepki olarak, SCN bir peysmekır (ritim belirleyici) olarak davranarak, tün vücut hücrelerindeki biyolojik saatleri, gün uzunluğunun doğal döngülerine göre ayarlar. Deney hayvanlarının cerrahi olarak suprakiyazmatik çekirdekleri çıkarılarak davranışları incelendiğinde, araştırıcılar suprakiyazmatik çekirdeklerinin sirkadiyen ritimler için gerekli olduğunu gözlemlediler: SCN içermeyen hayvanlar, davranışlarında ritim göstermemekte ve beyinde de elektriksel aktivite olmamaktadır. Ancak bu deneyler, ritimlerin suprakiyazmatik çekirdekten kaynaklanıp kaynaklanmadığını ortaya koymamaktadır. Araştırıcılar, 1990'da, hamsterlerde sirkadiyen ritmi değiştiren bir mutasyonun yardımıyla bu sorunun yanıtını buldular (**Şekil 49.12**). Normal hamsterler ve mutant olanlar arasında beyin dokusu nakli ile bu araştırıcılar hayvanın tümündeki sirkadiyen ritmin SCN tarafından belirlendiğini göstermişlerdir.

▼ Şekil 49.12 **SORGULAMA**

Memelilerde sirkadiyen ritmi hangi hücreler kontrol eder?

DENEY Suriye (altın) hamsterlerindeki (*Mesocricetus auratus*) τ (tau) mutasyonu, sirkadiyen ritimlerinin süresini değiştirmektedir. Yabanıl tiplerdeki sirkadiyen ritim, dış etkenler olmazsa 24 saat sürmekteyken, τ mutasyonu için homozigot olan hamsterlerde döngü yaklaşık 20 saat olmaktadır. Sirkadiyen ritmi suprakiyazmatik çekirdeğin (SCN) kontrol edip etmediğini saptamak için, Virginia Üniversitesinden Michael Menaker ve arkadaşları, yabanıl tip ve τ hamsterlerin SCN lerini cerrahi yolla çıkarmışlardır. Birkaç hafta sonra, bu hamsterlerden her birine karşı genotipten SCN nakli yapılmıştır. Araştırıcılar daha sonra, organ aktarımı alanların sirkadiyen döngü sürelerini ölçmüşlerdir.

BULGULAR Suprakiyazmatik çekirdekleri çıkarılmış hamsterlerin %80'inde, başka bir hamsterden SCN almak ritmik etkinliğin geri kazanılmasını sağlamıştır. Bu hamsterlerde, her iki işlemin (SCNnin yok edilmesi ve organ nakli) net sonucu, aşağıdaki eğride gösterilmiştir. Sekiz çizginin her biri, bir hamster için sirkadiyen döngüdeki gözlenen değişimi temsil etmektedir.



SONUÇ Nakil alan hayvanın sirkadiyen ritmi, alıcı ister yabanıl, ister τ mutantı olsun, verici olanınkiyle aynı olduğundan, suprakiazmatik çekirdek hücrelerinin sirkadiyen ritmin süresini belirlemeleri gerekmektedir.

KAYNAK M. R. Ralph, R. G. Foster, F. C. Davis, ve M. Menaker, transplanted suprachiasmatic nucleus determines circadian period. *Science* 247: 975-978 (1990).

EĞER ÖYLE İSE? Araştırmanız sırasında, ritmik etkinliği olmayan mutant bir hamster gözlemlediğinizi varsayınız. Bu mutantı, yabanıl tip ya da τ mutantı hamsterlerle yaptığınız organ nakli deneylerinde, mutasyonun SCNnin peysmeyker işlevini etkileyip etkilemediğini göstermek için nasıl kullanırdınız?

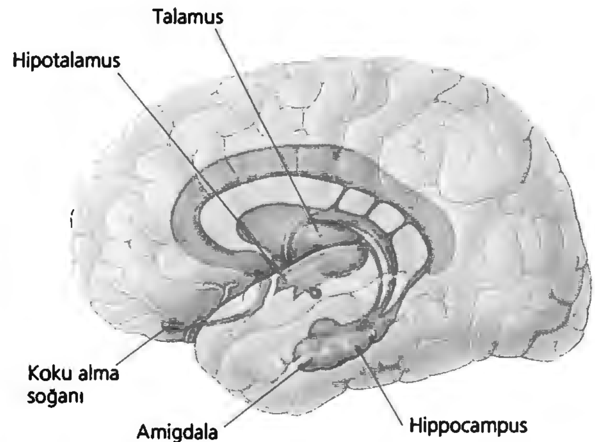
Duygular

Biyolojik saati beyindeki tek bir yapı kontrol ederken, duyguların oluşumu ve yaşanması, amigdala, hipokampus ve talamusun bazı kısımları da dahil olmak üzere birçok beyin bölümü tarafından üstlenilmiştir (**Şekil 49.13**). Bu yapılar memelilerde beyin sapını çevrelemekte ve bu nedenle *limbik sistem* (Latincede *limbus*, sınır) olarak adlandırılmıştır. Ancak, limbik sistem tümüyle duygulara ayrılmış değildir. Güdülenme, koku alma, davranış ve bellek işlevlerinde de görev alır.

Duyguyu oluşturma ve yaşama, limbik sistemin yanı sıra, beynin diğer bazı bölümlerini de gerektirir. Örneğin, gülme ve ağlama gibi davranışlara yansıyan duygular, limbik sistemin bazı bölümleriyle serebrumun duyu alanları arasındaki etkileşimlerle oluşur. Ön beyindeki yapılar, beyin sapı tarafından kontrol edilen saldırma, beslenme ve cinsellik gibi temel ve yaşamı sürdürme ile ilgili işlevlere "duyguları" ekler.

Duygusal deneyimler, çoğunlukla benzer durumda yeniden anımsanacak anılar olarak depolanırlar. Korkuda, duygusal bellek, olayların açık olarak anımsandığı bellek sisteminden ayrı olarak depolama yapar. Duygusal belleğin depolanmasında en önemli beyin yapısı, serebrumun tabanına yakın bir yerde bulunan badem şeklindeki çekirdek topluluğu (nöron topluluğu) olan **amigdala**dır.

İnsan amigdalasının işlevini öğrenmek için, araştırıcılar bazen erişkin deneklere önce bir görüntü, daha sonra da hafif bir elektrik şoku gibi hoş olmayan bir deneyim uygulamaktadırlar. Birkaç deneme sonrasında, denekler eğer görüntüyü yeniden görürlerse, – artan kalp atım hızı ve terleme ile ölçülen- *otonom uyarılma* duyumsamaktadırlar. Amigdala ile sınırlı beyin hasarı görmüş kişiler, görüntüyü hatırlayabilmektedirler; çünkü bellekleri zarar görmemiştir. Bununla birlikte, otonom uyarılma gösterememeleri, amigdaladaki hasarın duygusal bellek kapasitesini azaltmasındandır.



▲ Şekil 49.13 **Limbik sistem.**

Günümüzde, amigdala ve diğer beyin yapıları, normal ve hasarlı beyin hakkındaki bilgilerimizi değiştiren işlevsel görüntüleme yöntemleriyle incelenmektedir (**Şekil 49.14**).

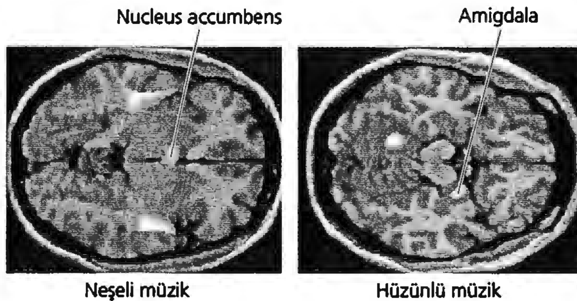
▼ Şekil 49.14

ETKİ

Çalışmakta olan Bir Beyinde Aktiviteyi Resimlemek İçin İşlevsel Beyin Görüntülemesi Kullanımı

Beyin aktivitesini resimlemek için kullanılan yöntemler, insan beyin işlevleri üzerindeki çalışmaları değiştirmiştir. Önceleri yaygın olarak kullanılan teknik, pozitron-emisyon tomografisiydi (PET; bakınız Şekil 2.7). Deneğin kanına radyoaktif glukoz enjekte edildikten sonra, araştırıcılar beyindeki metabolik aktiviteyi izlemek için PET tarayıcıyı kullanmaktadırlar. İşlevsel manyetik rezonans (fMRI) ile daha da ilerleme kaydedilmiştir. Bunda, denek başı simit şeklindeki büyük bir mıknatısın ortasına gelecek şekilde yatmaktadır. Beyin, elektromanyetik dalgalarla incelendiğinde, aktif olan bölümlerindeki kan oksijen yoğunluğu, kaydedilebilen bir akım oluşturmaktadır.

İşlevsel beyin görüntülemesi, insan algılaması, bilinç ve duygu çalışmalarında kullanılmaktadır. Örneğin, işlevsel görüntülemenin ortaya çıkardığı, bilincin korteksteki birçok alanın etkinliği sonucu açığa çıktığıdır. Burada gösterilen deneyde, araştırıcılar dinledikleri müzik tipini neşeli ya da hüzünlü olarak tanımlayan deneklerin beyin etkinliklerindeki farklılıkları gözlemlemişlerdir. Neşeli bir müziği dinlemek, keyif alma ile ilgili bir beyin alanı olan *nükleus akumbensi* etkinleştirmiştir. Bunun tersine, hüzünlü müziği dinleyenlerde ise, duygusal bellek merkezi olarak işlev gören bir beyin yapısı, *amigdala* aktivitesini artırmıştır.



NİÇİN ÖNEMLİ İşlevsel beyin görüntülemesi, felcin ve diğer beyin hasarlarının iyileşmesinin saptanmasında olduğu kadar, migren ağrısındaki anormalliklerin görüntülenmesinde, dislekside ve birçok psikiyatrik bozuklukta yardımcı olmaktadır. İşlevsel görüntüleme, beyin ameliyatlarında da çarpıcı sonuçlar vermektedir. Örneğin, ilaç tedavisine yanıt vermeyen epilepsi (sara) olgularında, işlevsel görüntüleme anormal etkinliği olan noktayı işaret ederek, cerrahinin etkisini artırmakta ve iyileşmeyi hızlandırmaktadır. Sonuç olarak, bu yöntem CNS de, eşeye bağlı farklılıkların araştırılmasında kullanılarak, örneğin kadınlarda serebral kan akımının ortalamada erkeklerden daha fazla olduğu sonucunu ortaya koymuştur.

İLAVE OKUMA R. C. deCharms, Applications of real-time fMRI, Nature Reviews Neuroscince 9: 720-729 (2008).

EĞER ÖYLE İSE? Yukarıda gösterilen deneyde beynin bazı bölgeleri her koşulda etkindir. Bu alanlar hangi işlevleri görüyor olabilir?

KAVRAM KONTROLÜ 49.2

1. Sağ elinizi salladığınızda, beyninizin hangi bölümü hareketi başlatır?
2. Düzgün bir kullanım göstermeyen bir sürücüyü durduran polis, onun herhangi bir kimyasal maddenin etkisi altında olduğundan şüphelenirse, gözlerini kapatıp burnuna dokunmasını isteyebilir. Alkolden etkilenmiş bir beyin bölgesiyle ilgili olarak, bu testten hangi sonucu çıkarırsınız?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Merkezi sinir sistemindeki hasar nedeniyle koma durumunda (uzun süreli bilinç kaybı) ya da genel felce (tüm vücuttaki iskelet kası işlevinin kaybı) uğramış bireyleri incelediğinizi varsayınız. Retiküler formasyonun yerleşimine göre, her hasta grubunda hasarın yerinin neresi olduğunu tahmin edersiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 49.3

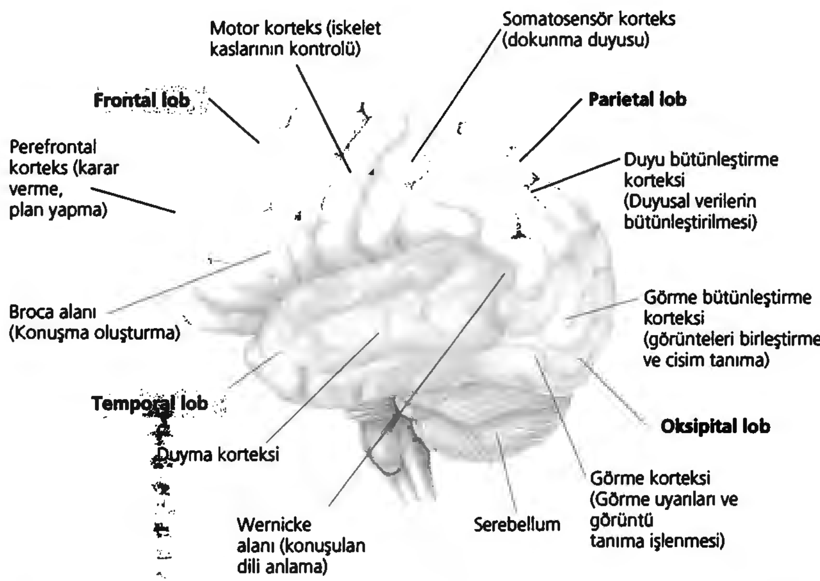
Serebral korteks istemli hareketleri ve bilişsel işlevleri kontrol eder

Şimdi, çevremizi algılamamızı sağlayan, lisan, algılama, bellek ve bilinç için gerekli olan beynin serebrum bölümünü inceleyeceğiz. Şekil 49.9'da gösterildiği gibi, serebrum insan beynindeki en büyük yapıdır. Tüm beyinde olduğu gibi, bölgesel özelleşme gösterir. Bilişsel işlevler ile ilgili alanlar en çok serebrumun dış tabakası olan korteks kısmında yer alır. Korteksteki duyusal alanlar, duyu ile ilgili bilgileri işler; birleştirici (asosiyasyon) alanlar bilgiyi bütünler, motor alanlar ise vücudun diğer bölümlerine komutlar iletirler.

Serebral korteksteki belirli işlevlerin konumunu tartışan nörobiyologlar, fiziksel belirleyici olarak çoğunlukla dört bölge ya da *lob* kullanırlar. **Şekil 49.15**'de gösterildiği gibi, serebral korteksin yanları, frontal, temporal, oksipital ve parietal loblar olarak (her biri yakınındaki kafatası kemiğine göre adlandırılmıştır) tanımlanır.

Lisan ve Konuşma

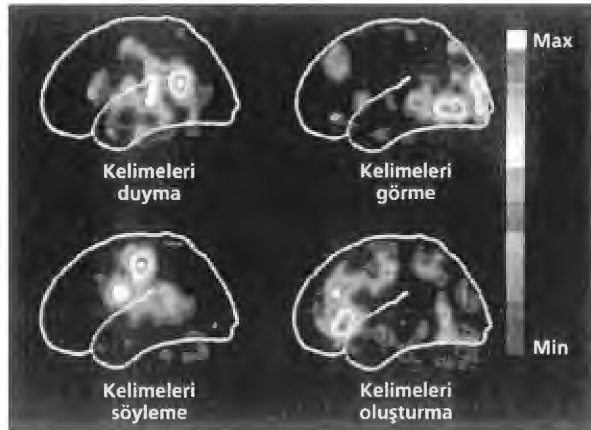
Özgül beyin bölgelerindeki daha ileri algılama işlevlerinin haritalanması, 1800'lü yıllarda doktorların, beynin belirli bölgelerindeki inmeler, hasarlar ya da tümörlerin bireylerin davranışlarında belirgin değişiklikler oluşturmasıyla gerçekleştirilmeye başlanmıştır. Fransız doktor Pierre Broca, söyleniIeni anlayan ancak konuşamayan hastaları post mortem (ölüm sonrası) incelemiştir. Bu hastaların çoğunda, şimdi *Broca alanı* olarak bilinen ve yüz kaslarını kontrol eden sol frontal lobun küçük bir bölümünde hasarlar olduğunu gözlemlemiştir. Alman doktor Karl Wernicke ise, şimdi *Wernicke alanı* olarak bilinen, sol temporal lobun arka bölümündeki



◄ **Şekil 49.15 İnsan serebral korteksi.** Serebral korteksin her tarafı dört loba ayrılmış olup, her lobun bazıları burada belirtilmiş olan özgül işlevleri vardır. Beynin sol yanındaki bazı alanlar (burada gösterilmiş) sağ yandakilerden (gösterilmemiş) farklı işlevlere sahiptir.

hasarların konuşulanı anlamayı yok ettiğini, ancak konuşabilme yeteneğine etki yapmadığını ortaya koymuştur.

Broca ve Wernicke'nin buluşlarından bir yüzyıldan fazla bir süre sonra, görüntüleme çalışmaları, Broca alanının konuşma sırasında etkin olduğunu (Şekil 49.16 sol alttaki görüntü) kanıtlamıştır. Buna ek olarak, araştırıcılar bu alanların konuşmayla ilgili çok daha geniş bir bölümün parçaları olduğunu bulmuşlardır. Yazılı bir kelimeyi konuşmadan okumak, görme korteksini (Şekil 49.16 sağ üstteki görüntü) etkinleştirirken, kelimeyi sesli okumak, hem görme korteksini hem de Broca alanını etkin kılmaktadır. Bir kişinin isimlere fiil eklemek ya da ilişkili kelimeleri ve kavramları gruplandırmak (Şekil 49.16 sağ alttaki görüntü) gibi kelimelere anlam yüklediğinde, frontal ve temporal alanlar etkinleşmektedir.



▲ **Şekil 49.16 Serebral korteksteki konuşma alanlarının görüntülenmesi.** Bu PET görüntüleri, her biri konuşmayla ilgili olan, bir bireydeki farklı derecelerdeki dört etkinliğin alanlarını göstermektedir.

Kortikal İşlevlerin Lateralizasyonu

Hem Broca'nın hem de Wernicke'nin alanlarının sol kortikal yarımkürede yer alması, konuşmanın serebrumun sağ yarımküresinden çok, önemli oranda sol yarımküreyle ilintili olduğunu göstermektedir. Ayrıca, her iki yarımküre de, konuşma ile daha az ilgili olmakla birlikte, diğer beyin işlevlerine belirgin katkılarda bulunmaktadırlar. Örneğin, sol yarımküre matematik ve mantıksal işlemlere daha yatkındır. Bunun aksine, sağ yarımküre yüzlerin ve özelliklerin tanınmasında, uzaysal ilişkilerde ve sessiz düşünmede baskın görünmektedir. İnsanlarda yarımküre işlevinde bu farklılıkların yer almasına **lateralizasyon** denir.

Bazı lateralizasyonlar, en azından belirli motor etkinlikler için bir elin kullanılmasını sağlamaktadır. İnsan topluluklarında, kabaca bireylerin % 90'nı sağ ellerini sola oranla daha becerikli kullanmaktadırlar. fMRI kullanılarak yürütülen çalışmalar, konuşma sürecinin el kullanma ile bağlantılı olarak değiştiğini ortaya koymuştur. Denekler, konuşmadan kelimeleri düşündüklerinde, sağ elini kullananların % 96'sında beyin etkinliği sol tarafta konumlanırken, sol elini kullananların sadece % 76'sında bu konumlanma gözlenmektedir.

Her iki yarımküre birbiriyle uyumlu çalışmakta, corpus callosumun iplikçikleri aracılığıyla bilgi haberleşmesi yapmaktadırlar. Bu alışverişin önemi, corpus callosumu cerrahi olarak çıkarılmış (epilepsinin, yani sara nöbetlerinin en üst düzeyde olduğu durumlardaki son çare) hastalarda görülmektedir. Corpus callosumu kesilmiş bireyler, "bölünmüş beyin" etkisi sergilemektedirler. Sol görüş alanında bildikleri bir kelime yer aldığında, kelimeyi okuyamamaktadırlar: Sol görüş alanından sağ yarımküreye iletilen bu bilgi, sol

yanmküredeki konuşma merkezlerine ulaşamamaktadır. Bu tip hastalardaki her yarımküre bir diğerinden bağımsız çalışmaktadır.

Bilginin İşlenmesi

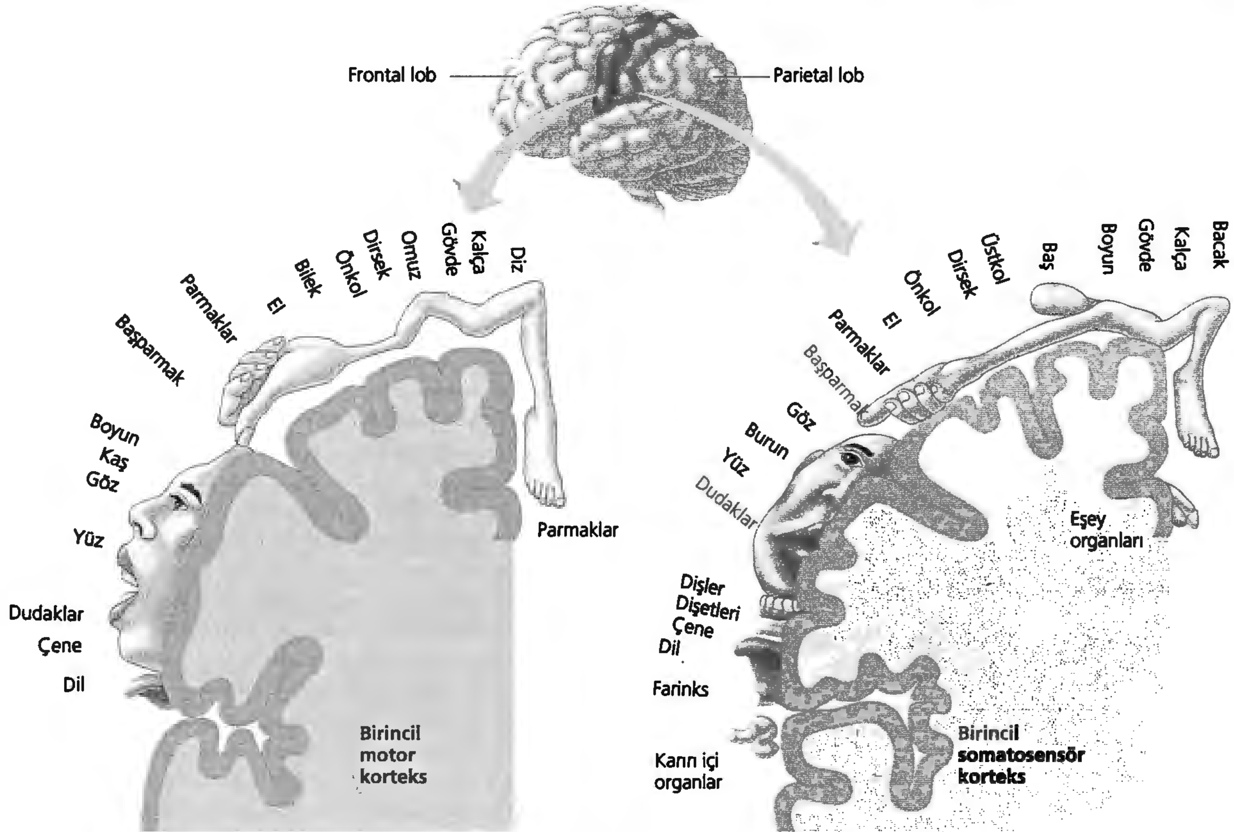
Bölüm 50'de daha çok bilgileneceğiniz gibi, beyin korteksine giden bazı duyusal bilgiler, gözler ve burun gibi reseptörlerin yoğun olarak bulunduğu duyu organlarından gelir. Diğer duyusal veriler, eller, kafa derisi ve vücudun diğer yerlerindeki bireysel reseptörlerden kaynaklanır. Bu somatik duyu reseptörleri, ya da *somatosensör*ler (Yunanca *soma,* vücut), dokunma, ağrı, basınç, sıcaklık, kasların ve uzuvların yerleri konusunda bilgi sağlarlar.

Kortekse gelen çoğu duyusal bilgi, talamus üzerinden beynin ilgili loblarındaki alanlara ulaşır. Talamus, farklı tipteki bilgileri belirli yerlere ulaştırır. Örneğin, görme ile ilgili bilgiler oksipital loba, duyma ile ilgili olanlar ise temporal loba gider (bakınız Şekil 49.15).

Birincil duyu alanlarında algılanan bilgiler, işlenmek üzere yakındaki derleme alanına iletilir. Örneğin, oksipital lobda, birincil görme alanındaki nöron grupları özgül olarak belirli yöndeki ışık dalgalarına duyarlıdır. Görme derleme alanında ise, bu özellikleri taşıyan bilgiler, yüzü tanımak gibi karmaşık görüntülere ayrılmış bir bölgede bir araya getirilirler.

Bütünleştirilmiş duyusal bilgiler, hareketin planlandığı yer olan prefrontal loba geçer. Serebral korteks daha sonra kolları oynatmak ya da merhaba demek gibi- belirli davranışları oluşturacak motor emirleri üretir. Bu emirler, frontal lobun gerisinde yer alan (bakınız Şekil 49.15) nöronlar tarafından üretilen aksiyon potansiyellerinden oluşur. Aksiyon potansiyelleri aksonlar boyunca ilerleyerek, beyin sapı ve omuriliğe ulaşırlar ve orada motor nöronları uyararak, onların da iskelet kası hücrelerini uyarmalarını sağlarlar.

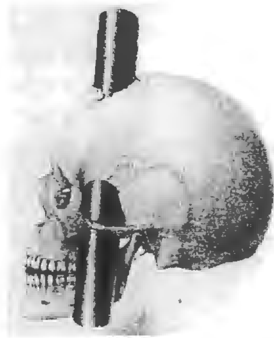
Somatosensör korteks ve motor kortekste nöronların yerleşimi, duyusal bilgilere ya da motor emirleri oluşturan vücut bölgesine göredir (**Şekil 49.17**). Örneğin, bacaklardan ve ayaklardan gelen duyusal bilgiyi işleyen nöronlar, somatosensör korteksin orta çizgisine yakın yerde konumlanmışlardır. Bacak ve ayaklardaki kasları kontrol eden nöronlar, motor korteksin ona karşı gelen bölgesinde yer almıştır.



▲ **Şekil 49.17 Birincil motor ve birincil somatosensör kortekslerdeki vücut bölümlerinin yerleşimi.** Kortekslerin bu enine kesit çizimlerinde, her vücut bölümüne ait korteks alanı, çizimlerdeki görece boyutlarına göredir.

Şekil 49.17'de görüleceği gibi, her vücut alanı için ayrılmış kortikal yüzey alanı, o alanın boyutlanyla orantılı değildir. Bunun yerine, yüzey alanı nöronlar ile kontrol için gerekli (motor korteks için) oran ya da o bölgeye (somatosensör korteks için) ulaşan aksonların sayısıyla bağlantılıdır. Böylece, motor korteksin yüz için ayrılmış yüzey alanı, gövde için ayrılmış olandan daha fazla olup, bu da yüz kaslarının iletişimdeki önemli rolünü yansıtmaktadır.

Frontal Lob İşlevi



1848 yılında, korkunç bir iş kazası, prefrontal korteksin huy ve karar vermedeki rolünün ortaya çıkmasına yol açmıştır. Phineas Gage, demiryolu inşaatında çalışan bir ustabaşıyken, bir patlama, bir metrelik bir demir borunun kafasını delip geçmesine neden olmuştur. Çapı 3 cm den daha kalın olan boru, sol gözünün hemen altından kafatasına girmiş ve üstten dışarı çıkarak frontal lobun önemli bir kısmına hasar vermiştir. Hayret verecek şekilde Gage iyileşmiştir. Ancak, kişiliği önemli ölçüde değişikliğe uğramıştır. Duygusal olarak uzak, sabırsız ve davranışları kararsız bir kişi haline gelmiştir.

Gage'in beyin hasarı ile kişiliğindeki değişim arasındaki ilişki tartışılırsa da, frontal lobda gelişen bazı tümörler, Gage'inkilere benzer belirtiler göstermektedir. Zeka ve bellekte bir sorun gözlenmemekte, ancak karar verme yetisinde aksaklıklar, duygusal tepkilerin ise yok olduğu görülmektedir. 20. Yüzyılda, prefrontal korteksle limbik sistem arasındaki bağlantıyı cerrahi yoldan kesmek olan frontal lobotomi sonucunda da aynı sorunlar ortaya çıkmıştır. Birlikte, bu gözlemler frontal lobların sıklıkla "yetkili işlevler" olarak tanımlanan görevler üzerinde önemli etkisinin bulunduğu hakkında kanıtlar sunmaktadır.

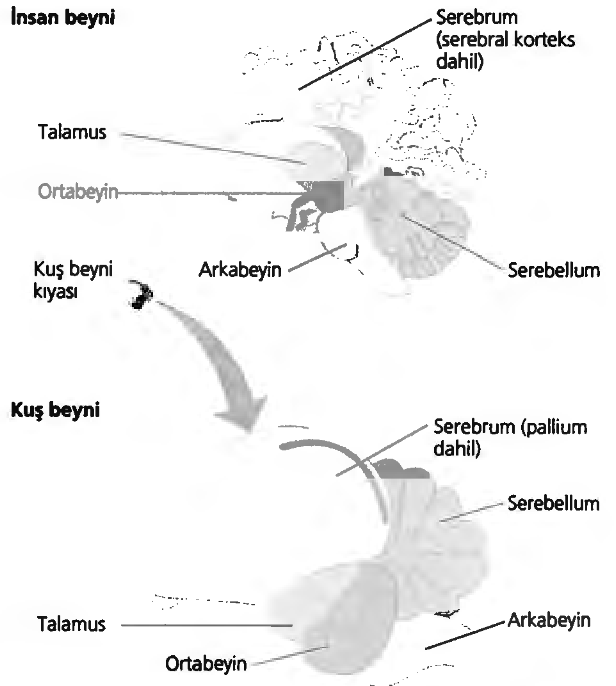
Frontal lobotomi bir zamanlar şiddetli davranış bozukluklarının tedavisinde sıklıkla kullanılan bir yöntemdi, ancak daha sonra tıpta kullanımından vazgeçildi. Davranışsal bozukluklar artık daha ilerde tartışılacağı gibi ilaçlarla tedavi edilmektedir.

Omurgalılarda Bilişselliğin Evrimi

EVRİM İnsanlarda, serebral korteks toplam beyin hacminin yaklaşık % 80'nini oluşturur ve yüksek oranda kıvrımlar içerir (bakınız Şekil 49.9). Bu kıvrımlar, serebral korteksin daha fazla yüzey alanına sahip olmasını karşın kafatasının içine sığmasına sağlar: 5 mm den daha ince olup yüzey alanı yaklaşık 1.000 cm^2 dir. İnsan serebral korteksinin en dış tabakası *neokorteks* olup, beyin yüzeyine paralel dizilmiş altı tane nöron tabakasından oluşur.

Çok kıvrımlı bir neokorteksin ileri düzeyde bir idrak yeteneği ve sağduyunun katılımıyla, bilgiyi oluşturan *bilişsellik* işlevi gördüğü uzun zamandan bu yana tahmin edilmekteydi. Primatlar ve Cetacea üyeleri (balinalar, yunuslar ve foklar) yüksek oranda kıvrımlı neokortekse sahiptirler. Ancak, kuşlar bu yapıdan yoksun oldukları için, çok daha düşük entelektüel kapasiteye sahip oldukları düşünülmekteydi. Yakın zamanlardaki deneyler, bu görüşü çürütmüştür. Batı çalı alakargaları (*Aphelocoma californica*), belirli besin maddelerini depolayıp sakladıklarında, sakladıktan sonra geçen süreyi hatırlayabilmektedir. Yeni Kaledonya kargaları (*Corvus moneduloides*), sadece insanlar ve bazı maymunlarda var olduğu kesin belirlenmiş alet yapma ve kullanma becerileri iyi gelişmiş hayvanlardır. Afrika gri papağanları (*Psittacus erithacus*), rakamsal ve soyut kavramları anlamakta, "aynı" ile "farklı" arasındaki farkı bilmekte ve "hiçbiri" anlamını ayırt edebilmektedir.

Kuşlarda karmaşık bilgileri işleme sürecinin anatomik temelinin, beynin üst ya da dış bölümü olan *palliyum*daki çekirdeklerin gruplaşmasından oluştuğu düşünülmektedir (**Şekil 49.18**). Bu yerleşim, altı tabakalı yassı hücrelerden oluşan insan palliyumundan -serebral korteks- farklıdır. Böylece, her biri karmaşık ve esnek beyin işlevlerini destekleyen iki tip palliyum olduğu görülmektedir.



▲ **Şekil 49.18 Daha ileri algılama açısından kuş ve insan beyin bölgelerinin kıyaslanması.** Yapısal olarak farklı olmasına karşın, insan beyni (üstteki enine kesit), bir ötücü kuşun beynindeki palliyum (alttaki enine kesit) ile ileri algılama etkinlikleri açısından benzer rollere sahip olup, diğer beyin alanlarıyla da aynı denebilecek bağlantılar taşınmaktadır.

Kuş palliyumu ile insan palliyumu arasındaki farklılıklar evrim süreci boyunca nasıl ortaya çıkmıştır? Hali hazırda üzerinde uzlaşılan görüş, kuşların ve memelilerin ortak atalarındaki palliyum nöronları, günümüzdeki kuşlarda olduğu gibi, çekirdekler şeklinde organize olmuştur. Memeli evriminin başlarında, nöronların bu çekirdek (kümelenmiş) organizasyonu, bir tabakalı yapıya dönüşmüştür. Bu dönüşüm sırasında bağlantılar korunmuş ve örneğin hem kuşlarda hem de memelilerde talamus, görme, işitme ve dokunma ile ilgili duyusal bilgileri palliyuma aktarmaktadır.

Karmaşık bilgileri işleme, beynin sadece genel organizasyonuna değil, öğrenme ve bellek çözümlemesini sağlayan çok küçük boyuttaki değişimlere de bağlıdır. İleriki bölümde, bu değişimlere değineceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 49.3

1. Belirli bir beyin bölgesi hasarlı bireyler üzerinde çalışırken, o bölgenin normal işlevi nasıl anlaşılır?
2. Konuşmanın oluşturulması ya da algılanmasında önemli olan Broca ve Wernicke alanlarıdır. Bu alanların her birinin işlevi, çevrelerindeki serebral korteks bölümünün etkinliği ile nasıl bağıntılıdır?
3. EĞER ÖYLE İSE? Eğer corpus callosumu kesilmiş bir kadına, tanıdığı birinin fotoğrafı önce sol görüş alanı, daha sonra sağ alanına yerleştirilerek gösterilse, her iki alanda da yüzü tanımakta neden zorlanacaktır?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 49.4

Sinaptik bağlantılardaki değişiklikler hafıza ve öğrenmenin temelini oluşturur

Embriyonik gelişim sırasında, gen ifadesinin düzenlenmesi ve uyarı aktarımı sinir sisteminin genel yapısını oluşturur (bakınız Bölüm 47). Daha sonra, sinir sisteminin geriye kalan gelişimini ve yeniden şekillenmesini iki süreç devralır. Birincisi, nöronlar arasındaki yaşamı sürdürme rekabetidir. Nöronlar, nöron büyümesini yöneten dokularca kısıtlı miktarda üretilen büyümeyi destekleyici etkenler için rekabete girerler. Doğru yerleşime sahip olmayan hücreler, bu faktörleri alamaz ve programlanmış hücre ölümüne uğrarlar. Rekabet o denli güçlüdür ki, embriyoda oluşmuş nöronların yarısı yok edilir. Sonuç, sinir sistemi içinde uygun şekilde yerleşmiş olan nöronların, öncelikli olarak yaşamlarını sürdürmesi olacaktır.

Sinaps eliminasyonu, sinir sistemini oluşturan ikinci ana süreçtir. Gelişmekte olan bir nöron, normal işlevi için gerekenden daha çok sayıda sinapslar oluşturur. Daha sonra o nöronun aktivitesi, bazı sinapsları kalıcı, bazılarını geçici hale getirir. Embriyonik gelişimin sonunda, nöronların bazıları başlangıçtaki sinapslarının yarısından fazlasını yitirir; geride ise erişkinlikte varlığını sürdüren bağlantılar bırakırlar.

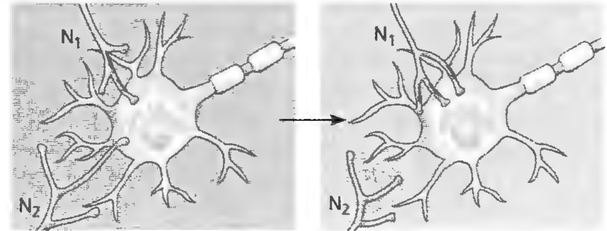
Nöron ölümü ve sinaps giderimi, birlikte, yaşam boyu gerekeli olan sinir sistemindeki temel hücre ağını ve bağlantılarını kurar.

Nöral Esneklik

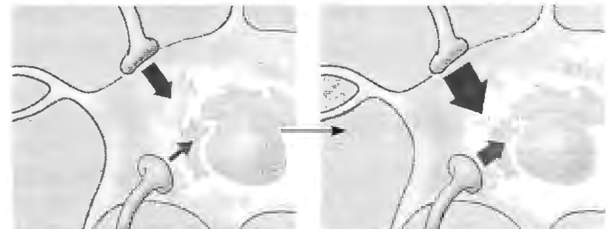
Merkezi sinir sisteminin genel organizasyonu embriyonik gelişim sırasında oluşsa da, doğumdan sonra değişebilir. Sinir sisteminin özellikle kendi aktivitesine tepki olarak yeniden şekillendirilebilme kapasitesine, **nöral esneklik** denir.

Sinir sisteminin yeniden şekillendirilmesi, çoğunlukla sinapslarda olur. Bir sinapsın aktivitesi diğer sinapslarla örtüştüğünde, o sinaptik bağlantıyı güçlendirecek değişimler gerçekleşebilir. Tersine, bir sinapsın aktivitesi diğerleriyle çelişirse, sinaptik bağlantı bazen zayıflamaktadır. Bu yolla, bilgiyi faydalı yollarla birbirine bağlayan devrelerdeki sinapslar korunmakta, önemli içeriği olmayan bilgi parçacıklarını ileten sinapslar ise yitirilmektedir.

Bu süreçlerin, sinapsların eklenmesi ya da yitirilmesi ile sonuçlanmaları **Şekil 49.19a**'da gösterilmiştir. Sinir siste-



(a) Nöronlar arasındaki bağlantılar aktiviteye bağlı olarak güçlenebilir ya da zayıflayabilir. Post sinaptik nöronla presinaptik nöron N_1 arasındaki yüksek düzeydeki aktivite, bu nöronda ek akson uçları oluşmasına yol açmaktadır. Presinaptik N_2 nöronundaki sinapsta düşük aktivite ise, bu nöronla işlevsel bağlantıların azalmasını sağlamaktadır.



(b) Eğer aynı postsinaptik hücredeki iki sinaps sıklıkla eşzamanlı olarak etkinse, postsinaptik tepkinin gücü her iki sinapsta da artar.

▲ **Şekil 49.19 Nöral esneklik.** Sinaptik bağlantılar, sinapstaki aktivite düzeyine bağlı olarak zaman içinde değişime uğrayabilir.

mindeki uyarıları bir otoyoldaki trafik akışına benzetirseniz; bu değişimler, otoyoldan çıkan ya da katılan yan yollar gibi düşünülebilir. Sonuç etki, belirli nöron çiftleri arasındaki haberleşmeyi artırmak ve diğerlerinde azaltmak olacaktır. **Şekil 49.19b**'de gösterildiği gibi, değişiklikler, bir sinapstaki haberleşmeyi güçlendirebilir ya da zayıflatabilir. Trafik benzetmesinde, bunun giriş ve çıkış yollarının daralması ya da genişlemesi olarak düşünülebilir.

Araştırmalara göre, çocukluk döneminde ortaya çıkan gelişimsel bir bozukluk olan *otizm*, sinapslardaki etkinliğe bağlı yenilenmedeki bir kusurdan kaynaklanmaktadır. Otistik çocuklar, sosyal ilişkilerde ve iletişimde yetersizlikler göstermekte, sürekli aynı hareketleri yapma davranışları sergilemektedirler.

Otizmin altında yatan nedenler bilinmemekle birlikte, bu ve benzeri kusurlarda, genetik katkının etkisi güçlüdür. Aşılardaki koruyucu maddelerin risk oluşturduğu bir zamanlar önerildiyse de, yoğun araştırmalar bu olasılığı saf dışı bırakmıştır. Sinaptik esneklikte otizmle bağlantılı bozukluklar daha ileri araştırmalarla ortaya çıkarılacak olursa, bu hastalık daha iyi anlaşılacaktır.

Sinir sisteminin yeniden şekillendirilmesi ve saflaştırılması, birçok düzeyde yapılabilir. Örneğin, doğumdan hemen sonra, memeli beyninin görme korteksi, görme uyarısı başladıktan sonra optik sinirdeki bilgi iletimiyle yeniden organizasyona geçmektedir. Deneylerin gösterdiğine göre, bu yeniden şekillenme, normal görme yetisinin gelişmesinde gerekli olan bir aşamadır.

İşlevsel beyin devrelerinin yeniden yapılandırılması da, önemli oranda iyileşebilen sinir sistemi hastalıkları ve hasarları sonucunda oluşabilmektedir. Bir örnek, hayalet uzuv sendromu olarak tanımlanan bir olgu için uygulanan tedavidir. Burada birey, kesilmiş kol ya da bacağının bulunduğu yerde acı ya da rahatsızlık duyusunu almaktadır. Bireye sağlam uzvu kutudaki bir aynaya yansıtılarak gösterildiğinde, beynin nöral bağlantıları yeniden yapılanarak yitik uzuvdan kaynaklanan bu rahatsızlık giderilmektedir.

Hafıza ve Öğrenme

Nöral esnekliğe bir diğer örnek de anıların oluşumudur. Bilincinde olmasak da, biraz önce olmuş olanlarla, halen olmakta olanları sürekli olarak kıyaslamaktayız. Bilgileri belirli bir süre **kısa-süreli hafıza** bölgesinde tutmakta, önemsizse atmaktayız. Bir ismi, telefon numarasını ya da diğer bir bilgiyi korumak istiyorsak, **uzun-süreli hafıza** mekanizmaları devreye girmektedir. Daha sonra ismi ya da numarayı anımsamak istediğimizde, uzun-süreli hafızadan çıkarıp, kısa-süreliye aktarmaktayız.

Araştırıcılar, uzunca bir süre, kısa ve uzun-süreli hafızanın beyindeki yerlerini merak etmişlerdir. Şimdi, her iki tip hafızanın da serebral kortekste depolandıkları bilinmektedir. Kısa-süreli hafızada, bu bilgilere hipokampusta oluşan geçici bağlantılarla ulaşılmaktadır. Anılar uzun süreli oluşturulduğunda, hipokampustaki bağlantılar serebral korteksin içinde daha kalıcı olanlarla değiştirilmektedir. Hafızanın böyle sağlamlaştırılmasının uyku sırasında yapıldığı düşünülmektedir. Dahası, hafızanın daha kalıcı hale getirilmesinde hipokampusun yeniden etkinleştirilmesinin, en azından bazı düşlerimizin temelini oluşturduğu görüşü söz konusudur.

Hafıza ile ilgili geçerli son görüşlere göre, hipokampus yeni kazanılacak uzun-süreli hafıza için elzem, ancak korunması için değildir. Bu kuram, hipokampusu hasar görmüş olan bazı bireylerde izlenen olgularla desteklenmektedir: Bu kişiler, uzun-süreli yeni anılar oluşturamamakta, fakat hasarın oluşmasından önceki anıları anımsayabilmektedirler. Normal hipokampus işlevlerinin eksikliği, onları geçmişte tutmaktadır.

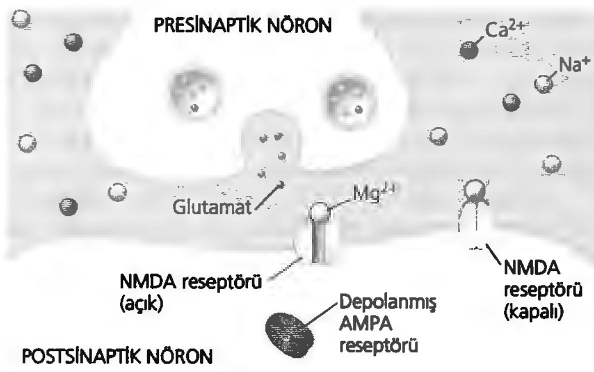
Uzun-süreli ve kısa-süreli hafızanın farklı olarak organize edilmesinin evrimsel açıdan önemi ne olabilir? Geçerli olan düşünce, serebral kortekste bağlantı kurulurken oluşan gecikmeler, uzun-süreli hafızanın mevcut bilgiler ve deneyimlerle giderek bütünleşmesine yol açarak, daha anlamlı oluşumlara zemin hazırlamaktadır. Bu görüşle bağlantılı olarak, bilginin kısa-süreli hafızadan uzun-süreliye aktarımı, yeni edinilen bilgilerin daha öncekilerle birleştirilerek uzun-süreli hafıza olarak saklanmasını güçlendirmektedir. Örneğin, yeni bir kağıt oyununu, eğer "kart oynama" konusunda bilgi sahibiyseniz daha çabuk öğrenirsiniz.

Yürüme, ayakkabı bağlama ya da yazma gibi motor yetenekler, genelde tekrarla öğrenilir. Bu yeteneklerinizi, bu işlevleri doğru olarak yerine getirmek için her aşamasını anımsayarak yapmazsınız. Bisiklete binmek gibi bir işlevi öğrenmek, beynin büyüme ve gelişmesi için gerekli mekanizmalara çok benzeyen hücresel işlevler gerektirir. Böyle durumlarda, nöronlar aslında yeni bağlantılar kurmaktadırlar -ki bunlar çok hızlı olup, ilgili olguyla sadece bir kez karşılaşmak yeterlidir- ve bunlar çoğunlukla mevcut nöral bağlantıların gücündeki değişikliklere bağlıdır. Bundan sonra, güçteki bu tip değişimlerin oluşumundaki bir yolu inceleyeceğiz.

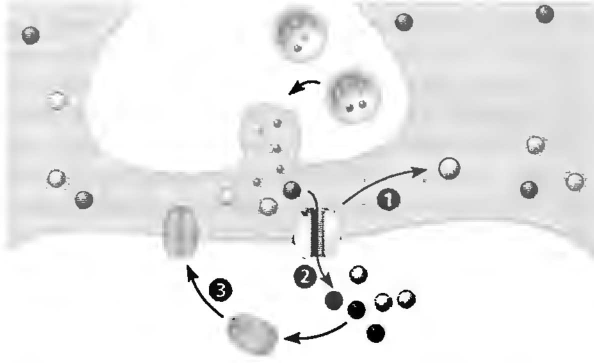
Uzun-süreli Potansiyelizasyon

Hafızanın fizyolojik temelini araştıran bilim insanları, dikkatlerini haberleşme akışını daha az ya da daha çok etkili kılan sinaptik bağlantılardaki değişimlere yoğunlaştırmışlardır. Burada, sinaptik iletimin gücünü uzun süreli artıran, **uzun-süreli potansiyelizasyon (LTP)**üzerinde yoğunlaşacağız.

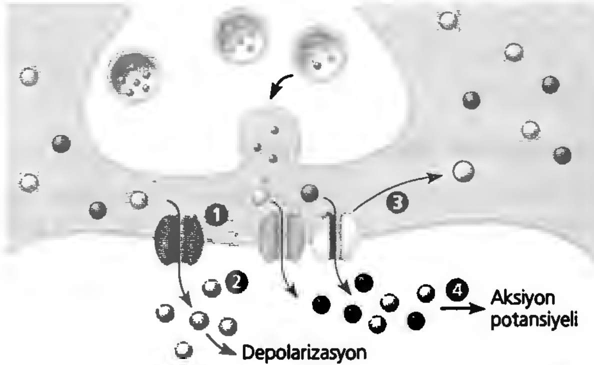
İlk başta hipokampus dokusundan alınan ince kesitlerde gözlenen LTP, bir uyarıcı nörotransmitter olan glutamat salgılayan bir presinaptik nöronla ilgilidir. Uzun-süreli potansiyelizasyonun oluşması için, bu presinaptik nöronda bir dizi yüksek frekanslı aksiyon potansiyellerinin yer alması gereklidir. Buna ek olarak, bu aksiyon potansiyellerinin sinaptik uca, postsinaptik hücrenin başka bir sinapstan depolarize edici bir uyarıyla aynı zamanda ulaşması gerekmektedir.



(a) Uzun-süreli potansiyasyondan (LTP) önceki sinaps. NMDA glutamat reseptörleri, glutamata tepki olarak açılır fakat Mg^{2+} tarafından tıkanırlar.



(b) LTPnin oluşturulması. Yakındaki sinapslardaki (gösterilmemiş) aktivite, postsinaptik zarı depolarize ederek, ❶ NMDA reseptörlerinden Mg^{2+} salınmasını sağlar. Tıkanmamış reseptörler, glutamata tepki olarak ❷ Na^+ ve Ca^{2+} un girişine izin verirler. Ca^{2+} girişi, depolanmış AMPA glutamat reseptörlerinin ❸ postsinaptik zara girişini tetikler.



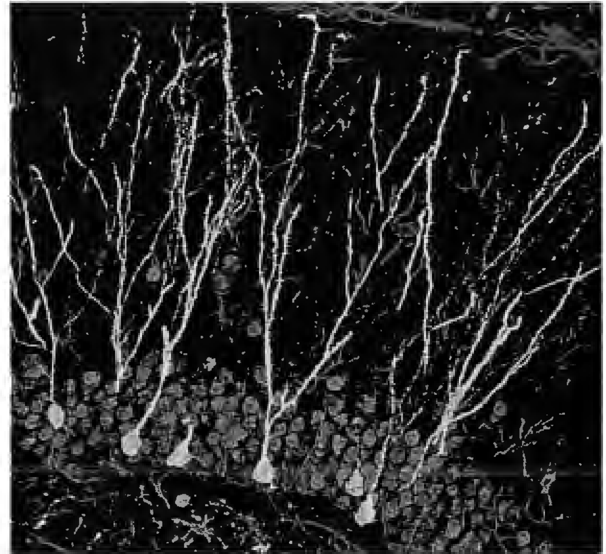
(c) LTP sergileyen sinaps. Glutamat salınmasının etkinleştirdiği ❶ AMPA reseptörleri depolarizasyonu ❷ tetikler. Depolarizasyon, NMDA reseptörlerini ❸ açar. Birlikte, AMPA ve NMDA reseptörleri, postsinaptik potansiyelleri, diğer sinapslardan katkı olmadan aksiyon potansiyelleri ❹ başlatacak güçte tetikler. Ek mekanizmalar (gösterilmemiş), protein kinazlarca reseptör değişimi de dahil olmak üzere, LTPye katkıda bulunurlar.

▲ **Şekil 49.20 Beyindeki uzun süreli potansiyasyon.**

LTP, her biri bir moleküle göre adlandırılmış -NMDA ya da AMPA- iki tip glutamat reseptörü içermekte olup, bunlar belirli reseptörü yapay olarak etkinleştirirler. **Şekil 49.20**'de gösterildiği gibi, postsinaptik zardaki reseptör takımı, etkin bir sinaps ve depolarize edici bir uyarıya tepki olarak değişime uğrar. Sonuç LTP olup, sinapstaki postsinaptik potansiyellerin büyüklüğündeki sürekli bir artıştır. Uzun-süreli potansiyelizasyon, parçalara ayrılmış dokuda, günler hatta haftalarca sürebildiğinden, anıların depolandığı ve öğrenmenin gerçekleştiği temel süreçleri temsil ettiği düşünülmektedir.

Beyindeki Kök Hücreler

Kaliforniya'daki Salk Enstitüsü'nden Fred Gage ve İsveç'teki Sahlgrenska Üniversite Hastanesi'nden Peter Ericksson, 1998 yılında, erişkin insan beyninde nöral kök hücrelerin varlığını keşfettiler. Bölüm 20 ve 46'dan anımsanacağı gibi, kök hücreler sonsuz bölünme yetenekleri olan hücrelerdir. Bazıları, farklılaşmamış olarak varlıklarını sürdürmelerine karşılık, diğerleri özelleşmiş hücrelere farklılaşırlar. Farelerle yapılan çalışmalar, beyindeki kök hücrelerin olgunlaşıp nöronları oluşturduğunu ve hipokampusta belirli yerlere göç ederek erişkin sinir sistemi devresine katıldıklarını ortaya koymuştur (**Şekil 49.21**). Diğer çalışmalardan elde edilen kanıtlara göre, bu tip nöronlar öğrenme ve hafızada çok önemli rol oynamaktadırlar. Bu yolla, erişkin nöral kök hücreleri, deneyime tepki olarak beyindeki devrelerin yeniden şekillendirilmesine katkıda bulunmaktadırlar.



▲ **Şekil 49.21 Erişkin bir farenin hipokampusunda yeni oluşmuş nöronlar.** Bu ışık mikroskobu görüntüsünde, erişkin kök hücrelerden gelişmiş yeni nöronlar, yeşil flüoresan proteinle (GFP) işaretlenmiş ve tüm nöronlar da DNA'ya bağlanan kırmızı bir boya ile gösterilmiştir.

Şimdilerde araştırıcılar, nöral kök hücrelerin, normal işlevini göremeyen beyin hücreleriyle değiştirilmesi gibi zor bir uygulamayla başa çıkmaya uğraşmaktadırlar. Çevresel sinir sisteminden farklı olarak memeli merkezi sinir sitemi, hasar gördüğü ya da hastalandığında kendisini tümüyle tamir edememektedir. Beyinde yaşamını sürdüren nöronlar, inme geçirmiş hastaların bazen hayret verici iyileşmelerine neden olacak şekilde hasar görmüş hücrelerin yerine geçebilmektedir. Ancak, genel olarak beyin ve omurilik hasarları, inmeler ve Alzheimer, Parkinson gibi CNS nöronlarını tahrip eden hastalıkların etkileri çok fazla olup geriye döndürülemezdir.

Beyin için kök hücre tedavisi henüz çok uzakta görünmesine karşın, farklılaşmış erişkin hücrelerini kök hücrelere dönüştüren (bakınız Bölüm 20) sadece dört belirgin genin yakın zamanlardaki keşfi, bu alanda önemli bir adımdır.

KAVRAM KONTROLÜ 49.4

1. Erişkinlerde iki nöron arasındaki bilgi akışında artış sağlayan iki mekanizma hakkında özet bilgi veriniz.
2. Bölgesel beyin hasarı olan bireyler, birçok beyin işlevi ile ilgili çalışmalarda çok yararlı olmuşlardır. Bu, bilinç için neden geçerli değildir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Hipokampusunda hasar olan bir kişinin uzun-süreli hafızasını kullanamadığını varsayınız. Kısa-süreli hafızada iş görememesi nedendir?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 49.5

Birçok sinir sistemi bozukluğu moleküler anlamda açıklanabilir

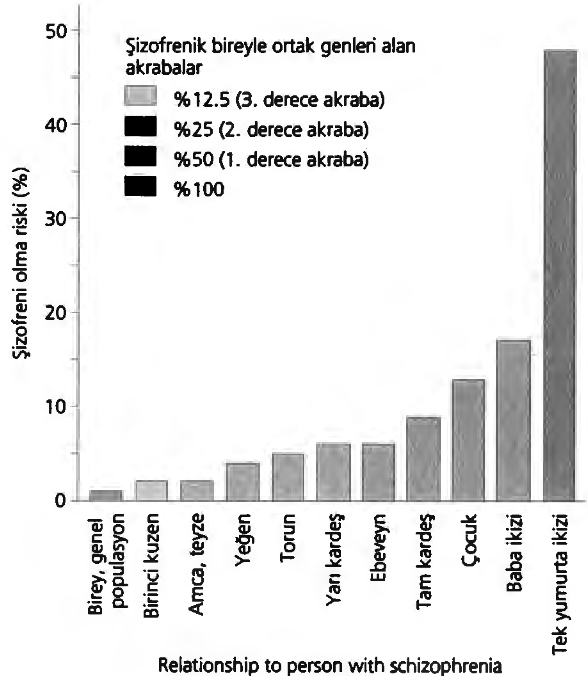
Şizofreni, depresyon, ilaç bağımlılığı, Alzheimer hastalığı ve Parkinson hastalığı gibi sinir sistemi bozuklukları önemli sağlık sorunlarındandır. A.B.D.'de, hepsi birlikte, kalp ya da kanser hastalıklarından daha çok hastane tedavisi gerektirmektedir. Yakın zamana değin hastanede tedavi, tek uygulanabilir yöntem olup hastaların çoğu yaşamlarının sonuna değin hastanede kalmak zorundaydılar. Oysa şimdi, davranışsal ya da ruhsal hastalıklar ilaçlarla tedavi edilmekte ve hastanede kalış süresini sadece birkaç haftaya indirmektedir. Aynı zamanda, toplumsal tepkilerde, sinir sistemi rahatsızlıklarının çoğunlukla beyindeki kimyasal ya da anatomik değişimlerden kaynaklandığının bilinciyle daha azalmıştır. Ancak, özellikle Alzheimer ve diğer sinir sistemi bozulmalarına yol açan hastalıklar için bazı zorluklar hala sürmektedir.

Sinir sistemindeki bozukluklara yol açan ya da katkıda bulunan genlerin tanımlanması üzerinde çok sayıda araştırma bulunmaktadır. Bu tip genleri tanımlamak, nedenlerin bulunması, sonuçların tahmin edilmesi ve etkili tedavi yöntemlerinin geliştirilmesi konularında umut vermektedir. Ancak, birçok sinir sistemi bozukluklarında, bireylerin etkilenmesine genlerin katkısı belirli bir orandadır. Hastalıkların oluşumunda diğer etkenler, çevreseldir. Maalesef, çevresel etkenlerin tanımlanmaları da oldukça güçtür.

Genetik ve çevresel değişkenlerin farklılıklarını saptamak için, araştırıcılar sıklıkla ailesel çalışmalar yapmaktadırlar. Bu tip çalışmalarda, bilim insanları aile bireylerinin genetik olarak akrabalıklarını, hangi bireylerin etkilendiğini ve hangilerinin aynı ev ortamında yetiştiğini araştırmaktadırlar. Bu tip araştırmalar, etkilenen bireyin bir ikiz kardeşi varsa ya da genetik olarak bağlantısı olmayan evlat edinilmiş bir kardeş söz konusuysa önem kazanmaktadır. Aile araştırmalarının sonucu, şizofreni gibi bazı sinir sistemi bozukluklarında genetik etkinin çok yüksek olduğunu göstermektedir (**Şekil 49.22**).

Şizofreni

Dünya nüfusunun yaklaşık %1'i, bireylerin gerçeği zaman zaman çarpık olarak algıladıkları ağır bir psikolojik rahatsızlık olan **şizofreni** hastasıdır. Şizofren kişiler, tipik olarak sanrılar (sadece kendilerinin duydukları "sesler" gibi) ve kuruntular (örneğin, başkalarının kendisine zarar vermek istediği gibi) içindedirler. Çoğunluğun inandığının aksine,



▲ **Şekil 49.22 Şizofrenlye genetik katkı.** Şizofrenisi olan bir bireyin birinci kuzenleri, amcaları ve teyzeleri, akrabalık ilişkisi olmayan bireylerden iki kat daha fazla hastalık riski taşımaktadırlar. Daha yakın akrabaların riski çok daha fazladır.

şizofreni mutlaka çoklu kişilikle sonuçlanır diye bir şey yoktur. *Şizofreni* (Yunanca *schizo*, parçalanma, ve *phren*, zihin) kelimesi, normalde bütün halinde olması gereken beyin işlevlerinin parçalanması anlamını taşımaktadır.

İki grup açıklamaya göre şizofreni, nörotransmitter olarak dopamin kullanan sinir yollarını etkilemektedir. İlk olarak, dopamin salınımını uyaran amfetamin ("hız") ilacı, şizofreniyle aynı belirtileri oluşturabilmektedir. İkinci olarak, şizofreni belirtilerini hafifleten birçok ilaç, dopamin reseptörlerini tıkamaktadır. Şizofreni, aynı zamanda glutamat haberleşmesini de değiştirmektedir, zira sokaklarda satılan "melek tozu" ya da PCP, glutamat reseptörlerini tıkamakta ve güçlü şizofreni benzeri belirtilere neden olmaktadır.

Neyse ki, ilaçlar şizofreninin ana belirtilerini yatıştırabilmektedir. Daha önce kullanılan ilaçların önemli yan etkileri olmuşken, yeni geliştirilenler aynı oranda etkili ve çok daha güvenlidir. Şizofreniye zemin hazırlayan genetik mutasyonları tanımlamaya yönelik olarak sürdürülmekte olan araştırmalar, hastalığın nedenleri hakkında daha ayrıntılı ipuçları sağlayacak ve etkili tedavi yöntemlerine ışık tutacaktır.

Depresyon

Depresyon, isteksiz bir ruh hali ile karakterize olan, aynı zamanda da uyku, iştah ve enerji azlığı gibi belirtiler gösteren bir bozukluktur. Depresyon hastalığının iki temel tipi vardır: ana depresif bozukluk ve bipolar bozukluk. **Ana depresif bozukluğa** sahip bireyler, uzun süren dönemler -çoğunlukla aylar- boyunca, bir zamanlar çok keyif vermiş olan aktivitelerden hiç zevk almamakta ve ilgi duymamaktadırlar. Ana depresyon, en sık rastlanan sinir sistemi bozukluklarından biri olup, her yedi erişkinden birini bir şekilde etkilemekte ve kadınlarda erkeklerin iki katı düzeyinde görülmektedir.

Bipolar bozukluk, ya da manik-depresif bozukluk, ruh halinin çok iyiden çok kötüye değişimler gösterdiği ve dünyada %1 oranında gözlenen bir rahatsızlıktır. Manik aşamada, kendine aşırı güven, enerji artışı, birçok fikre sahip olmak, çok konuşmak ve riske girme davranışları gözlenir. Daha sakin tiplerinde bu aşama, büyük yaratıcılık özellikleri ile karakterize olup, tanınmış sanatçıların, müzisyenlerin ve edebiyatçıların (Vincent Van Gogh, Robert Schumann, Virginia Woolf ve Ernest Hemingway gibileri) önemli eserler yaratmalarını sağlamıştır. Depresif aşama, keyif almanın azaldığı, isteksizlik, uykusuzluk ve kendini değersiz görme dönemiyle karakterizedir. Bu belirtiler o denli güçlü olabilir ki, etkilenen kişiler intihar edebilir.

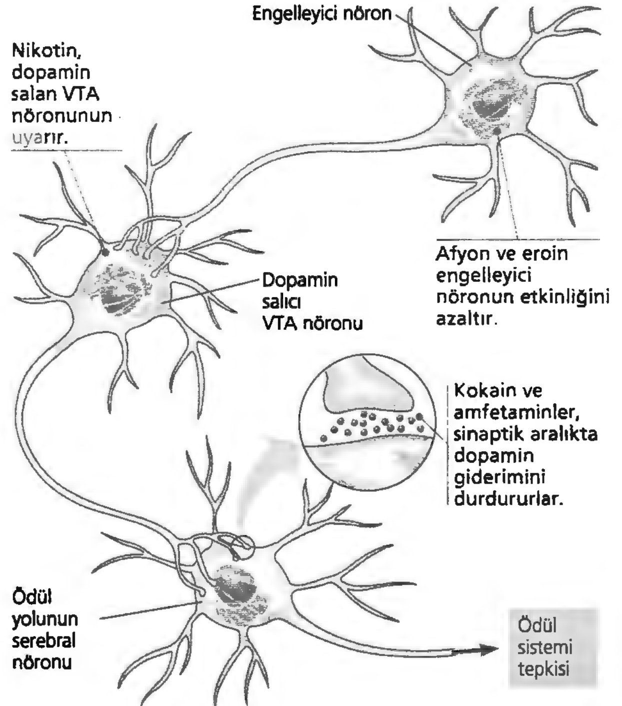
Ana depresif ve bipolar bozukluklar, mevcut tedavilerin en etkili olduğu sinir sistemi rahatsızlıklarındandırlar. Depresif hastalığın tedavisinde kullanılan fluoxetine (Prozac) gibi ilaçlar, beyindeki biyojenik aminlerin etkinliğini artırmaktadır.

İlaç Bağımlılığı ve Beynin Ödül Sistemi

İlaç bağımlılığı, dürtülü bir şekilde ilaç kullanımının ve miktarın sınırlandırılamadığının gözlendiği bir bozukluktur. Bağımlılık yapan ilaçlar, kokain ve amfetamin gibi uyarıcılar ve eroin gibi sakinleştiricilerdir. Ancak tüm bu ilaçlar, hatta alkol ve nikotin, aynı nedenle bağımlılık oluştururlar: Hepsi beynin ödül sistemini, yani normalde keyifli anlarda, öğrenme dürtüsü ile dolu dönemlerde çalışan sinir devrelerinin etkinliğini artırırlar.

İlaç bağımlılığının olmadığı zamanlarda, beynin ödül sistemi etkinlikler için isteği artırmakta, yaşama bağlılık ve üremeyi uyarmakta ve açlıkta yeme, susayınca su içme ve istekliyken cinsel etkinliğe girme gibi tepkileri oluşturmaktadır. Bağımlı bireylerde "istemek", daha çok ilaç kullanımını körüklemektedir.

Şekil 49.23'de gösterildiği gibi, ödül sistemine veri girişi, beynin alt kısmına yakın bir yerde bulunan *ventral tegmental alan (VTA)* olarak adlandırılmış bölgedeki nöronlarca yapılır. Bu nöronlar etkinleştiğinde, *nükleus akumbens* gibi



▲ **Şekil 49.23 Bağımlılık oluşturan ilaçların memeli beynindeki ödül sistemine etkileri.** Bağımlılık yapan ilaçlar, ventral tegmental alandaki (VTA) nöronlar tarafından oluşturulan uyarı yollarındaki iletimi değiştirmektedir.

BAĞLANTI KUR *Kavram 48.3 de (s. 1050-1051) öğrendiklerinizi temel alarak, eğer VTAdaki nöronları depolarize ederseniz hangi etkiyi beklerdiniz? Açıklayınız.*

serebrumun özgül yerlerindeki sinaptik uçlarından dopamin salgılarlar (bakınız Şekil 49.14).

Bağımlılık oluşturan ilaçlar ödül sistemini birkaç şekilde etkilerler. Başta, her ilacın dopamin yolunu doğrudan ve hızla etkilemesi söz konusudur (bakınız Şekil 49.23). Bağımlılık geliştikçe, ödül devresinde uzun süren değişimler yer alır. Sonuçta, ilacın artık hiçbir keyif verici etkisinin olmadığı salt kullanım isteği kalır.

Beynin ödül sisteminin nasıl çalıştığı ve hangi ilaçların etkili olduğu üzerindeki bilgilerimize laboratuvar hayvanlarının özellikle yararı olmuştur. Örneğin, sıçanların kafeslerine yerleştirilmiş özel düzeneklerle kendilerine kokain, eroin, hatta amfetamin alabilmektedirler. Bunun yanı sıra, bu ilaçlara o denli bağımlı olmaktadırlar ki, açlıktan ölme aşamasına gelmelerine karşın, besini değil, ilacı tercih etmektedirler.

Araştırıcılar, beynin ödül sistemini ve bağımlılığın farklı tiplerini öğrendikçe, bunların tedavisi ve önlenmesi konusundaki bilgiler daha etkili hale gelecektir.

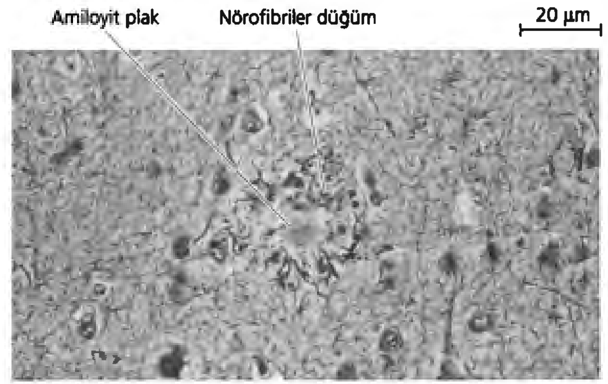
Alzheimer Hastalığı

Alzheimer hastalığı, olayları karıştırma ve hafıza kaybıyla karakterize olan bir çeşit bunama ya da zihinsel bozukluktur. Görülme sıklığı yaşla bağlantılı olup, 65 yaşında yaklaşık %10'dan, 85 yaşında ise yaklaşık %35'den başlamaktadır. Hastalık, ilerleme gösteren özelliğe sahiptir ve hastaların başkaları tarafından giydirilmesi, yıkanması ve beslenmesini gerektiren duruma ulaşabilir. Ayrıca, Alzheimer hastaları yakın aile fertlerini bile tanıyamamakta, onları şüphe ve düşmanlıkla karşılayabilmektedirler.

Bu hastalıkta, beyinde hipokampus ve serebral korteksteKilerde dahil olmak üzere, birçok bölgedeki nöronlar ölmektedir. Sonuçta, beyin dokusunda önemli ölçüde küçülme gözlenmektedir. Ölümden sonra kalan dokunun incelenmesinde, amiloyit plaklar ve nörofibriler düğümler olmak üzere iki karakteristik özellik saptanmaktadır (**Şekil 49.24**).

Plaklar, nöronlarda bulunan bir zar proteininin hücre dışı kısmından ayrılmış çözünmez bir peptid olan β-amiloyit birikimleridir. Sekretaz olarak adlandırılan zar enzimleri, bu ayrılmayı katalizleyerek, β-amiloyitlerin nöronlar dışında plaklar halinde birikmesine yol açar. Çevredeki nöronların ölmelerine bu plaklar neden olur.

Alzheimer hastalığında gözlenen nörofibriler düğümler, esas olarak tau proteininden oluşmuştur. (Bu protein, hamsterlerdeki sirkadiyen ritmi etkileyen tau mutasyonu ile ilgili değildir.) Tau proteini normalde, aksonlarda besin maddelerinin taşınmasında görev yapan mikrotübüllerin bir araya gelmelerinin ve süreklilikleriniń sağlanmasında yardımcıdır. Alzheimer hastalığında, tau proteininde yer alan değişiklikler sonucu, proteinler kendi üzerlerine katlanarak nörofibriler düğümleri oluştururlar. Tau değişimlerinin, daha çok



▲ **Şekil 49.24 Alzheimer hastalığının mikroskobik belirtileri.** Alzheimer hastalığının başlıca belirtisi, beyin dokusunda, β-amiloyit (LM) yapısındaki plakları çevreleyen nörofibriler düğümlerdir.

görece genç bireylerde görülen erken Alzheimer belirtilerini verdiği yönünde kanıtlar bulunmaktadır.

Halen Alzheimer hastalığının tedavisi bulunmamakta, ancak bu konudaki yoğun çalışmalar, bazı belirtilerin azaltılmasında etkili ilaçların geliştirilmesine yol açmıştır. Doktorlar da ayrıca, erken bunama belirtileri gösteren hastaların tanısında işlevsel beyin görüntüleme yöntemleri kullanmaya başlamışlardır.

Parkinson Hastalığı

Bir motor bozukluk olan **Parkinson hastalığının** belirtileri, kas titremeleri, denge bozukluğu, eğilmiş duruş ve ayakları sürükleyerek yürüyüştür. Yüz kasları ifadenin anlaşılmasını güçleştirecek ölçüde sabitleşmiştir. Alzheimer hastalığı gibi Parkinson da ilerleyici bir beyin hastalığı olup, yaş ilerledikçe daha sık rastlanır. Hastalığın rastlanma sıklığı, 65 yaşında %1, 85 yaşında %5 kadardır. A.B.D toplumunda, yaklaşık 1 milyon insanda mevcuttur.

Parkinson hastalığının belirtileri, orta beynin bazal çekirdeklerdeki sinapslarda normalde dopamin salgılayan nöronlarının ölümüyle ortaya çıkar. Alzheimer hastalığında olduğu gibi, protein tortuları birikir. Birçok Parkinson olgusunda, hastalığın tanımlanabilir bir nedeni yoktur; ancak, hastalığın daha çok görece genç bireylerde ortaya çıkan ender bir tipinin genetik temeli olduğu bilinmektedir. Mutasyonların moleküler incelenmesi, bu erken oluşan Parkinson hastalığının, belirli mitokondriyal işlevler için gerekli genlerdeki bozukluklara bağlı olduğunu ortaya koymuştur. Araştırıcılar, mitokondrilerdeki bozuklukların da daha sık rastlanan ve geç dönemde ortaya çıkan tipte rolü olup olmadığını incelemektedirler.

Günümüzde Parkinson hastalığının tedavisi yoktur. Belirtilerle başa çıkma açısından, beyin ameliyatları, beynin

derin uyarılması ve kan-beyin bariyerini geçebilen ve merkezi sinir sisteminde dopamine dönüştürülebilen bir molekül olan L-dopa gibi ilaçlar, denenen bazı yöntemlerdir. Potansiyel bir tedavi, dopamin salgılayan nöronların orta beyinde ya da bazal çekirdeklerde, merkezi sinir sistemine nakledilmesidir. Bu girişimin laboratuvar çalışmaları ümit vermektedir: Deneysel olarak sıçanlarda oluşturulan Parkinson hastalığını taklit eden belirtiler, dopamin salgılayan nöronların nakledilmesiyle kontrol altına alınmıştır. Bu yenileyici girişimin insanlarda da kullanılıp kullanılamayacağı, modern beyin araştırmalarındaki önemli birçok sorudan biridir.

KAVRAM KONTROLÜ 49.5

1. Alzheimer hastalığı ile Parkinson hastalığını karşılaştırınız.
2. Dopamin etkinliği, şizofreni, ilaç bağımlılığı ve Parkinson hastalığı ile nasıl bağlantılıdır?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Alzheimer hastalığını erken evresinde tanımlayabilseniz, beyindeki değişimleri bu hastalıktan ölmüş hastalardaki değişimlerden daha az oranda olmasını, görmeyi bekler misiniz? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

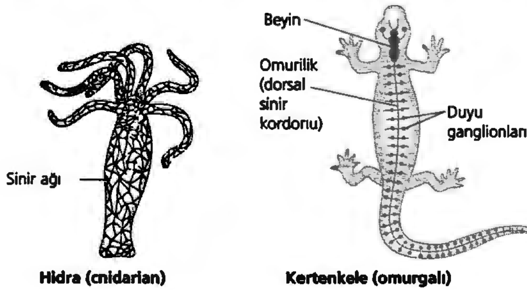
49 BÖLÜM TEKRARI

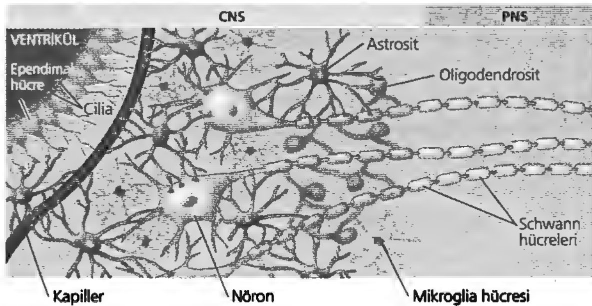
ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 49.1

Sinir sistemleri nöron devreleri ve destek hücrelerinden oluşur (ss. 1062-1067)

- Omurgasız sinir sistemleri, karmaşıklık açısından basit sinir ağlarından, yüksek oranda merkezileşmiş, gelişmiş beyinler ve sinir kordonları içeren sinir sistemlerine değin uzanır. Omurgalılarda, beyin ve omurilikten oluşan merkezi sinir sistemi (CNS), bilgiyi derlerken, çevresel sinir sisteminin (PNS) **sinirleri**, duyusal ve motor uyarıları CNS ile vücudun diğer bölümleri arasında taşır. Omurgalı sinir sistemindeki en basit devreler, duyusal bilgilerin beynin katkısı olmadan motor tepkiyle bağlantılandığı **refleks** tepkilerini kontrol eder. Omurgalı nöronları, **astrositler**, oligodendrositler, Schwann hücreleri ve ependim hücreleri gibi birkaç glia hücresi çeşidi tarafından desteklenir.



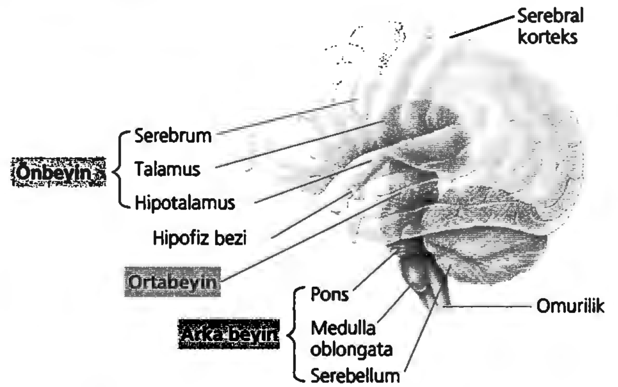


- Afferent nöronlar duyu uyarılarını merkezi sinir sistemine taşırlar. Efferent nöronlar, ya uyarıları iskelet kaslarına taşıyan **motor sistemde**, ya da düz kasları ve kalp kasını kontrol eden **otonom sinir sisteminde** işlev görürler. Otonom sinir sisteminin **sempatik** ve **parasempatik** bölümleri, çeşitli hedef organlar üzerinde antagonistik etkiler göstermekteyken, **enterik bölümü** birçok sindirim organının aktivitesini düzenler.

? *Bir refleks devresi hızlı bir tepkiyi nasıl kolaylaştırır?*

KAVRAM 49.2

Omurgalı beyni bölgesel olarak özelleşmiştir (ss. 1067-1072)



- Serebrumun her iki yarım küresi, hareketlerin öğrenilmesinde ve planlanmasında önem taşıyan ak madde ve bazal çekirdeklerin üzerinde yer alan korteksteki gri maddeden oluşur. Kalın bir aksonlar bandı olan **corpus callosum**, sağ ve sol serebral korteksler arasındaki haberleşmeyi sağlar.
- Beynin her bölgesinde, belirli yapıların özel işlevleri vardır. **Pons** ve **medulla oblongata**, çevresel sinir sitemi ile serebrum arasında iletilen bilgilerin aktarma istasyonlarıdır. **Beyin sapında** nöron ağından oluşan **retiküler formasyon**, uyku ve uyanmayı düzenler. **Serebellum**, motor, algılama ve tanımayla ilgili işlevleri üstlenmiştir. Ayrıca, öğrenme ve motor yeteneklerin anımsanmasında da görev yapar. **Talamus**, duyusal

ve motor bilgilerin **serebruma** geçtiği ana merkezdir. **Hipotalamus**, homeostasisi ve başlıca hayatta kalma davranışlarını düzenler. Hipotalamus içindeki **suprakiyazmatik çekirdek** (SCN), sirkadiyen ritimler için peysmeyker (ritim belirleyici) işlevi görür.

- Duyguların oluşturulması ve ifadesi beynin birçok bölümlerini kapsar. Ancak, birçok duygunun tanınması ve anımsanmasında **amigdala** anahtar rol oynar.

? *Görme ve görme ile ilgili bilgilere tepkide beynin belirli bölgelerinin hangi rolleri vardır?*

KAVRAM 49.3

Serebral korteks istemli hareketleri ve bilişsel işlevleri kontrol eder (ss. 1072-1076)

- **Serebral korteksin** çevresinde yer alan dört lob -frontal, temporal, oksipital ve parietal- birincil duyu alanlarını ve bütünleştirici alanları kapsar. Özgül duyu verileri birincil duyu alanlarına girer. Bütünleştirici alanlarsa, farklı duyu alanlarından gelen bilgileri bir araya getirir.
- Frontal ve temporal lobların, Broca ve Wernicke alanları da dahil olmak üzere bölümleri, dili anlamak ve oluşturmak için gereklidir. Bu işlevler, matematik ve mantıksal işlemler için olduğu gibi, sol **serebral yarımkürede** yoğunlaşmıştır. Sağ yarımküre, yapısal tanımlama ve konuşmadan düşünme konularında daha güçlüdür. Bu işlevlerin bazılarının **lateralizasyonu**, en azından el kullanma ile ilgilidir.
- Somatosensör korteks ve motor kortekste, nöronlar, vücudun duyusal verileri oluşturan ya da motor emirleri alan bölümlerine göre dağılmışlardır.
- Daha gelişmiş tanımlama yeteneğine sahip olan primatlar ve Cetacea üyeleri, serebral korteksin en dış kısmı olan neokortekste aşırı kıvrımlaşmaya sahiptirler. Kuşlarda, palliyum olarak adlandırılan beynin bir bölümü, memelilerin serebral korteksinindekilere yakın olan işlevlere sahip gruplaşmış çekirdekler içerir. Bazı kuşlar, problem çözebilir ve daha yüksek algılamaya işaret eden soyut olguları algılayabilir.

? *Bir kaza sonucu, bir hasta konuşma zorluğu çekmekte ve vücudunun bir yanı felçli durumdadır. Hangi tarafın felçli olmasını beklersiniz? Neden?*

KAVRAM 49.4

Sinaptik bağlantılardaki değişiklikler hafıza ve öğrenmenin temelini oluşturur (ss. 1076-1079)

- Gelişme sırasında, erişkinde olacağından daha fazla nöron ve sinaps oluşur. Embriyolardaki nöronların programlanmış ölümleri ve sinapsların elemine edilmesi, sinir sisteminin temel yapısını oluşturur. Erişkinde, sinir sisteminin yeniden şekillenmesi sinapsların yok olması ya da eklenmesi, ya da sinapslardaki haberleşmenin zayıflaması ya da güçlenmesi şeklinde olur. Bu yeniden şekillenme yetisine **nöral esneklik** denir. Sinapsların bozuk olarak şekillenmesi, otizmin gelişimsel anormalliklerinin nedenlerindendir.
- **Kısa-süreli hafıza,** hipokampustaki geçici bağlantılara dayanır. **Uzun- vadeli hafızada** ise, bu geçici bağlantılar serebral korteksteki bağlantılarla yer değiştirmiştir. Bilginin kısa süreliden uzun süreli hafızaya aktarımı, zaten uzun sürelide mevcut olanlarla bir araya geldiğinde daha da güçlenir. **Uzun–vadeli potansiyasyon (LTP)**, sinaptik aktarım gücündeki sürekli artış olup, hafızada ve öğrenmede önemli olduğu düşünülmektedir.

- Erişkin insan beyninde olgun nöronlara farklılaşabilen kök hücreler bulunur. Kök hücreye bağlı tedavi, yaralanma ya da hastalık sonucu yitirilmiş nöronların yenilenmesi için potansiyel bir yöntem olarak görülmektedir.

? *Çok sayıda dil öğrenmek, çocuklukta, daha ileri yaşlardakine oranla daha kolaydır. Nöral gelişme ile ilgili bildiklerimizle bu nasıl bağdaşmaktadır?*

KAVRAM 49.5

Birçok sinir sistemi bozukluğu moleküler anlamda açıklanabilir (ss. 1079-1082)

- Araştırmalar sonucu, bazı sinir sistemi bozukluklarının biyokimyasal kökeni tanımlanmıştır. Sanrılar, kuruntular ve diğer belirtilerle karakterize olan **şizofreni**, nörotransmitter olarak dopamin kullanan sinir yollarını etkilemektedir. Beyindeki biyojenik aminlerin aktivitesini artıran ilaçlar, **bipolar bozukluk** ve **ana depresif bozukluğun** tedavilerinde kullanılabilir. Bağımlılığın göstergesi olan güdülü ilaç kullanımı, normalde yaşamı sürdürme ya da üreme etkinlikleri isteğini artıran beynin ödül sisteminin farklılaşmış etkinliğini yansıtır.
- **Alzheimer** ve **Parkinson hastalıkları**, sinir dejenerasyonuna neden olur ve yaşla bağlantılıdır. Alzheimer, beyinde nörofibriler düğümlerin ve amiloyit plakların oluştuğu bir bunamadır. Parkinson hastalığı da, dopamin salgılayan nöronların ölümü ve protein çökeltilerinin oluştuğu bir motor bozukluktur.

? *Amfetaminlerin ve PCP nin şizofreni benzeri belirtileri oluşturması, bu hastalık için karmaşık bir potansiyel köken oluşturmaktadır. Açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Uyanıklığı düzenleyen retiküler formasyon nerede yer alır?
   a. bazal çekirdeklerde.
   b. serebral kortekste.
   c. beyin kökünde.
   d. limbik sistemde.
   e. omurilikte.
2. Aşağıdaki yapı ya da bölgelerden hangisi işleviyle *yanlış* eşleştirilmiştir?
   a. limbik sistem – konuşma motor kontrolü
   b. medulla oblongata – homeostatik kontrol
   c. serebellum – hareket ve dengenin eşgüdümü
   d. corpus callosum – sol ve sağ serebral korteksler arası haberleşme
   e. amigdala – duygusal hafıza
3. Wernicke alanında hasar olan hastalar hangisini yaparken zorlanırlar?
   a. üye hareketlerinin eşgüdümünde
   b. konuşurken
   c. yüzleri tanımada
   d. dili anlamakta
   e. duygu algılamakta
4. Serebral korteks aşağıdakilerden hangisinde temel rol *oynamaz*?
   a. kısa-süreli hafıza
   b. uzun-süreli hafıza
   c. sirkadiyen ritim
   d. ayakla tempo tutma
   e. soluğu tutma

DÜZEY 2: UYGULAMA/ANALİZ

5. Felç geçirmiş bir hasta, önünde herhangi bir yerdeki cisimleri görmekte, ancak sağ görüş alanındakilerle ilgilenmektedir. Bu cisimleri tanımlaması istendiğinde, onların boyutları ve uzaklıklarını kesin söyleyememektedir. Beynin hangi tarafı felçten etkilenmiş olabilir?
   a. sol frontal lob
   b. sağ frontal lob
   c. sol pariyetal lob
   d. sağ pariyetal lob
   e. corpus callosum
6. Hipotalamusla sınırlı bir yaralanma muhtemelen neyi bozacaktır?
   a. kısa-süreli hafıza
   b. hareket sırasındaki eşgüdüm
   c. karar verme gibi yetkili işlevler
   d. duyusal bilgileri düzenleme
   e. vücut sıcaklığının düzenlenmesi
7. **ÇİZİNİZ** Parmağınıza sivri bir cisim battığında, elinizi hızla geri çekmenizi sağlayan refleks, omurilikte iki sinapslı basit bir sinirsel devreye dayanır. (a) Omuriliğin enine kesitini simgeleyen bir daire kullanarak, devreyi çiziniz ve nöron tiplerini, her birindeki bilgi akış yönünü ve sinapsların yerlerini gösteriniz. (b) Beynin basit bir şeklini çizerek, ağrının nerede algılandığını gösteriniz.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Bilim insanları, diğer hayvanlardaki zekâyı ölçmek için "yüksek düzeydeki düşünceyi" ölçüt alırlar. Örneğin, kuşların yüksek düzeyde düşünme süreçleri olduğu, alet kullanabildiklerinden ve soyut kavramları değerlendirebildiklerinden çıkarılmaktadır. Zekâyı bu yöntemlerle tanımlamanın hangi sakıncalarını görüyorsunuz?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   Sol serebral yarım küresinde bir hasar oluşmadan önce Amerikan İşaret Dilinde akıcı olan bir birey varsayınız. Yaralanmadan sonra, bu kişi işaretleri hala anlamakta, fakat düşündüklerini işaretle anlatamamaktadır. Bu bulguyu hangi iki kuram açıklamakta ve aralarında hangi farklar bulunmaktadır?

10. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Beyin aktivitesini izlemek için sürekli gelişen karmaşık yöntemlerle bilim insanları, bir bireyin belirli duygularını ve düşünce süreçlerini vücut dışından algılayacak yöntemleri hızla geliştirmektedirler. Bu tip bir teknoloji oluştuğunda, bunun iyi ve kötü yönleri hakkında ne düşünürsünüz?

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yaşamın Genetik Temeli Erişkin sinir sisteminin genom özgülleşmesinin neden hala tamamlanmamış olduğunu kısa (100-150 kelime) bir denemeyle açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Omurgalı Sinir Sistemi

Aktiviteler Discovery Kanal Videosu: Genç Beyinleri • Kimyasal Bir Sinapsta Uyarı Aktarımı

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Test • BioFlix 3-D Animasyonlar • MP3 Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Duyusal ve Motor Mekanizmalar



▲ **Şekil 50.1 Yıldız biçimli burun, sadece süs amaçlı bir yapı mıdır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

50.1 Duyu reseptörleri uyarı enerjisini dönüştürür ve sinyalleri merkezi sinir sistemine gönderir
50.2 İşitmeden ve dengeden sorumlu olan mekanoreseptörler, sıvının ve yerleşik durumdaki partiküllerin hareketini saptar
50.3 Çeşitli hayvanlardaki görme reseptörleri, ışık absorblayan pigmentlere bağımlıdır
50.4 Tat ve koku duyularının alınması, benzer duyu reseptörleri ile gerçekleşir
50.5 Kasın işlev görmesi için, protein filamentlerin fiziksel etkileşimi gereklidir
50.6 İskelet sistemleri, kas kasılmasını harekete dönüştürür

GENEL BAKIŞ

Algılama ve Tepki Verme

Yıldız burunlu köstebeğinin (*Condulura cristata*) yüzü, tek kelimeyle hayret vericidir (**Şekil 50.1**). Bu köstebeğin burnundan on bir çift uzantı çıkarak belirgin bir pembe yıldız oluşturur. Görünümleri, kısmen parmakları andırmasına karşın, bu uzantılar cisimleri kavrama işinde kullanılmaz. Ayrıca, burunları koku alımında da kullanılmaz. O zaman bu yıldız biçimli yapı sadece süs müdür? Hayır- çok özelleşmiş bir işlevi vardır. Yüzünün hemen altında, sizin tüm elinizde bulunandan daha fazla sayıda olan, dokunmaya duyarlı 25.000 reseptör vardır.

Aslında kör olan bu köstebek, Kuzey Amerika'nın doğusundaki sulak alanların zemininde tünel açarak hemen hemen tamamıyla karanlıkta yaşamaktadır. Fakat, 100.000 kadar nöron dokunma ile ilgili bilgileri onun burnundan beynine taşır; köstebek, kayda değer çabuklukla yiyeceklerini bulur ve yakalar: Yıldız burunlu bir köstebek, 120 milisaniye (msn) kadar küçük bir sürede avını saptayıp yiyebilir.

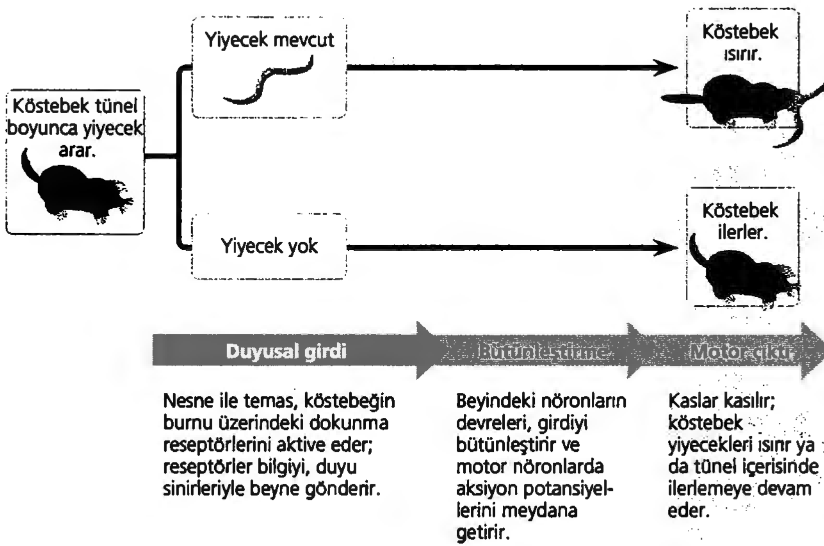
Saptama ve duyusal bilgiyi işleme ve motor cevapları oluşturma, tüm hayvan davranışları için fizyolojik temel sağlar. Bu bölümde, hem omurgalılarda ve hem de omurgasızlarda duyunun algılanması ve tepki verilmesi süreçlerini inceleyeceğiz. İncelememize hayvanların dış ve iç ortamlarından beyinlerine bilginin iletilmesini sağlayan duyusal süreçleri incelemekle başlayacağız. Daha sonra ise, hareketleri gerçekleştirici olarak kasların ve iskeletlerin; emir verici olarak da beynin yapısını ve işlevini inceleyeceğiz. Son olarak, hayvan hareketinin çeşitli mekanizmalarını gözden geçireceğiz. Bu konular bizi, doğal olarak, Bölüm 51'de tartışacağımız hayvan davranışlarına götürecektir.

KAVRAM **50.1**

Duyu reseptörleri uyarı enerjisini dönüştürür ve sinyalleri merkezi sinir sistemine gönderir

Duyu alımıyla ilgili tüm süreçler, uyarı ile başlar ve tüm uyarılar, bir enerji formunu temsil eder. Bir duyu reseptörü, uyarı enerjisini zar potansiyelindeki bir değişikliğe dönüştürerek merkezi sinir sistemine (CNS) giden aksiyon potansiyeli çıktısını düzenler. Bir duyu reseptörünü aktive etmek için büyük miktarda uyarı enerjisine gereksinim duyulmaz. Aslında bazı duyu reseptörleri, uyarının olası en küçük birimini saptayabilir; örneğin çoğu ışık reseptörü, ışığın tek bir kuantumunu (foton) saptayabilir.

Bir uyarı alınıp sinir sistemi tarafından işlendiğinde, motor cevap meydana getirilebilir. En basit uyarı-cevap devrelerinden bir tanesi, Şekil 49.3'de gösterilmiş olan diz refleksi gibi reflekstir. Diğer birçok davranış, duyusal girdilerin bir araya gelmesini gerektiren daha ayrıntılı süreçlere dayanır. Örnek olarak, kazdığı tünelinin içerisinde yiyecek arayan



▲ **Şekil 50.2 Basit bir cevap yolu: yıldız burunlu köstebeğin yiyecek araması.**

yıldız burunlu köstebeği düşünün (**Şekil 50.2**). Köstebeğin burnu, tünel içerisinde bir cisme temas ettiğinde, burundaki reseptörler aktive edilir. Bu reseptörler, nesne hakkındaki duyusal bilgiyi, köstebeğin beynine gönderir. Beyindeki devreler, bilgi girdisini bütünleştirerek, yiyeceğin saptanıp saptanmadığına bağlı olarak yanıtla ilgili iki yoldan birisini başlatır. Vücuttaki iskelet kaslarına gönderilen beynin emrettiği motor çıktılar, köstebeğin ya dişleriyle yiyecekleri ısırmasına ya da tünel boyunca hareket etmesine neden olur.

Bu genel bilgiyi aklımızda tutarak, hayvan duyu sistemlerinin genel organizasyonunu ve aktivitesini inceleyelim.

Duyusal Yollar

Duyusal yollar, ortak dört temel işleve sahiptir: duyunun alınması, dönüştürülmesi, iletilmesi ve algılanması.

Duyunun Alınması ve Dönüştürülmesi

Duyusal yol **duyu alınmasıyla (kabulü)**, yani uyarının duyu hücreleri tarafından saptanması ile başlar. Çoğu duyu hücresi, özelleşmiş nöronlar ya da epitel hücreleridir. Bazıları, tek başına bulunur; diğerleri ise göz ve kulak gibi duyu organlarında bir araya toplanmıştır. **Duyu reseptörü** terimi, duyu hücresini ve duyu organını tanımlamada kullanıldığı gibi, uyarıcılar ile doğrudan etkileşim halinde olan hücre altı düzeydeki yapıları da kapsar. Birçok duyu reseptörü, ısı, ışık, basınç ve kimyasal maddeler gibi vücut dışından gelen uyarıcıları saptar; fakat, kan basıncı ve vücudun pozisyonu gibi vücut içerisinden gelen uyarılar için de reseptörler mevcuttur.

Hayvanlar, çok çeşitlilik gösteren uyarıları saptayan çeşitli tipte duyu reseptörlerini kullanmalarına karşın, her durumdaki etki, iyon kanallarının açılması ya da kapanmasıdır. Böylece örneğin, hücre dışındaki bir madde, plazma zarındaki bir kimyasal reseptöre bağlandığında, iyon kanalları açılır ya da kapanır. Zardan iyon akışının olması, zar potansiyelini değiştirir.

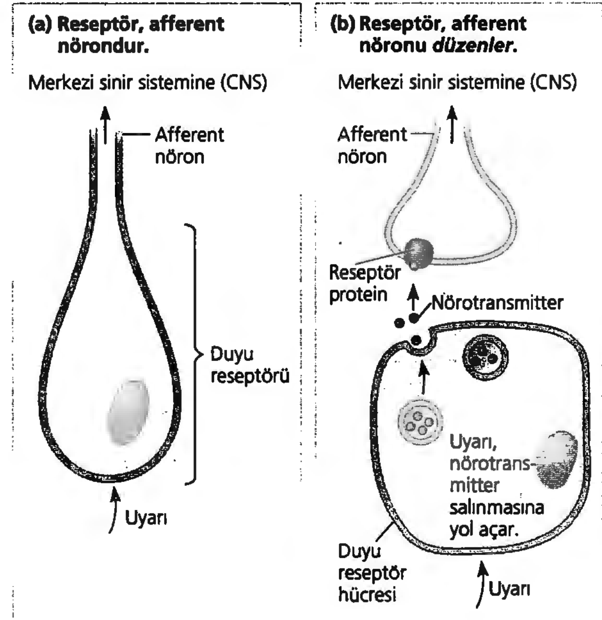
Fiziksel ve kimyasal uyarıların, zar potansiyelinde bir değişikliğe dönüşmesine **duyu dönüştürülmesi** adı verilir; zar potansiyelindeki değişikliğin kendisi, **reseptör potansiyeli** olarak bilinir. Reseptör potansiyelleri, dereceli potansiyellerdir; büyüklükleri, uyarının gücüyle değişir.

İletim

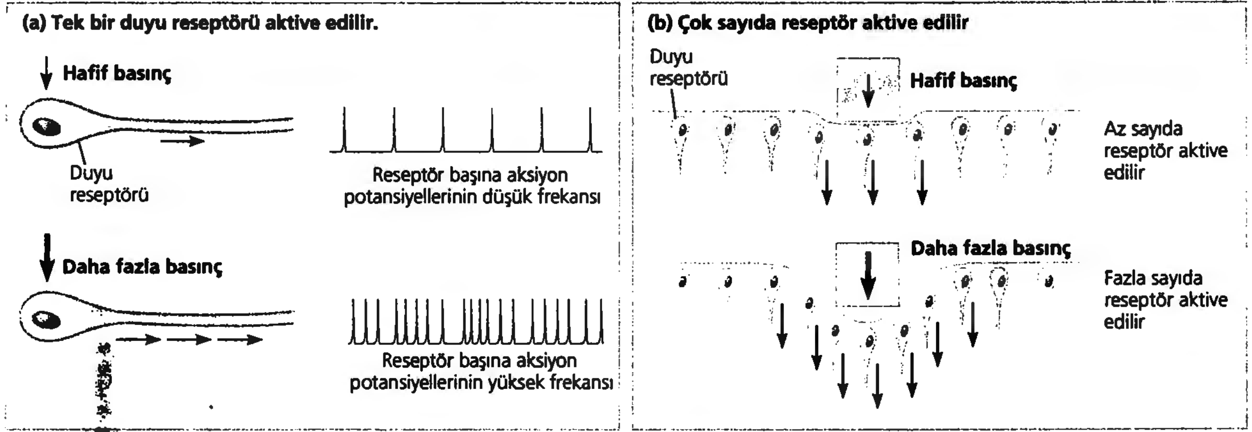
Duyusal bilgi, sinir sistemi boyunca, sinir impulsu ya da aksiyon potansiyeli şeklinde hareket eder. Birçok duyu reseptörü için, uyarıdaki enerjiyi reseptör potansiyeline dönüştürme işlemi, aksiyon potansiyellerinin merkezi sinir sistemine (CNS) **iletimini** başlatır.

Bazı duyu reseptörlerinin kendileri özelleşmiş nöronlardır; oysa diğerleri, nöronları düzenleyen özelleşmiş hücrelerdir (**Şekil 50.3**). Doğrudan duyu nöronu olarak işlev gören nöronlar, aksiyon potansiyelleri üretirler ve merkezi sinir sistemine (CNS) uzanan aksona sahiptirler. Nöron olmayan duyu reseptör hücreleri, duyu (afferent) nöronlarıyla kimyasal sinapslar oluştururlar; uyarılara tipik olarak, afferent nöronların ürettikleri aksiyon potansiyellerinin frekansını artırarak cevap verirler. (Bunun bir istisnası, Kav-

▼ **Şekil 50.3 Duyu reseptörlerinin sınıflandırılması.**



▼ **Şekil 50.4 Uyarının şiddetinin kodlanması.**



ram 50.3'de tartışılmış olan omurgalıların görme sisteminde yer alır).

Duyu reseptörünün cevabı, uyarının farklı şiddetleriyle değişir. Asıl farklılık, hangi oranda aksiyon potansiyeli üretileceğini kontrol eden reseptör potansiyelinin büyüklüğüdür. Eğer reseptör duyu nöronu ise, daha büyük bir reseptör potansiyeli, frekansı daha fazla olan aksiyon potansiyeli ile sonuçlanacaktır (**Şekil 50.4a**). Eğer reseptör duyu nöronu değilse, daha büyük bir reseptör potansiyeli, daha fazla miktarda nörotransmitter madde salınmasıyla sonuçlanacak ve bu da ekseriyetle, postsinaptik nöron tarafından aksiyon potansiyeli üretimini artıracaktır.

Birçok duyu nöronu, kendiliğinden düşük oranda aksiyon potansiyelleri oluşturmaktadır. Bu nöronlarda, bir uyarı, aksiyon potansiyellerinin üretimini başlatıp, durdurmaz; fakat, *ne kadar sıklıkla* aksiyon potansiyeli üretileceğini değiştirir. Bu durumda böyle nöronlar, aynı zamanda, uyarı şiddetindeki değişikliklere göre sinir sistemini uyarabilir.

Uyarı gücündeki bir farklılık, sadece bireysel reseptörlerin aktivitesini değiştirmeyebilir; aynı zamanda aktive olan reseptörlerin sayısını da etkiler (**Şekil 50.4b**). Eğer uyarı daha güçlüyse, daha fazla reseptörün cevap vermesini tetikler ve daha fazla sayıda akson, aksiyon potansiyeli iletir. Aksiyon potansiyeli ileten akson sayısındaki artış, daha sonra, sinir sistemi tarafından daha güçlü bir uyarı olarak anlaşılır.

Duyusal bilgilerin işlenmesi, merkezi sinir sistemine (CNS) aksiyon potansiyellerinin iletilmesinden önce, iletim sırasında ya da sonra olabilir. Birçok durumda, duyusal bilgilerin *bütünleştirilmesi* bilgi alınır alınmaz başlar. Uyarılar sayesinde meydana getirilerek duyu reseptör hücresinin farklı kısımlarına verilen reseptör potansiyelleri, bir araya getirilerek bütünleştirilir; bunlar aslında, çok sayıda reseptör ile sinaps yapmış duyu nöronlarındaki postsinaptik potansiyellerdir (bakınız Şekil 48.16). Kısaca tartışacağımız üzere, gözler gibi duyu alımıyla ilgili yapılar, aynı zamanda, daha yüksek düzeyde bütünleştirmeye sahiptirler; ve beyin, gelen tüm sinyalleri daha ileri düzeyde işler.

Algılama

Aksiyon potansiyelleri, duyu nöronları vasıtasıyla beyne ulaştığı zaman, nöronların oluşturduğu devreler bu girdiyi işlerler ve uyarının **algılanması** gerçekleşir. Algılanmalar –renkler, kokular, sesler ve tatlar gibi- beyinde oluşturulmuş tasarımlardır ve onun dışında mevcut değildir. Böylece, eğer bir ağaç yıkılırsa ve onun sesini işitecek hiçbir hayvan mevcut değilse, ses var mıdır? Yıkılan ağaç kesinlikle havada basınç dalgaları üretir, fakat, dalgaları hisseden hiçbir hayvan olmadıkça ve hayvanın beyni onları algılamadıkça, ses, bir algı olarak tanımlanmaz.

Aksiyon potansiyelleri, ya hep-ya hiç olaylarıdır (bakınız Şekil 48.10c). Göze çarpan ışık ile harekete geçen bir aksiyon potansiyeli, kulak içerisindeki hava titreşimiyle başlatılan aksiyon potansiyeli ile aynı özelliklere sahiptir. O zaman biz, görmeyi, sesi ve diğer uyarıları birbirinden nasıl ayırt ederiz? Yanıt, duyu reseptörlerini beyne bağlayan bağlantılarda yatmaktadır. Duyu reseptörlerinden gelen aksiyon potansiyelleri, belirli uyarıların alınmasına ayrılmış olan nöronlarla taşınır; bu iş için ayrılmış nöronlar, beyindeki ya da omurilikteki belirli nöronlarla sinaps yapar. Sonuç olarak, beyin, sadece aksiyon potansiyellerinin beyne ulaşmak için kullanmış olduğu yolu değerlendirmek suretiyle, görme ya da ses gibi duyusal uyarıları birbirinden ayırt edebilir.

Yükseltme (Amplifikasyon) ve Adaptasyon

Duyu reseptörleri tarafından uyarıların dönüştürülmesi, iki tipte değişikliğe tabi tutulur – yükseltme ve adaptasyon. **Yükseltme**, dönüştürme işlemi sırasında duyusal sinyallerin güçlendirilmesine işaret eder. Bu etki, önemli olabilir. Örneğin gözden insan beynine iletilen aksiyon potansiyelinin enerjisi, onu tetikleyen birkaç fotonluk ışığın yaklaşık 100.000 katıdır.

Duyu reseptör hücrelerinde meydana gelen yükseltme, çoğunlukla, ikinci mesajcıların yer aldığı sinyal dönüşüm yollarında gereklidir. Bu yollar, enzimle katalizlenen reaksiyonlar içerdiğinden, tek bir enzim molekülü tarafından birçok ürün molekülünün oluşturulmasıyla sinyalin gücünü

yükseltirler. Uyarının güçlendirilmesi, kulağın en iç kısmındaki reseptörlere ulaşmadan ses dalgalarının 20 ya da daha fazla kat artırılmasında olduğu gibi, karmaşık duyu organının yardımcı yapılarında da gerçekleşebilir.

Uyarının süreklilik göstermesi durumunda, birçok reseptörün tepkisindeki azalmaya **duyu adaptasyonu** denir (evrimsel bir terim olan *adaptasyonla* karıştırmayınız). Duyu adaptasyonu olmaksızın, kalbinizin her atışının ve vücudunuzdaki giysilerinizin her parçasının sürekli olarak farkında olacaktınız. Adaptasyon, aynı zamanda, size, uyarı şiddetinin geniş bir şekilde değiştiği çevredeki değişiklikleri görme, işitme ve koklama yetisi verir.

Duyu Reseptörlerinin Tipleri

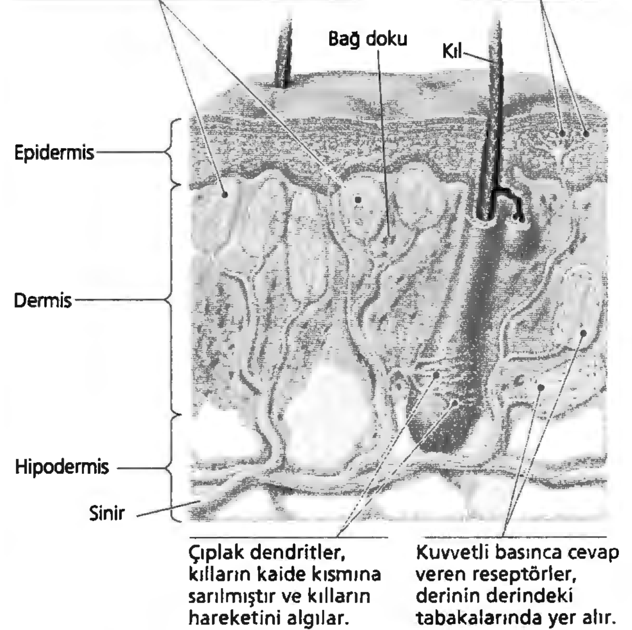
Bir duyu hücresi, tipik olarak, ışık ya da soğuk gibi bilirli bir uyarıya özgül olan tek bir reseptör çeşididir. Çoğunlukla, farklı hücreler ve reseptörler, kırmızıyı maviden ayırt etme gibi algılamanın belirli bir niteliğinden sorumludurlar. Bu özelleşmeleri incelemeden önce, duyu reseptörlerinin fonksiyonlarını daha temel düzeyde ele alalım. Onların dönüştürdükleri uyarının özelliğine dayanarak, duyu reseptörlerini beş sınıfta sınıflandırabiliriz: mekanoreseptörler, kemoreseptörler, elektromanyetik reseptörler, termoreseptörler ve ağrı reseptörleri.

Mekanoreseptörler

Mekanoreseptörler, basınç, dokunma, gerilme, hareket ve ses gibi mekanik enerji formlarının neden olduğu fiziksel deformasyonları algılar. Mekanoreseptörler, tipik olarak, hücreden dışarıya uzanan yapılara bağlanan iyon kanallarından oluşur; bu yapılar "kıllar" (siler) olabileceği gibi hücre iskeletini oluşturan iç yapılar da olabilir. Dış yapıların bükülmesi ya da gerilmesi, iyon kanallarının geçirgenliğini değiştiren gerilim yaratır. İyon geçirgenliğindeki bu değişiklik, zar potansiyelini değiştirir ve depolarizasyona ya da hiperpolarizasyona yol açar (bakınız Bölüm 48).

Çok bilinen diz refleksi (bakınız Şekil 49.3), omurgalıların gerilme reseptörleri tarafından tetiklenir; gerilme reseptörleri, kas hareketlerini saptayan mekanoreseptörlerdir. Omurgalıların gerilme reseptörleri, duyu nöronlarının dendritleridir ve belirli küçük iskelet kası liflerinin orta kısmının etrafında sarmal oluşturmuştur. Sayıları 2 ile 12 arasında değişen bu liflerden oluşan gruplar, mekik biçiminde şekillenir ve bağ dokuyla sarılır; bunlar diğer kas liflerine paralel olmak üzere kas boyunca yayılmışlardır. Kas gerildiği zaman mekik lifleri gerilir, duyu nöronları depolarize olur ve omuriliğe iletilen aksiyon potansiyelleri tetiklenir.

Memelilerin dokunma duyusu da, duyu nöronlarının dendritleri olan mekanoreseptörler tarafından alınır. Dokunma reseptörleri, Şekil 50.4'de gösterildiği gibi, çoğunlukla bağ doku tabakaları içerisine gömülüdür. Bağ dokunun yapısı ve reseptörlerin yerleşimi, onları en iyi şekilde uyaran mekanik enerjinin tipini (hafif dokunma, titreşim ya da kuvvetli basınç) belirgin olarak etkiler (**Şekil 50.5**). Hafif dokunmayı ya da titreşimi saptayan reseptörler, derinin yüzeyine yakın olarak konumlanmıştır; onlar, çok küçük mekanik enerji girdisini reseptör potansiyeline dönüştürür. Kuvvetli



▲ **Şekil 50.5 İnsan derisindeki duyu reseptörleri.** Dermisteki çoğu reseptör, bağ dokuyla sarmalanmıştır. Epidermisteki reseptörler, çıplak dendritlerdir; kılların hareketini algılayan reseptörler olarak, kılların dermisteki kaide kısımları etrafına sarılmışlardır.

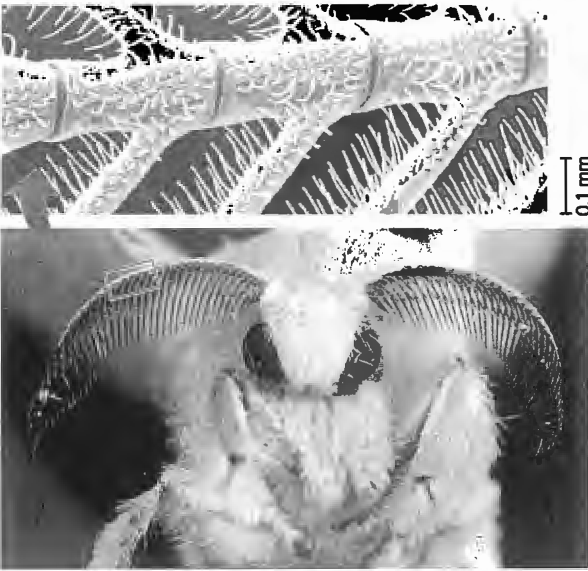
basınca ve titreşimlere cevap veren reseptörler, derin deri tabakalarında yer alır.

Bazı hayvanlar, mekanoreseptörleri, çevrelerinden duyuyu tamı tamına almak için kullanır. Örneğin, birçok kemirgen gibi kediler, bıyıklarının kaidesinde son derece duyarlı mekanoreseptörlere sahiptir. Bıyığın farklı kıllarının eğilip bükülmesinin başlattığı aksiyon potansiyelleri, beyindeki farklı hücrelere ulaştığından hayvanın bıyığı, yakındaki nesneler hakkında ayrıntılı bilgi sağlar.

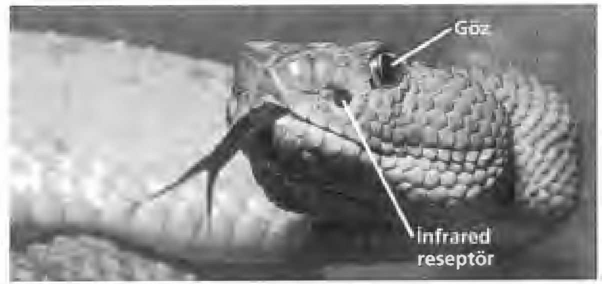
Kemoreseptörler

Kemoreseptörler, hem genel reseptörleri – toplam çözünen yoğunluğu hakkında bilgi ileten- ve hem de belirli molekül çeşitlerine cevap veren özgül reseptörleri içerir. Örneğin, memeli beynindeki ozmoreseptörler, kanın toplam çözünen yoğunluğundaki değişiklikleri saptar ve ozmolarite arttığı zaman susamayı uyarır (bakınız Şekil 44.19). Çoğu hayvan aynı zamanda, özgül moleküller için reseptörlere sahiptir; bu moleküller arasında glukoz, oksijen, karbon dioksit ve amino asitler yer alır.

Bilinen en duyarlı ve özgün kemoreseptörlerin ikisi, erkek ipekböceğinin antenlerinde bulunur (**Şekil 50.6**); bu reseptörler, dişi kelebeğin feromonundaki iki kimyasal elemanı saptar. Kemoreseptörler tarafından feromonların ve diğer moleküllerin saptanması için, uyarıcı molekül duyu hücresinin zarı üzerindeki özgül reseptöre bağlanır ve iyon geçirgenliğinde değişimleri başlatır.



▲ **Şekil 50.6 Bir böcekteki kemoreseptörler.** *Bombyx mori* denen ipek böceğinin erkeklerinin antenleri, buradaki SEM görüntüsünde büyütülmüş olarak görüldüğü gibi, duyu kılları ile kaplıdır. Kıllar, dişi bireyden salınan eşey feromonlarına çok duyarlı olan kemoreseptörlere sahiptir.



(a) Çıngıraklı yılan ve diğer engerekler, bir çift infrared reseptöre sahiptir; bunların bir tanesi, önde ve gözün hemen aşağısında yer alır. Bu organlar, bir metre uzakta yer alan sıcak fareden yayılan infrared radyasyonu saptayacak kadar yeterli duyarlılığa sahiptir. Yılan, başını iki reseptörden algılanan radyasyon miktarı eşitleninceye kadar sağa sola hareket ettirir; eşitliğin sağlanması, farenin baş ile aynı doğrultuda olduğuna işaret eder.



(b) Bu morina balinaları gibi göç eden bazı hayvanlar, görünüşte, Dünya'nın manyetik alanını algılamaktadırlar ve yönlerini bulmak için bu bilgileri ve diğer ipuçlarını kullanmaktadırlar.

▲ **Şekil 50.7 Özelleşmiş elektromanyetik reseptörler.**

Elektromanyetik Reseptörler

Elektromanyetik reseptörler, görünür ışık, elektrik ve manyetizma gibi elektromanyetik enerjinin değişik formlarını saptar. Örneğin yılanlar, avın vücut ısısını saptayan son derece duyarlı kızılötesi reseptörleri vardır (**Şekil 50.7a**). Benzer şekilde, Monotremata üyesi olan gagalı memelinin (bakınız Bölüm 34) gagası üzerinde, kabuklulanın, kurbağaların, küçük balıkların ve diğer avların kaslarının ürettiği elektriksel alanı saptadığı sanılan elektroreseptörler vardır. Bazı durumlarda, elektromanyetik uyanyı saptayan hayvan, aynı zamanda onun kaynağıdır: Bazı balıklar, elektrik akımı üretirler ve daha sonra kendi elektro reseptörlerini, bu akımları bozan avın ya da diğer nesnelerin yerini tespit etmede kullanırlar.

Bazı hayvanlar, göç ederken yönlerini bulmada Dünya'nın manyetik alan çizgilerini kullandıkları sanılmaktadır (**Şekil 50.7b**). Bazı omurgalılarda (alabalıklar, güvercinler, deniz kaplumbağaları ve insanlar), anlarda, bazı yumuşakçalarda, bazı protistlerde ve Dünya'nın manyetik alanına doğru yönelen prokaryotlarda, demir içeren bir mineral olan magnetit bulunmuştur. Bir zamanlar denizciler tarafından seyahatler için pusula yapmak üzere toplanan magnetit, birçok hayvanda yön bulma mekanizmasının bir parçası olabilir (bakınız Bölüm 51).

Termoreseptörler

Termoreseptörler, ısıyı ve soğuğu saptar. Deride ve ön hipotalamusta yer alan termoreseptör hücreleri, posteriyör hipotalamusta yer alan vücudun termostatına bilgi gönderir. Isının algılanması konusundaki bilgilerimiz son zamanlarda önemli ölçüde artmıştır; acı yiyecekleri değerlendiren bilim insanlarına teşekkür ediyoruz. Meksika acı biberi ve Arnavut biberi, doğal bir madde olan kapsaisin içerdiğinden dolayı tadı"sıcak" olarak hissedilir. Kapsaisin, kendisine maruz kalan duyu nöronlarında kalsiyum iyonlarının içeriye alınmasını tetikler. Bilim insanları, kapsaisin bağlayan reseptör proteini belirledikleri zaman, büyüleyici bir keşif yaptılar: Bu reseptör sadece kapsaisin maddesine yanıt olarak kalsiyum kanallarını açmıyor, fakat aynı zamanda yüksek sıcaklıklarda da (42°C ya da daha yüksek) kalsiyum kanallarını açmaktadır. Özet olarak, acı yiyecekler "sıcak" olarak tadılıyor; çünkü sıcak çorba ve kahve gibi yiyecekler aynı reseptörleri aktive etmektedir.

Memeliler, her biri belirli bir sıcaklık aralığı için özgül olan birtakım termoreseptör çeşidine sahiptir. Kapsaisin reseptörü ve en azından diğer beş tip termoreseptör, iyon kanalı proteinlerinin TRP (kısa süreli reseptör potansiyeli) ailesine aittir. Yüksek sıcaklık için özgün olan TRP-tipi reseptörün kapsaisine duyarlı olması gibi, 42°C'nin altındaki sıcaklıklar için özgün olan reseptör, mentol ile aktive edilebilir; bitkilerin ürettiği bir madde olan mentolü biz "serin" lezzet olarak algılarız.

Ağrı Reseptörleri

Belirli kimyasalların yanı sıra aşırı basınç ya da sıcaklık, hayvan dokularına zarar verebilir. Hayvanlar, böyle zehirli (ya da zararlı) koşulları yansıtan uyarıları saptamak için **nosiseptörlere** (Latincede *nocere*, incinmek demek) güvenir; bu reseptörlere aynı zamanda **ağrı reseptörleri** de denir. Ağrının algılanması, tehlikeden çekilme gibi savunma reaksiyonlarını tetiklemek suretiyle, önemli bir fonksiyon olarak hizmet eder.

İnsanda, çıplak olan bazı dendritler, zararlı olan termal, mekanik ya da kimyasal uyarıları saptayarak nosiseptör olarak işlev görürler. Böylece kapsaisin reseptörü, bir termoreseptördür ve aynı zamanda nosiseptördür. Nosiseptörlerin yoğunluğu deride en yüksek olmasına karşın, diğer organlarda da bazı ağrı reseptörleri vardır.

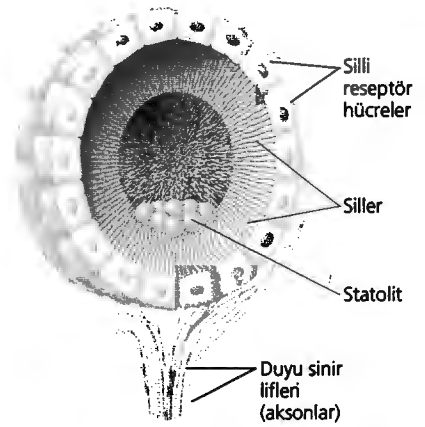
Hayvan vücudunda üretilen kimyasallar, bazen ağrının hissedilmesini kuvvetlendirir. Örneğin, hasarlı dokular prostaglandinleri üretir; prostaglandinler, yangının (iltihap) bölgesel düzenleyicileri olarak iş görürler (bakınız Bölüm 45). Prostaglandinler, nosiseptörlerin zararlı uyarılara duyarlılığını artırarak ağrıyı iyice kötüleştirir. Aspirin ve ibuprofen gibi ilaçlar, prostaglandinlerin sentezini inhibe ederek ağrıyı azaltır.

Bunun ardından, dengenin korunması ve sesin tespit edilmesinden sorumlu sistemlerden başlamak suretiyle duyu sistemlerini inceleyeceğiz.

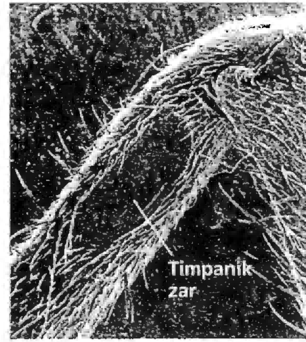
KAVRAM KONTROLÜ 50.1

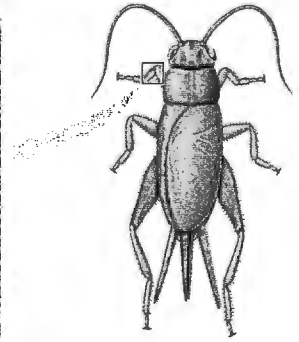
1. Duyu reseptörlerinin beş sınıfından hangisi, esas olarak, dış uyarılar için ayrılmıştır?
2. "Acı" biber yemek niçin, bir kişinin terlemesine yol açabilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer bir duyu nöronunu elektrik ile uyarırsanız, uyarı nasıl algılanacaktır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.



▶ **Şekil 50.8 Bir omurgasızın statosisti.** Odacık içerisinde aşağıdaki noktaya yerleşmiş statolitler, orada yer alan reseptör hücrelerin kıllarını eğerek vücudun yerçekimine göre konumu hakkında beyne bilgi gönderir.





▲ **Şekil 50.9 Bir böceğin bacağı üzerindeki "kulağı".** Çekirgenin ön bacağının SEM görüntüsünde görülen timpanik zar, ses dalgalarına yanıt olarak titreşir. Bu titreşimler, timpanik zarın iç tarafına bağlı olan mekanoreseptörleri uyarır.

KAVRAM 50.2

İşitmeden ve dengeden sorumlu olan mekanoreseptörler, sıvının ve yerleşik durumdaki partiküllerin hareketini saptar

Çoğu hayvanda, işitme ve denge, yani vücudun dengesinin algılanması, birbiriyle ilişkilidir. Her iki duyu için de, yerleşik durumdaki partiküller ya da hareket eden sıvı, hücre yüzey yapılarının bükülmesine neden olduğunda mekanoreseptör hücreler reseptör potansiyeli üretir.

Omurgasızlarda Yerçekiminin ve Sesin Algılanması

Yerçekimini hissetmek ve dengeyi korumak için, çoğu omurgasız hayvan **statosit** denen organlarda yer alan mekanoreseptörlere güvenir (**Şekil 50.8**). Tipik bir statositte, içerisi silli reseptör hücrelerin oluşturduğu bir tabakayla astarlanmış olan bir odacık içerisinde bir ya da daha fazla sayıda **statolit (denge taşı)** yer alır; kum tanecikleri ya da diğer yoğun granüller, denge taşları olarak iş görür. Denge taşları, odacık içerisinde aşağıdaki bir noktaya yerleştiğinde, oradaki mekanoreseptörleri uyarır. Kerevitlerle yapılan bir deneyde, hayvanların statolitleri metal parçacıklar ile değiştirilmiş ve bu metal parçacıklar mıknatıs kullanılarak hayvanların antenlerinin kaidesinde konumlanmış olan statositlerin üst taraftaki ucuna doğru çekerek, hayvanlar sırtüstü yüzdürülmüştür.

Birçok (beklide çoğu) böcek, ses dalgalarına cevap olarak titreşen vücut kıllarına sahiptir. Farklı sertliğe ve uzunluğa sahip olan kıllar, farklı frekanslarda titreşir. Örneğin, erkek sivrisineklerin antenleri üzerindeki ince kıllar, dişi birey uçarken kanatların çırpılmasıyla meydana gelen vızıldama sesine cevap olarak özgül bir şekilde titreşir. Erkeklerin potansiyel eş olarak cezp edilmesinde bu duyu sisteminin önemi, basitçe gösterilebilir: Bir çatal, dişi bireylerin kanatlarının çırpılma frekansıyla aynı frekansta çınlatılacak olursa, erkek bireyleri kendisine çekecektir.

Birçok böcek, içteki bir hava odacığının üzerine timpanik zarın (kulak zarı) gerilmesiyle oluşmuş "kulak" vasıtasıyla sesleri saptayabilir (**Şekil 50.9**). Ses dalgaları, timpanik zarı titreştirir ve zarın iç tarafına tutunmuş olan reseptör hücreleri uyarır; sonuçta sinir impulsları beyne iletilir. Hamamböcekleri, böyle bir timpanik zardan yoksundur; fakat onun yerine, her bir bacakta konumlanmış olan, titreşime duyarlı organlara sahiptirler. Bu organlar, insanlar adımlarını atarken böceğin ezilmeden sakınabilmesi için, yeterince uyarı sağlayabilir.

Memelilerde İşitme ve Denge

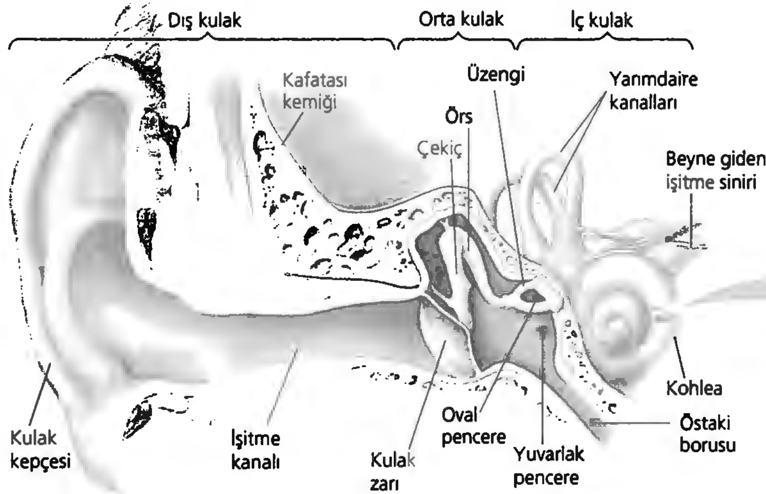
Çoğu diğer karasal omurgalılarda olduğu gibi, memelilerde işitme ve dengeden sorumlu duyu organları, birbiriyle yakından ilişkilidir. **Şekil 50.10**, insan kulağındaki bu organların yapısını ve işlevini açıklamaktadır.

▼ Şekil 50.10

İnceleme İnsan Kulağının Yapısı

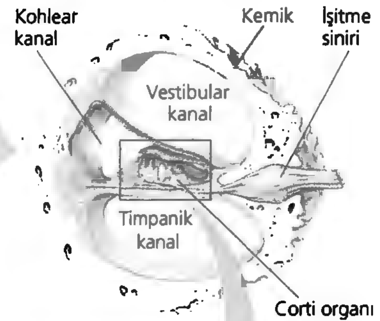
1 Kulağın Genel Yapısı

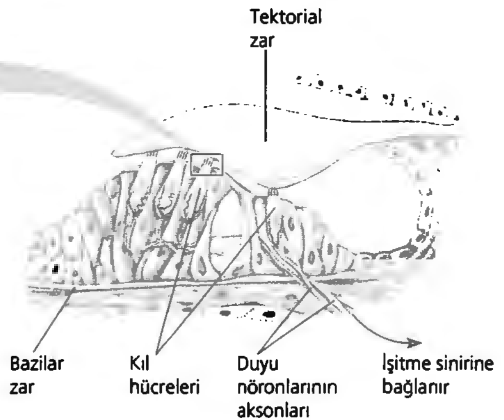
Dış kulak, sesleri toplayıp onları **timpanik zara** (kulak zarı) yönlendiren kulak kepçesi ve işitme kanalından oluşmuştur; timpanik zar, dış kulağı orta kulaktan ayırır. **Orta kulaktaki** üç küçük kemik –malleus (çekiç), incus (örs) ve stapes (üzengi)- titreşimleri **oval pencereye** iletir; oval pencere, üzengi kemiğinin dayandığı zardır. Orta kulak aynı zamanda **östaki borusuna** açılır; östaki borusu, yutakla bağlantı kurar ve atmosfer ile orta kulak arasındaki basıncı dengeler. **İç kulak**, içi sıvı dolu odacıklardan oluşmuştur; bunlar arasında dengenin sağlanmasında işlev gören **yarımdaire kanalları** ve işitmede işlev gören kıvrılmış bir kemik odacık olan **kohlea** (Latincede "salyangoz" demek) yer alır.

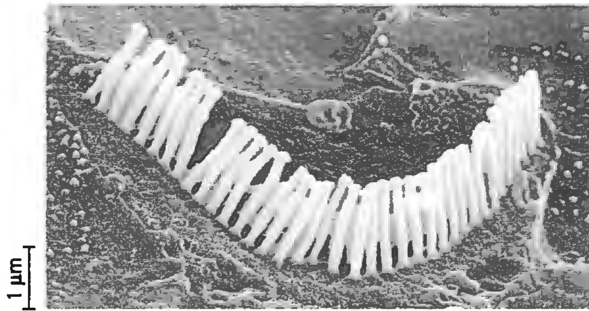


2 Kohlea

Kohlea, daha küçük bir kohlear kanal ile birbirinden ayrılmış iki büyük kanala –üstte vestibüler kanal ve altta timpanik kanal- sahiptir. Her iki kanal da sıvı ile doludur.







▲ Tek bir memeli kıl hücresinden çıkan demet halindeki kıllar (SEM). Ön taraftaki uzun kılların gerisinde, iki sıra halinde kısa kıllar yer almaktadır.

3 Corti Organı

Kohlear kanalın tabanı bazilar zardır ve **Corti organını** taşır. Corti organı, kulağın mekanoreseptörlerini içerir; bu kıl hücrelerinin kılları, kohlear kanal içerisine uzanır. Bu kılların çoğu, tektorial zara tutunmuştur; tektorial zar ise, Corti organının üzerinde bir tente gibi durmaktadır. Ses dalgalarının bazilar zarı titreştirmesi, kılların bükülmesine ve kıl hücrelerinin depolarizasyonuna yol açar.

4 Kıl Hücresi

Her kıl hücresinden çıkan uzantı, çubuk biçiminde "kıl" demetidir; bu demetlerin her birinin ortasında aktin filamentler vardır. Sese cevap olarak bazilar zarın titreşimi, kıl hücrelerini yükseltir ve alçaltır; bu sırada kıllar çevredeki sıvıya ve tektorial zara dayanarak bükülür. Demetin içerisindeki kıllar hareket ettirildiğinde, mekanoreseptörler aktive edilir, yani kıl hücresinin zar potansiyeli değişir.

İşitme

Gitar çalmak gibi ya da sizin öğretmeninizin ses telleri gibi titreşen nesneler, çevredeki havada basınç dalgaları yaratır. *İşitme* olayında, kulak bu mekanik uyarıları (basınç dalgalarını) sinir impulslarına dönüştürür ve beyin ses olarak algılar. Çevremizdeki konuşmaları, müziği ya da diğer sesleri duymak, **kıl hücreleri** sayesinde olur; duyu reseptörü olan bu hücrelerin yüzeyindeki kıl benzeri uzantılar, hareketi saptar. Ancak, titreşim dalgaları kıl hücrelerine ulaşmadan önce, birkaç yardımcı yapı tarafından yükseltilme ve dönüştürülme işlemine uğratılırlar.

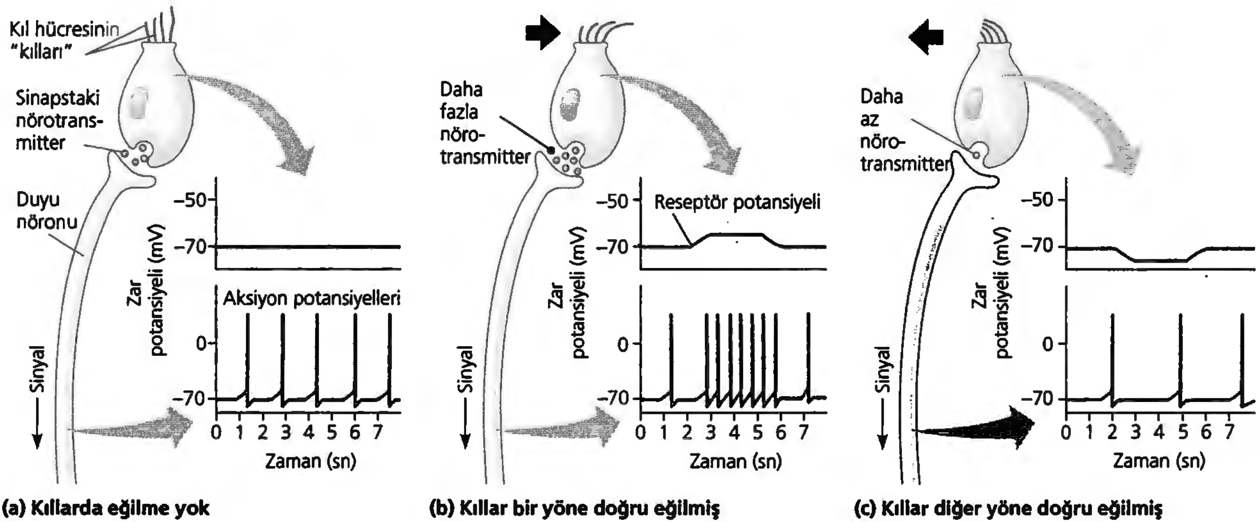
İşitme olayındaki ilk basamaklar, hareket eden havanın titreşimlerini sıvı içerisindeki basınç dalgalarına dönüştüren kulaktaki yapıların, devreye girmesini gerektirir. Hareketli hava dış kulağa ulaştığında, kulak zarının titreşimine yol açar. Orta kulağın üç kemiği, titreşimleri, kohleanın üzerinde bir zar olan oval pencereye iletir. Bu kemiklerden biri olan üzengi kemiği, oval pencereyi titreştirdiği zaman, kohleanın içerisindeki sıvıda (perilenf denir) basınç dalgaları yaratır.

Basınç dalgaları vestibüler kanala girdiğinde, kohlear kanalı ve bazilar zarı aşağı doğru iter. Buna cevap olarak, bazilar zar ve bağlı olan kıl hücreler, aşağı-yukarı titreşir. Hareketli kıl hücrelerinden dışarı doğru uzanan kıllar, onların hemen yukarısında sabit konumda duran tektoriyal zar tarafından eğilir (bakınız Şekil 50.10). Her bir titreşim ile kıllar önce bir yöne sonra diğer yöne doğru eğilir. Kıl hücrelerindeki mekanoreseptörler, iyon kanallarının açılıp kapanmasıyla cevap verirler. **Şekil 50.11**'de gösterildiği gibi, bir yöne doğru eğilme kıl hücrelerini depolarize ederek nörotransmitter madde salınışını ve işitme siniri boyunca beyne yönlendirilen aksiyon potansiyellerinin frekansını artırır. Kılların diğer yöne doğru eğilmesi, kıl hücrelerini hiperpolarize ederek nörotransmitter madde salınışını ve işitme siniri algılama frekansını indirger.

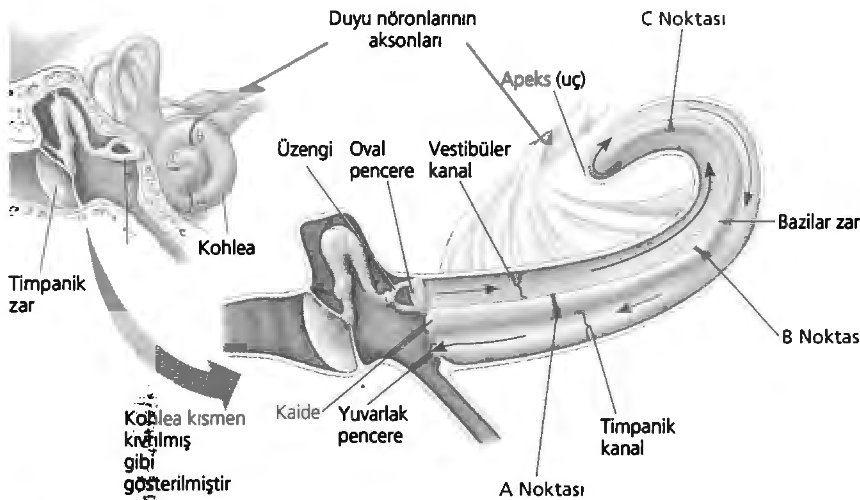
Kulak içerisinde basınç dalgalarının yansımasını ve bunun yaratacağı uzun süreli duyu alımını ne önlemektedir? Basınç dalgaları vestibüler kanal boyunca ilerlerken, kohleanın ucunu (apeks) geçerler. Dalgalar, daha sonra, timpanik kanal boyunca ilerlemeye devam ederler ve **yuvarlak pencereye** çarptıklarında yok olurlar (**Şekil 50.12a**). Ses dalgalarının sönmesi, aygıtı, gelecek olan sonraki titreşimler için hazır hale getirir.

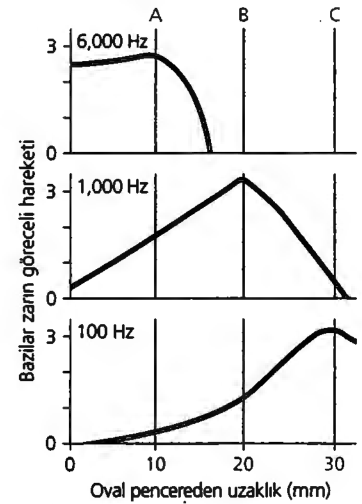
Kulak, beyine sesle ilgili iki önemli değişken hakkında bilgi gönderir: sesin gücü ve sesin perdesi. *Sesin gücü* (yüksekliği), ses dalgasının genliği ya da yüksekliği ile saptanır. Büyük genliğe sahip olan ses dalgası, bazilar zarın daha güçlü titreşimine yol açarak kıl hücreleri üzerindeki kılları daha fazla eğer ve duyu nöronlarında daha fazla aksiyon potansiyeli oluşmasına neden olur. *Sesin perdesi*, birim zamanda titreşim sayısı olan ses dalgası frekansının bir fonksiyonudur. Yüksek frekanslı dalgalar, yüksek perdeli ses üretirken düşük frekanslılar düşük perdeli ses üretir. Perde, yaygın olarak, saniyedeki devir ya da hertz (Hz) olarak ifade edilir. Sağlıklı genç bir insan, 20-20.000 Hz arasındaki sesleri, köpekler 40.000 Hz yükseklikteki sesleri duyabilmektedir. Yarasalar ise 100.000 Hz gibi oldukça yüksek frekansta sesler çıkarmakta ve bu sesleri duyabilmektedir; yarasalar bu yeteneklerini nesnelerin yerini saptamada kullanmaktadır.

Bazilar zar, uzunluğu boyunca aynı özellikte (tekdüze) olmadığından kohlea, ses perdelerini ayırt edebilir: bazilar zar, kohleanın kaidesinde yani oval pencerenin yakınında nispeten daha dar ve sert, uç kısımda (apekste) ise daha geniş ve daha esnektir. Bazilar zarın her bölgesi, belirli bir titreşim frekansına ayarlanmıştır (**Şekil 50.12b**). Herhangi bir anda,



▲ **Şekil 50.11 Kıl hücreleri tarafından duyunun alınması.** İşitme ve denge için gerekli olan omurgalı kıl hücreleri, bir demet oluşturan "kıllara" sahiptir ve çevrelerindeki sıvı hareket ettiğinde eğilmektedirler. Her kıl hücresi, CNS'ye aksiyon potansiyellerini ileten duyu nöronu ile yapmış olduğu sinapsta egzite edici nörotransmitter salar. Demetin bir yöne doğru eğilmesi, kıl hücrelerini depolarize ederek onların daha fazla nörotransmitter salmasına ve duyu nöronunda aksiyon potansiyeli frekansında artışın olmasına yol açar. Diğer yöne doğru eğilme ise zıt etki yaratır.





(a) Üzenginin oval pencereye karşı titreşimi, kohleanın sıvısı (perilenf; mavi) içerisinde basınç dalgaları (siyah oklar) üretir. (Şekil çizilirken, sağ taraftaki kohlea kısmen kıvrık çizilmiştir).Vestibüler kanal yoluyla dalgalar uca ulaşır ve bazaldeki timpanik kanal yoluyla geriye doğru ilerler. Dalgalardaki enerji, bazilar zarın (pembe) titreşmesine yol açar ve kıl hücreleri (gösterilmemiş) uyarır. Bazilar zarın esnekliği, kendi uzunluğu boyunca değiştiğinden zar boyunca her nokta, belirli bir frekanstaki dalgaya cevap olarak maksimum şekilde titrer.

(b) Bu grafikler, yüksek (üstte), orta (ortada) ve düşük (altta) olmak üzere üç farklı frekans için bazilar zar boyunca titreşim tarzlarını göstermektedir. Daha yüksek frekans, oval pencereye daha yakın olan titreşimdir

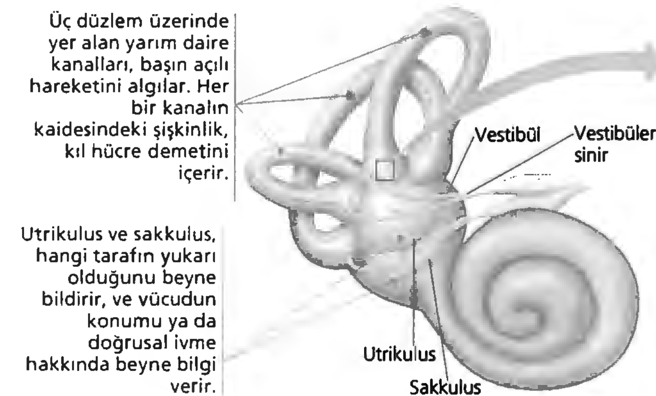
▲ **Şekil 50.12 Kohleada sinyal dönüştürülmesi.**

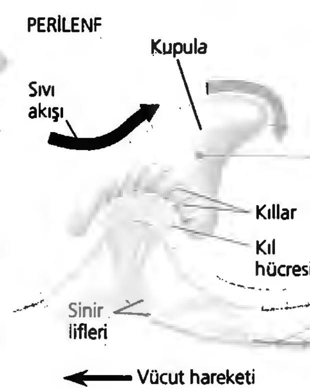
? *Müzikal ses tonu, her biri farklı frekansa sahip ses dalgalarından meydana gelmiş birkaç notadan oluşur. Bir ses tonu duyduğunuzda, bu notalar vücudunuzda nerede birleştirilir?*

zarın en fazla titreşen kısmı, beyne giden nöral yolda en yüksek frekansta aksiyon potansiyeli ortaya çıkmasını sağlar. Beyin korteksi içerisinde, ses perdesinin gerçek algılanması gerçekleşir. İşitme siniri içerisindeki aksonlar, sinyallerin ortaya çıktığı bazilar zarın bölgesine göre, beyin korteksindeki işitme alanlarına uzanırlar. Bizim korteksimizdeki belirli bir yer uyarıldığında, o bölgeye özgü ses perdesini algılarız.

Denge

İnsanın ve diğer birçok memeli hayvanın iç kulağındaki bazı organlar, vücudun hareketini, konumunu ve dengesini algılar. Oval pencerenin gerisinde konumlanmış olan vestibül, **utrikulus** ve **sakkulus** adı verilen iki odacık içerir; bu odacıklar bizim, yerçekimine ya da doğrusal harekete göre konum almamızı sağlar (**Şekil 50.13**). Bu odacıkların her biri, kılları jelatinimsi madde içerisine uzanan kıllı hücre tabakasına sahiptir. Otolit ("kulak taşları") denen kalsiyum karbonattan oluşmuş küçük birçok tanecik, bu jel içerisinde gömülüdür. Başınızı eğdiğinizde, otolitler, jel içerisine uzanan kıllara baskı yapar. Reseptör olan bu kıl hücrelerinde kılların bu şekilde eğilmesi, duyu nöronlarının çıktısındaki bir değişikliğe dönüştürülür; ve sizin başınızın hangi açıda olduğuna ilişkin olarak beyne sinyal gönderir. Otolitler, aynı za-





▲ **Şekil 50.13 İç kulaktaki denge organları.**

manda, hızlanmayı algılama yeteneğinizden de sorumludur; örneğin içerisinde oturduğunuz duran bir arabanın harekete geçtiği zaman bunu algılamanızda olduğu gibi. Utrikulus yatay olarak ve sakkulus dikey olarak konumlandığından, hem ileriye-geriye doğru ve hem de yukarıya-aşağıya doğru gerçekleşen hareketleri algılayabilirsiniz.

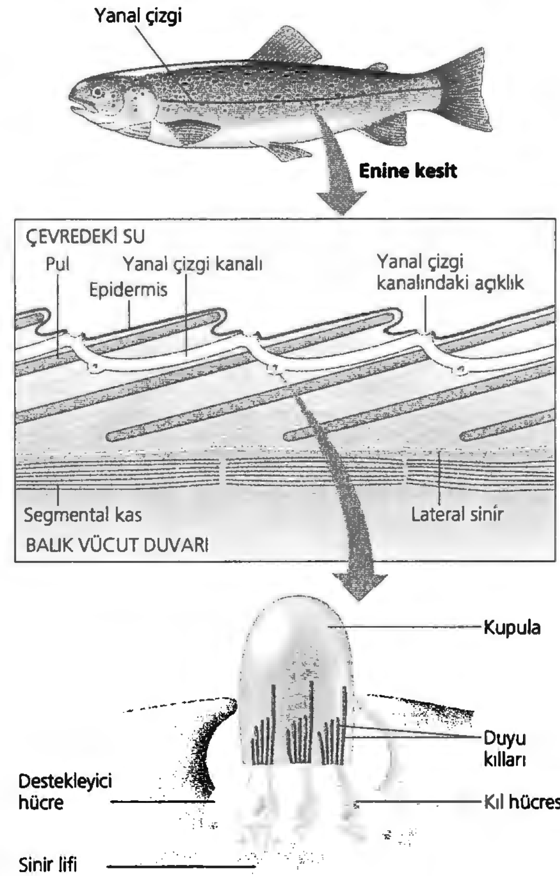
Utrikulus ile bağlantılı olan üç yarım daire kanalı, başın döndürülmesini ve açısal ivmenin diğer formlarını saptar (bakınız Şekil 50.11). Her kanal içerisindeki kıl hücreleri, tek bir demet oluşturur; bu demetteki hücrelerin kılları, kupula denen jelatinimsi başlık içerisine uzanır. Üç kanal, uzamsal olarak üç ayrı düzlemde yer aldığından başın herhangi yöndeki açısal hareketini saptayabilir. Örneğin eğer başınızı sola ya da sağa çevirirseniz yatay kanalın içerisindeki sıvı, kupulayı iterek kılların yönünü değiştirir. Beyin, duyu nöronu tarafından üretilen impulsta ortaya çıkan değişiklikleri, başın döndürüldüğü şeklinde yorumlar. Eğer bir nokta üzerinde dönerseniz, sıvı ve kanal sonunda dengeye gelir ve siz duruncaya kadar bu durumda kalır. O noktada, hareket eden sıvı, durağan kupula ile karşılaşır ve baş dönmesi dediğimiz açılı sahte hareket hissini yaratır.

Diğer Omurgalılarda İşitme ve Denge

Memelilerin işitme aygıtının aksine, balıkların kulağı vücut dışına açılmaz ve ne kulak zarı ne de kohlea bulunmaz. Ses dalgalarının yol açtığı su titreşimleri, başın iskelet elemanlarıyla iç kulak çiftine iletilir; iç kulakta hareket hainde olan otolitler konumlanmıştır ve kıl hücrelerini uyarırlar. Balığın hava dolu yüzme kesesi de (bakınız Şekil 34.16) sese yanıt olarak titreşir. Aralarında yayınbalıklarının ve golyan balıklarının yer aldığı bazı balıklar, yüzme kesesinden iç kulağa titreşimleri ileten bir seri kemiğe sahiptir.

Bölüm 34'de tartışıldığı gibi, bazı balıklar ve sucul amfibiler, vücutlarının her iki yanında **uzanan yanal çizgi sistemine** sahiptir (**Şekil 50.14**). Sistem, düşük frekans dalgalarını, memelilerin iç kulağındakine benzerlik gösteren bir mekanizmayla saptayan mekanoreseptörler içerir. Hayvanın çevresinden gelen su, çok sayıda delikten yanal çizgi sistemine girer ve tüp boyunca akarak mekanoreseptörleri geçer. Bizim yarım daire kanallarımızda olduğu gibi reseptörler, kılları jelatinimsi başlık ya da kupula içerisine gömülü olan kıl hücreleri demetinden oluşmuştur. Su hareketi, kupulayı eğerek kıl hücrelerinin depolarizasyonuna ve aksiyon potansiyellerinin üretimine yol açar ve aksiyon potansiyelleri duyu nöronlarının aksonlarıyla beyne iletilir. Balık, bu şekilde, kendi üzerinden akan su akıntısının yönünü ve hızını ya da suyun hareketini algılar. Yanal çizgi sistemi, aynı zamanda, av, avcı ve diğer hareketli nesneler tarafından yaratılan su hareketlerini ve titreşimleri saptar.

Karasal omurgalılarda iç kulak, işitme ve dengenin temel organı olarak gelişmiştir. Bazı amfibiler, genç evrede yanal çizgi sistemine sahiptir; fakat karasal ortamda yaşayan ergin bireylerde yoktur. Su kurbağalarının ya da kara kurbağalarının kulağında, havadaki ses titreşimleri, vücut yüzeyindeki kulak zarı ve orta kulaktaki tek bir kemik tarafından iç kulağa iletilir. Memeliler gibi, kuşlar ve diğer sürüngenler, kohleaya sahiptir. Bununla birlikte ses, amfibilerdeki gibi, kulak zarından sürüngenlerin iç kulağına tek bir kemikle iletilir (bakınız Şekil 34.37).



▲ **Şekil 50.14 Bir balıkta yanal çizgi sistemi.** Sistemden geçen su, kıl hücrelerin eğilmesini sağlar. Kıl hücreler, enerjiyi reseptör potansiyeline dönüştürerek, beyne gidecek aksiyon potansiyellerini tetiklerler. Yanal çizgi sistemi, bir balığın, su akıntılarını, hareketli cisimlerin basınç dalgalarını ve su içinde iletilen düşük frekanslı sesleri izlemesini sağlar.

KAVRAM KONTROLÜ 50.2

1. Okyanusun derinliklerinde ya da yeraltında yaşayan hayvanlar için statositler, nasıl uyumsaldır?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Sizin kohleanızın içerisinde bir seri basınç dalgasının, bazilar zarı apeksten kaideye doğu dereceli olarak hareket ettirecek şekilde titreştirdiğini varsayın. Beyniniz bu uyarıyı nasıl yorumlayacaktır?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer üzengi kemiği diğer orta kulak kemikleriyle ya da oval pencereyle kaynaşmış olsaydı, bu durum işitmeyi nasıl etkileyecekti? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **50.3**

Çeşitli hayvanlardaki görme reseptörleri, ışık absorblayan pigmentlere bağımlıdır

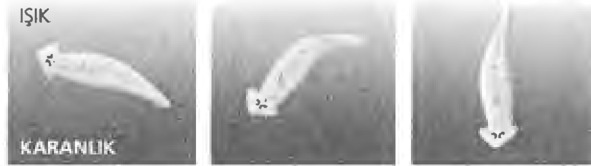
Işığı saptama yeteneği, hemen hemen hayvanların hepsinin çevreleriyle etkileşiminde, merkezi bir role sahiptir. Hayvanlar, görme için çeşitli organlar kullanmalarına karşın, ışığı yakalama için kullanılan temel mekanizmanın aynı olması, ortak bir evrimsel kökene sahip olduğunu akla getirmektedir.

Görsel Algılamanın Evrimi

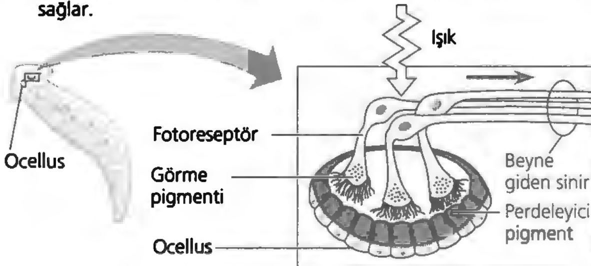
EVRİM Hayvanlar alemindeki ışık dedektörleri, sadece ışığın yönünü ve şiddetini saptayan basit bir hücre kümesinden görüntü oluşturan kompleks organlara kadar değişir. Bu çeşitlilik gösteren ışık dedektörlerinin hepsi, **fotoreseptörler** içerir; fotoreseptörler, ışık absorblayan pigment moleküllerini içeren hücrelerdir. Ayrıca, embriyonik gelişim sırasında fotoreseptörlerin nerede ve ne zaman ortaya çıkacağını belirleyen genler, yassı solucanlar, halkalı solucanlar, eklembacaklılar ve omurgalılar gibi çeşitli hayvan grupları arasında paylaşılmıştır. Böylece, çok büyük olasılıkla, tüm fotoreseptörlerin genetik temeli, en eski bilateral simetrili hayvanlarda bile mevcuttu.

Işık Saptayan Organlar

Çoğu omurgasız, ışık saptayan bir çeşit organa sahiptir. En basit olanlardan bir tanesi, planaryalarınkidir (**Şekil 50.15**). Bazen göz benekleri denen bir çift ocelli (tekili, *ocellus*), baş bölgesinde konumlanmıştır. Koyu pigmentli hücrelerin oluşturduğu tabaka, üç taraftan osellusların etrafını çevirerek ışık girişini engeller. Her osellustaki fotoreseptörler, ışığı sadece, pigmentli hücrelerin olmadığı yerdeki açıklıktan alır. Bir osellusun açıklığı, hafifçe ileride ve solda; ve diğer osellusunki hafifçe ileride ve sağda olmak üzere karşı karşıya geldiğinden, planaryanın bir tarafından parlayan ışık, sadece o taraftaki osellusu uyarır. Planaryanın beyni, iki osellustan gelen aksiyon potansiyel oranını karşılaştırır ve dönüş hareketlerini, iki osellustan gelen uyarıları en aza indirecek şekilde yönlendirir. Sonuç, planaryanın gölge bir yere ulaşıncaya kadar hareket edip ışık kaynağından uzaklaşmasıdır. Gölge yerlerdeki taşlar ya da diğer nesneler, muhtemelen hayvanı avcılardan saklamaktadır.



(a) Planaryanın beyni, iki osel gözden gelen uyarılar eşit ve minimum oluncaya değin vücudu döndürür ve hayvanın ışıktan uzaklaşmasını sağlar.

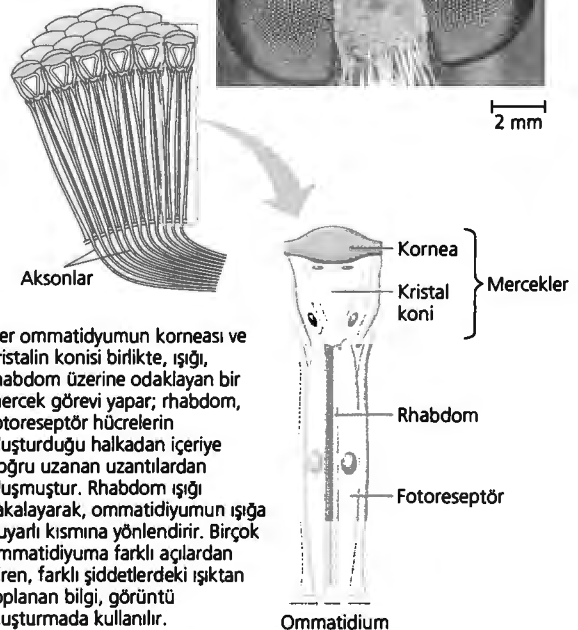


(b) Işık osellusa önden çarptığında, fotoreseptörü uyarırken arkadan çarptığında perdeleyici pigment tarafından engellenir. Bu şekilde, oselluslar ışık kaynağının yönünü işaret ederler ve ışıktan kaçma davranışını tetiklerler.

▲ **Şekil 50.15 Bir planaryada osel gözler ve konum alma davranışı.**

Bileşik Gözler

Böcekler, kabuklular (şube Arthropoda) ve bazı poliket solucanlar (şube Annelida) bileşik gözlere sahiptir. **Bileşik göz,** sayıları birkaç bin adet olabilen **ommatidium** (gözlerin "fasetleri") adı verilen ve her birinin kendisine ait ışık odaklayıcı merceği bulunan ışık algılayıcılarından oluşur (**Şekil 50.16**). Her ommatidiyum, görüş alanının çok küçük bir kısmından gelen ışığı saptar. Bileşik göz, hareket algılamakta son derece etkin olup, sürekli avlanma tehlikesi içindeki uçucu böcek ve küçük hayvanlar için bu önemli bir uyumdur. İnsan gözü saniyede sadece 50 kadar ışık yanıp-sönmesini ayırt edebilirken bazı böceklerin bileşik gözleri



(a) Bir sineğin fasetli gözleri, bu fotomikrografta, tekrarlanan desen şeklinde görüntü vermektedir.

(b) Her ommatidyumun korneası ve kristalin konisi birlikte, ışığı, rhabdom üzerine odaklayan bir mercek görevi yapar; rhabdom, fotoreseptör hücrelerin oluşturduğu halkadan içeriye doğru uzanan uzantılardan oluşmuştur. Rhabdom ışığı yakalayarak, ommatidiyumun ışığa duyarlı kısmına yönlendirir. Birçok ommatidiyuma farklı açılardan giren, farklı şiddetlerdeki ışıktan toplanan bilgi, görüntü oluşturmada kullanılır.

▲ **Şekil 50.16 Bileşik gözler.**

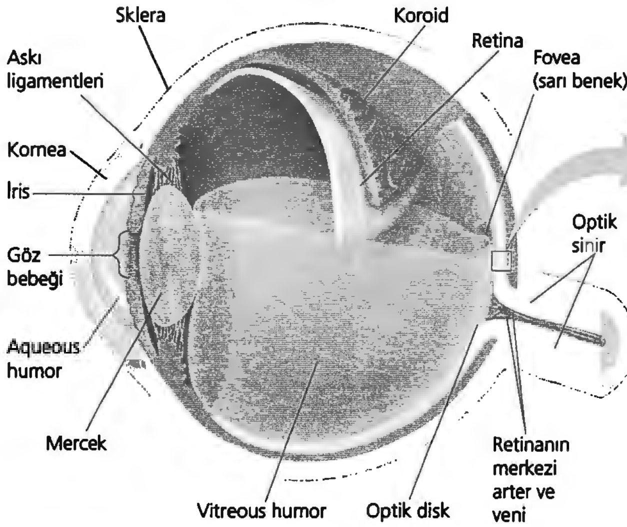
altı kat daha hızlı yanıp sönmeyi saptayabilir. (Eğer böcekler sinemaya girecek olurlarsa, bu böcekler film oynamaya başlatıldığında filmdeki her bir kareyi rahatlıkla hareketsiz resim olarak görecektir). Ayrıca böceklerin renk görmeleri son derece gelişmiş olup, bazıları (arılar dahil) elektromanyetik spektrumun mor ötesi (UV) bölgesini bile görebilmektedirler. İnsanlar UV ışığını göremediklerinden, arıların ve diğer böceklerin çevrede saptadıkları farklılıkları fark edemeyiz. Hayvan davranışlarını incelerken, kendi duyularımızla kıyaslayarak, diğer türlerin duyuları hakkında fikir oluşturamayız; farklı hayvanlar, farklı duyarlılıklara ve farklı beyin organizasyonuna sahiptir.

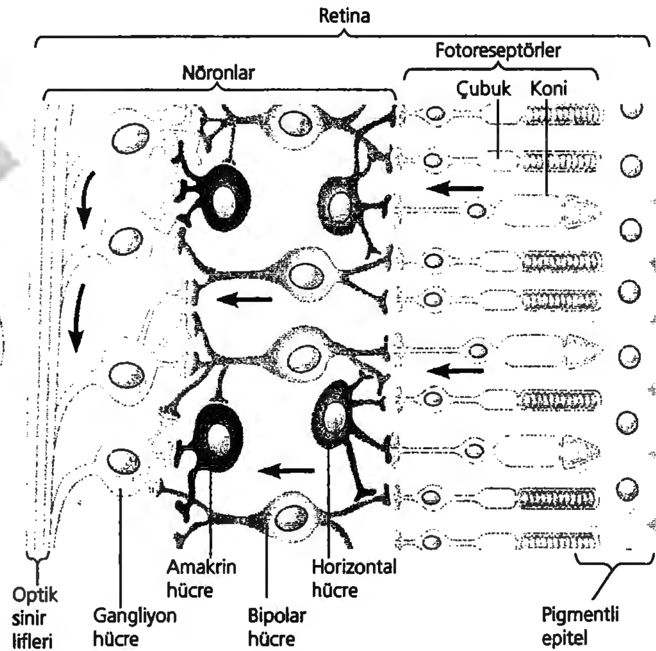
Tek Mercekli Gözler

Omurgasızlar arasında **tek mercekli gözler**, bazı denizanalarında, poliket solucanlarda, örümceklerde ve birçok yumuşakçada bulunur. Tek mercekli göz, sanki bir fotoğraf makinesi gibi çalışır. Örneğin, bir ahtapot ya da mürekkepbalığının gözü, ışığın girdiği **pupilla** (göz bebeği) denilen küçük bir açıklığa sahiptir. Fotoğraf makinesinin ayarlanabilir diyaframı gibi, **iris** kasılıp genişlemek suretiyle

▼ Şekil 50.17

İnceleme İnsan Gözünün Yapısı





1 Gözün genel yapısı

Dış taraftan başlayarak insan gözü, bir muköz zar olan konjunktiva (gösterilmemiş), bağ doku tabakası olan sklera ve ince, pigmentli bir tabaka olan koroid ile çevrelenmiştir. Sklera, ön tarafta şeffaf olan *korneayı* oluşturur ve koroid, renkli *irisi* meydana getirir. İris, büyüklüğünü değiştirmek suretiyle irisin ortasındaki bir delik olan göz bebeğine giren ışık miktarını ayarlar. Koroidin hemen iç tarafında, **retinanın** sinirleri ve fotoreseptörleri, göz küresinin en iç tabakasını oluşturur. Optik sinir, optik diskten (kör nokta) gözü terk eder.

Proteinden oluşmuş saydam bir disk olan **mercek**, gözü iki odacığa böler. Merceğin önünde, berrak sulu bir madde olan *aqueous humor* bulunur. Bu sıvıyı boşaltan kanalların tıkanması, glokoma neden olabilir; glokomda göz içi basıncının artması, optik sinire zarar vererek görme kaybına yol açabilir. Merceğin gerisinde jelimsi bir madde olan *vitreous humor* yer alır (burada, göz küresinin alt kısmında gösterilmiştir).

2 Retina

Işık (yukarıdaki görüntüde sol taraftan geliyor), farklı biçime ve işleve sahip iki fotoreseptör çeşidi olan çubuk ve konilere ulaşmadan önce, büyük ölçüde şeffaf olan sinir tabakasından geçerek retinaya çarpar. Daha sonra, retinanın nöronları fotoreseptörler tarafından yakalanmış olan görme ile ilgili bilgiyi, kırmızı oklarla gösterilmiş yollarla optik sinire ve beyne gönderir. Her *bipolar hücre* birkaç çomak ve koniden bilgi alır; ve her *gangliyon hücre*, birkaç bipolar hücreden bilgi toplar. *Horizontal* ve *amakrin hücreleri* retinayı geçen bilgileri bütünleştirir.

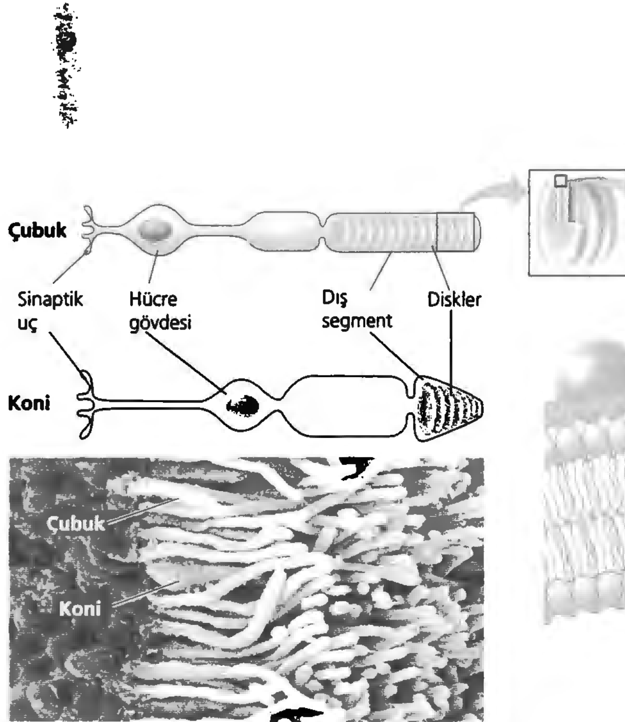
Optik disk denen retinanın bir bölgesi, fotoreseptörlerden yoksundur. Sonuç olarak, burada ışık saptanamadığından bu bölge "kör noktayı" oluşturur.

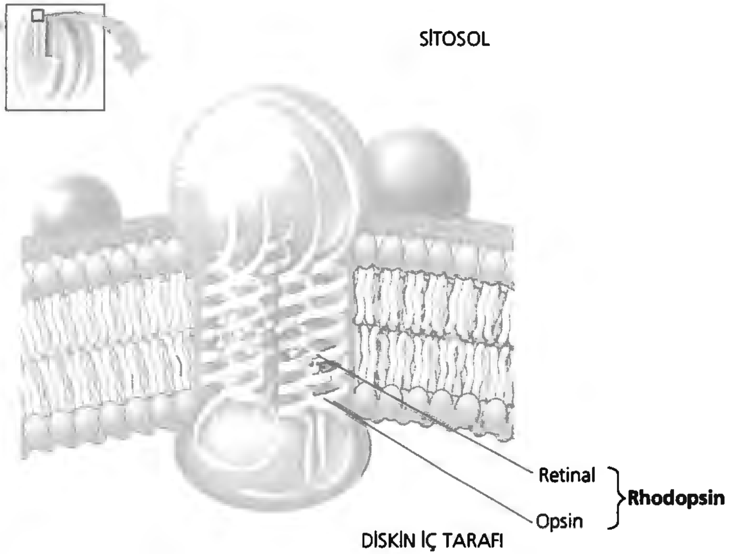
pupillanın çapını değiştirir ve daha az ya da daha fazla ışık geçişini sağlar. Göz bebeğinin gerisinde yer alan tek bir mercek, fotoreseptörlerden oluşan tabaka üzerine ışığı odaklar. Kameranın odaklama hareketine benzer şekilde, omurgasızların tek mercekli gözündeki kaslar, merceği ileri-geri hareket ettirerek farklı uzaklıktaki nesneleri odaklar.

Omurgalıların hepsinin gözleri, tek merceğe sahiptir. Balıklarda odaklama olayı, omurgasızlardaki gibidir; yani mercek ileri-geri hareket ettirilir. İnsan dahil diğer türlerde odaklama işlemi, merceğin biçimi değiştirilerek gerçekleştirilir. Dikkatimizi omurgalıların görme sistemi üzerine çevirdiğimizde, bu mekanizmayı öğreneceğiz ve görsel algılamayı daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Omurgalıların Görme Sistemi

İnsan gözü, omurgalılarda görme ile ilgili modelimiz olarak hizmet edecektir. Ayrıntıları **Şekil 50.17**'de gösterildiği gibi görme olayı, ışık fotonları göze girip çomak ve koni hücrelerine çarptığı zaman başlar. Orada her fotonun enerjisi, retinaldeki tek bir kimyasal bağın konfigürasyonundaki bir değişim ile yakalanır.





3 Fotoreseptör Hücreler

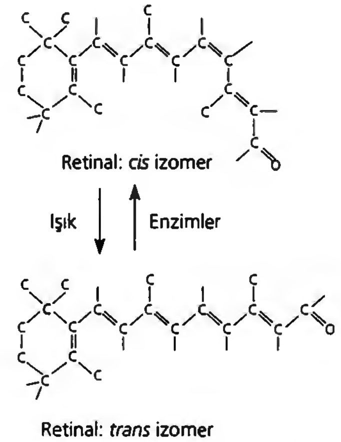
İnsanlar, fotoreseptör hücrelerin iki ana tipine sahiptir: çubuk ve koni. Çubuk ya da koninin dış segmentinde , içlerinde *görme pigmentlerinin* gömülü olduğu zarsı disk yığınları vardır. **Çubuklar** ışığa daha duyarlıdır; fakat rengi ayırt edemezler; onlar bize geceleyin görebilmemizi sağlar; fakat sadece siyah ve beyaz görürüz. **Koniler**, renkli görmeyi sağlar; fakat az duyarlıdırlar ve geceleyin görmeye katkıları çok azdır. Konilerin üç tipi vardır. Bunların her biri, görünebilir spektrumun farklı kısmına duyarlıdır; ve optimum cevabı kırmızı, yeşil ya da mavi ışığa karşı verirler.

Yukarıda gösterilmiş olan renkli SEM'de koniler (yeşil), çubuklar (açık bej) ve komşu nöronlar (mor) olarak görünmektedir. Bu preparatta kaldırılmış olan pigmentli epitelyum, sağ tarafta gösterilmiştir.

4 Görme Pigmentleri

Omurgalıların görme pigmentleri, bir zar proteini olan **opsine** bağlanmış **retinal** denen (vitamin A türevi) ışık absorblayan molekülden oluşmuştur. Her bir opsin molekülünün yedi tane α heliksi, disk zarında bir taraftan diğer tarafa uzanır. Burada gösterilmiş olan, çubuk hücrelerinin görme pigmentlerine **rhodopsin** adı verilir.

Retinal, iki izomer olarak bulunur. Işığın absorpsiyonu, retinal formunda yer alan bir bağı *cis* durumundan *trans* durumuna çevirir ve molekülü açılı bir biçimden düz bir biçime dönüştürür. Konfigürasyondaki bu değişiklik, retinale bağlı olan opsin proteinini kararsız hale getirir ve aktive eder.



Gözde ışığın tespit edilmesi, görme olayında ilk evre olmasına karşın, unutmamak gerekir ki aslında "gören", beyindir. Böylece, görme olayını anlamak için, retinal tarafından ışığın alınmasının aksiyon potansiyeli üretimini nasıl değiştirdiğini ve ondan sonra da bu sinyallerin, görüntülerin algılandığı beynin görme merkezine nasıl gönderildiğini incelemeliyiz.

Gözde Duyu Dönüştürme İşlemi

Görmeyle ilgili bilgilerin sinir sistemine iletim işlemi, *cis*-retinalin *trans*-retinale dönüşümünün ışıkla uyarılmasıyla başlar. **Şekil 50.18**'de görüldüğü gibi bu dönüşüm, rhodopsini aktive eder; rhodopsin de G proteinini aktive eder; G proteini ise siklik GMP'yi hidrolize edebilen bir enzimi aktive eder. Karanlıkta, fotoreseptör hücrelerdeki siklik GMP, sodyum iyon (Na^+) kanallarına bağlanır ve onları açık tutar. G protein-bağımlı yol, aktive edildiği zaman siklik GMP yıkılır, Na^+ kanalları kapanır ve hücre hiperpolarize olur.

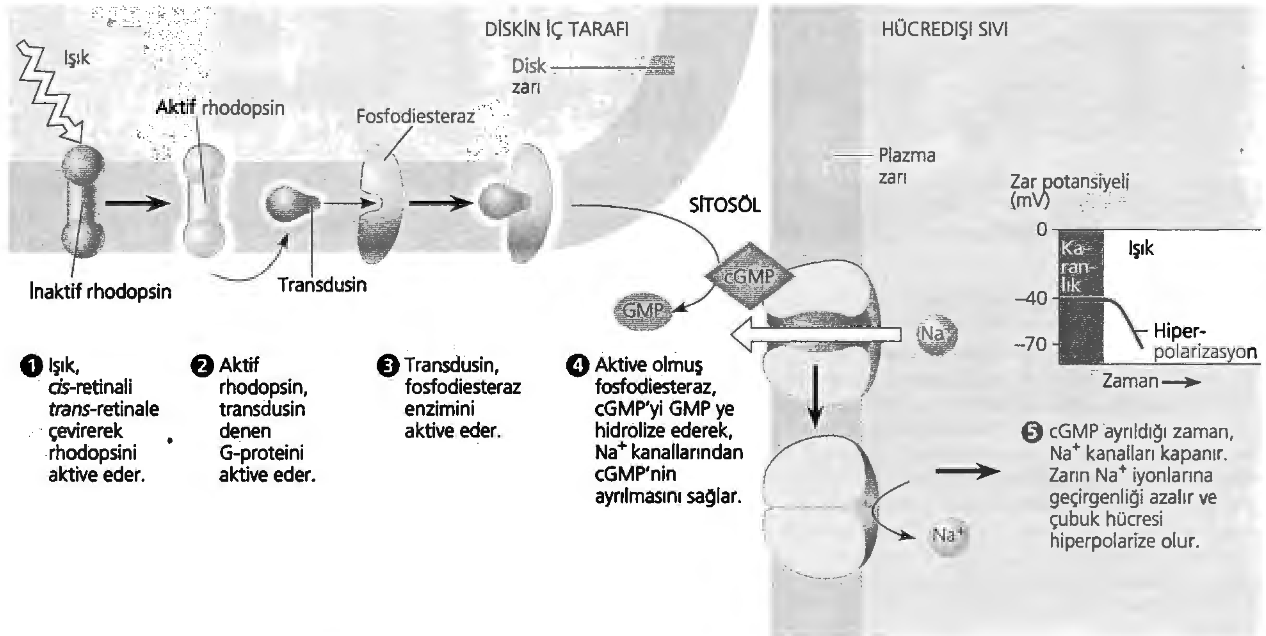
Enzimler retinali geriye *cis* formuna dönüştürdüğünde rhodopsini inaktif durumuna döndürerek, fotoreseptör hücrelerdeki sinyal dönüştürme yolunu, normal olarak keser. Bununla birlikte, çok parlak ışıkta, rhodopsin aktif olarak kalır; ve çubuk hücrelerindeki cevap doymuş hale gelir. Eğer göze giren ışık miktarı aniden azalacak olursa, çubuk hücreleri, birkaç dakika için yeniden tam duyarlık kazanmaz. Parlak gün ışığından sinema salonuna ya da başka bir karanlık ortama girdiğinizde, geçici olarak kör olmanızın nedeni budur. (Işık aktivasyonu, rhodopsinin rengini mordan sarıya değiştirdiğinden, içlerindeki ışık cevabı doyurulmuş olan çubuk hücreleri, genellikle "ağartılmış" olarak tanımlanır).

Retinada Görme İle İlgili Bilginin İşlenmesi

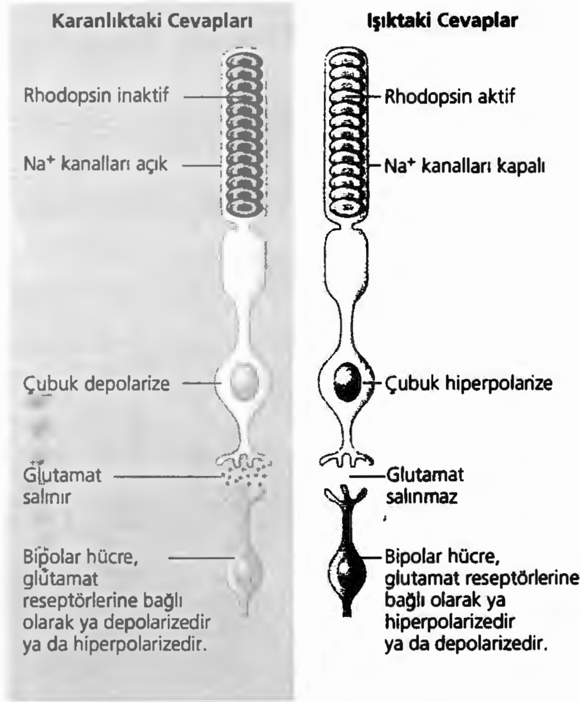
Görme ile ilgili bilgiyi işleme, retinanın kendisinde başlar; burada çubuk ve koni hücrelerinin her ikisi de bipolar hücrelerle sinaps yapar (**Şekil 50.19**). Karanlıkta, çubuk ve koniler, depolarizedir ve bu sinapslarda sürekli olarak nörotransmitter glutamat salarlar (bakınız Tablo 48.2). Bazı bipolar hücreler, glutamata cevap olarak depolarize olurken diğerleri hiperpolarize olur. Bir bipolar hücre bu iki cevaptan hangisini sergileyeceği, sinapstaki yüzeyinde yer alan glutamat reseptörünün tipine bağlıdır. Çubuk ve konilere ışık çarptığı zaman hiperpolarize olurlar ve glutamat salıvermeyi durdururlar. Buna cevap olarak, glutamatla depolarize olmuş bipolar hücreler hiperpolarize; glutamatla hiperpolarize olmuş olanlar ise depolarize olur.

Bipolar hücrelere ilave olarak, retinada bilgi işleme, diğer üç çeşit nörona gereksinim duyar- gangliyon, horizontal ve amakrin hücreleri (bakınız 50.17).

Çubuk ve konilerden gelen sinyaller, retinada birkaç farklı yol izleyebilir. Bazı bilgiler, doğrudan fotoreseptörlerden bipolar hücrelere ve gangliyon hücrelerine geçer. Diğer durumda, horizontal hücreler sinyalleri, bir çubuk ya da koni hücresinden diğer fotoreseptörlere ve birkaç bipolar hücreye taşır. Aydınlatılmış çubuk ya da koni hücresi, bir horizontal hücreyi uyardığı zaman, horizontal hücre, daha uzaktaki fotoreseptörleri ve aydınlatılmamış bipolar hücreleri inhibe

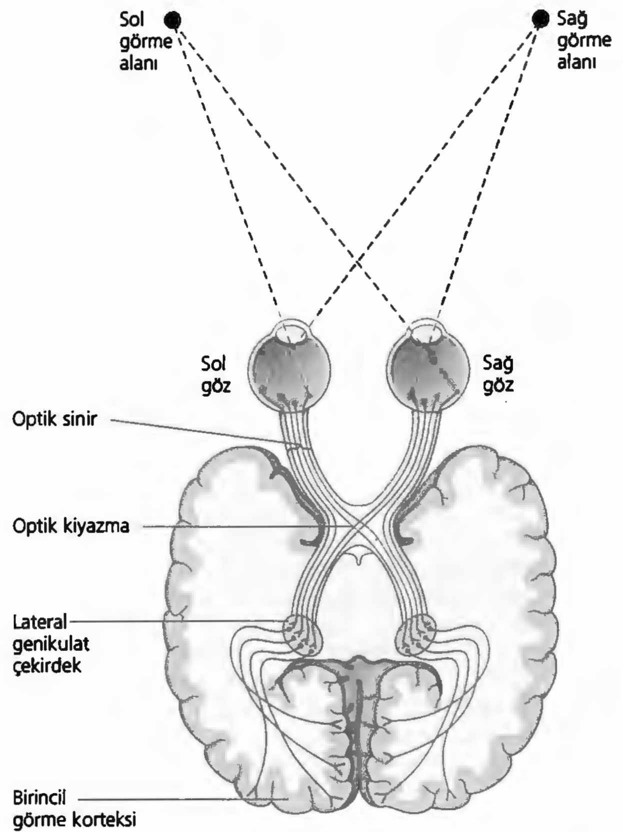


▲ **Şekil 50.18 Bir çubuk hücresinde reseptör potansiyelinin üretilmesi.** Çubuklarda (ve konilerde), ışık tarafından tetiklenen reseptör potansiyeli, depolarizasyon olmayıp bir hiperpolarizasyondur.



▲ **Şekil 50.19 Çubuk hücrelerinde ışıkta ve karanlıkta sinaptik aktivite.**

? *Çubuklar gibi koni hücreleri de rhodopsin inaktif olduğu zaman depolarizedir. Koni olayında, bunun karanlığa karşı bir cevap olduğunu söylemek, niçin yanıltıcı olabilir?*



▲ **Şekil 50.20 Görüşün sinirsel yolları.** Her optik sinir, Lateral genikulat çekirdeklerle sinaps yapan milyonlarca akson içerir. Çekirdekler, görme duyumuzun oluşmasında rol oynayan birçok beyin merkezinden ilki olduğuna inanılan görme korteksine aktarır.

eder. Sonuç, ışığı alan bölgenin daha aydınlık ve çevresindeki alanın daha da karanlık görünmesidir. Bütünleştirmenin bu formuna **lateral inhibisyon (yanal engelleme)** adı verilir; bu olayda görüntünün kenarları daha keskinleştirilir ve netliği artırılır. Amakrin hücreler bazı bilgileri, bir bipolar hücreden birkaç gangliyon hücreye dağıtır. Lateral inhibisyon, amakrin hücrelerin gangliyon hücrelerle etkileşimiyle tekrarlanır ve beyindeki görme ile ilgili işlemin tüm kademelerinde gerçekleşir.

Tek bir gangliyon hücre, her biri belirli bir alandan gelen ışığa cevap veren çubuk ve koni dizisinden gelen bilgiyi alır. Bir gangliyon hücreyi bilgiyle besleyen çubuk ve koniler, birlikte, *alıcı alanı* belirler- gangliyonun cevap verebildiği görsel alan kısmı. Tek bir gangliyon hücreyi besleyen daha az sayıdaki çubuk ve koniler, daha küçük alıcı alan oluşturur. Işığın retinaya çarptığı yerdeki bilgi daha kesin olduğundan, daha küçük alıcı alan, daha net görüntü ile sonuçlanır. Foveanın gangliyon hücreleri, çok küçük alıcı alanlara sahiptir; onun için, görme keskinliği (netliği) foveada yüksektir.

Beyinde Görme İle İlgili Bilginin İşlenmesi

Gangliyon hücrelerin aksonları, duyuları gözlerden beyne ileten optik sinirleri oluştururlar (**Şekil 50.20**). İki optik sinir, beyin korteksinin tabanının merkezine yakın kısımda **optik kiyazma** denilen bir yerde karşılaşırlar. Optik sinirlerdeki aksonlar, optik kiyazmada öylesine gönderilmektedir ki, her iki gözün sol taraftaki görme alanından gelen duyular, beynin sağ tarafına; sağ taraftaki görme alanından gelen duyular ise beynin sol tarafına iletilir. (İster sağ ister sol olsun görme ile ilgili beyindeki her alanının, her iki gözden de bilgi alması gerektiğine dikkat ediniz).

Beyin içerisindeki gangliyon hücre aksonlarının çoğu, **lateral genikulat çekirdeklerine** bağlanır. Lateral genikulat çekirdekler, beyindeki **asıl görme korteksine** uzanan aksonlara sahiptir. İlave nöronlar, bilgiyi, kortekste başka yerlerde yer alan ve görme ile ilgili bilgileri daha ayrıntılı olarak işleyen ve bütünleştiren diğer merkezlere taşır.

Görme alanındaki bilgi, retinadaki konumuna göre, sinirler aracılığıyla noktası noktasına görme korteksine yansıtılır. Beynimiz, retina üzerine düşen iki boyutlu görüntülerle ilgili çok sayıda karmaşık aksiyon potansiyel setlerini, nasıl üç boyutlu algılara dönüştürebilmektedir? Araştırmacılar, beyin korteksinin muhtemelen düzinelerce bütünleştirme merke-

zindeki yüz milyonlarca nöronu içeren en az % 30'luk kısmının, gerçekte ne "gördüğümüzü" çözümlemede görev yaptığını tahmin etmektedir. Bu merkezlerin, gördüğümüz renk, hareket, derinlik, şekil ve ayrıntıları nasıl bütünleştirdiğini saptamak, çok heyecan verici araştırma konusu olabilir.

Renkli Görme

Omurgalılar arasında çoğu balık, amfibiler, sürüngenler ve kuşlar, çok iyi bir şekilde renkli görüşe sahiptirler. İnsanlar ve diğer primatlar da renkleri mükemmel bir şekilde görürler; fakat bu yetenekleri bakımından memeliler arasında küçük bir azınlığı oluştururlar. Çoğu memeli gececidir (nokturnal) ve retinalarında yüksek oranda çubuk hücresine sahiptirler; bu, bu hayvanlara geceleyin görme sağlayan bir adaptasyondur. Örneğin, kediler, ekseriyetle geceleyin daha aktiftir; renk görme yetenekleri sınırlıdır ve muhtemelen dünyayı gün boyu pastel (soluk) olarak görmektedirler.

İnsanda rengin algılanması, her biri farklı görme pigmentine sahip -kırmızı, yeşil ve mavi- üç tipte koni hücresine dayanır. *Fotopsin* denen bu üç görme pigmenti, retinalin farklı üç opsin proteinine bağlanmasıyla oluşur. Opsin proteinleri arasındaki çok az farklılıklar, her bir fotopsinin farklı dalga boyundaki ışıkları en iyi şekilde absorblamaları için yeterli olmaktadır. Görme pigmentleri, kırmızı, yeşil ya da mavi olarak belirlenmelerine karşın onların absorpsiyon spektrumları aslında üst üste biner. Bu nedenle, beynin ara renkleri algılaması, iki ya da daha fazla sayıda koni sınıfının diferansiyel olarak uyarılmasına bağlıdır. Örneğin, hem kırmızı hem de yeşil koniler uyarıldığı zaman, hangi sınıfın daha güçlü olarak uyarıldığına bağlı olarak, biz sarı ya da turuncu görebiliriz.

Anormal renk görme, tipik olarak, bir ya da daha fazla sayıdaki fotopsin proteinlerinden sorumlu olan genlerdeki değişikliklerden kaynaklanır. Kırmızı ve yeşil pigmentlerden sorumlu olan insan genleri; X kromozomu üzerinde yer aldığından, her genin bozuk olan tek bir kopyası, erkeklerde renk köriüğüne neden olabilir (eşeye-bağlı özelliklerin kalıtımını özetleyen Şekil 15.7'ye bakınız). Bu nedenle renk körlüğü, erkeklerde bayanlardakinden daha yaygındır (erkelerde %5-8; bayanlarda %1'den daha az) ve hemen hemen tümü kırmızıyı ya da yeşili algılayamaz (mavi pigmentten sorumlu olan gen, insanın 7. kromozomu üzerindedir).

Renk körlüğü, aynı zamanda, örümcek maymunlarının (*Saimiri sciureus*) erkeklerinde dişilerindekine göre daha yaygındır; bu maymunlar, bu hastalığı çalışırken çok iyi bir deneysel model olmaktadır. Araştırmacılar, örümcek maymunları üzerinde renk körlüğünü çalışırken, 2009 yılında, gen terapisi alanında önemli bir atılımın yaptı (**Şekil 50.21**).

Görme Alanı

Beyin, sadece görme ile ilgili bilgileri işlemez, aynı zamanda hangi bilgilerin yakalanacağını da kontrol eder. Kontrolün bir önemli tipi, daha önce not edilip **Şekil 50.22**'de gösterildiği gibi odaklamadır ve bu iş, merceğin biçimi değiştirilerek gerçekleştirilir. Yakın bir nesneye odaklandığınızda, sizin göz merceğiniz daha küresel olmaya başlar. Uzak bir nesneye odaklandığınızda, merceğiniz yassılaşır. Başınızı döndürüp ve gözlerinizle belirli bir yöne doğru çevirdiğinizde, beyniniz sizin görme alanınızda neyin mevcut olacağını da belirler.

▼ **Şekil 50.21**

ETKİ

Görme İçin Gen Terapisi

Ergin hayvanlarda renkli görmedeki bozuklukların tedavi edilip edilemeyeceğini öğrenmek isteyen araştırmacılar, üzerinde çalışmak üzere, sadece iki opsin genine sahip olan örümcek maymunu seçmiştir. Bir gen tarafından kodlanan opsin, maviye duyarlıdır, diğer opsin ise allele bağlı olarak ya kırmızı ışığa ya da yeşil ışığa duyarlıdır. Kırmızı/yeşil opsin geni X-bağlı olduğundan, tüm erkekler, ya kırmızı-duyarlı ya da yeşil-duyarlı versiyonuna sahiptir; ve kırmızı-yeşil renk körüdürler. Gen terapisi deneyinde, araştırmacılar, ergin erkek maymunların retinasına eksik allel için gen içeren virüsü enjekte etti. Bundan 20 hafta sonra, koni hücrelerinde yeni opsin alleli ifade edildi ve maymunlar, renkli noktalardan oluşan alandaki kırmızıyı yeşilden ayırt etmeye başladı.



NEDEN ÖNEMLİ Bu deneyler, erginlerde, görmeyle ilgili bilgileri işlemek için gerekli olan nöral devrelerin meydana getirilebildiğini ya da aktive edilebildiğini ve gen terapisiyle çeşitli görme bozukluklarının tedavi edilebilme olasılığı olduğunu göstermektedir. Gerçi, doğumda şiddetli görme kaybına neden olan kalıtsal retina bozulması hastalığı olan Leber konjenital amaurosis (LCA) hastalığını tedavi etmede gen terapisi kullanılmıştır. LCA hastalıklı köpek ve fareler, gen terapisinin ardından normal görmeye başlamışlardır; araştırmacılar, işlevsel LCA genini taşıyan virüsleri vektör olarak kullanıp enjekte etmek suretiyle insanlarda bu hastalığı tedavi etmeyi başarmıştır.

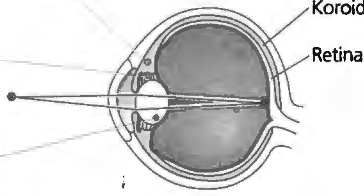
EK OKUMA F. P. M. Cremers and R. W. J. Collin, Promises and challenges of genetic therapy for blindness, *The Lancet* 374: 1569-1570 (2009).

BAĞLANTI KUR Kırmızı-yeşil renk körlüğü, örümcek maymunlarında ve insanlarda X-bağlıdır (bakınız Şekil 15.7, s.291). İnsanlardaki kalıtım modeli, neden örümcek maymunlarında görülmemektedir?

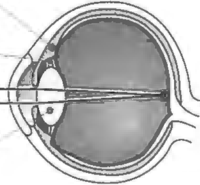
Periferik görmemiz bizim yaklaşık 180° açıya sahip bir genişlikteki nesneleri görmemize izin vermesine karşın, gözdeki fotoreseptörlerin dağılımı ne gördüğümüzü ve ne kadar iyi gördüğümüzü sınırlar. Toplam olarak, insan retinası 125 milyon çubuk hücresi ve 6 milyon koni hücresi içerir. Görme alanının merkezi olan **foveada** çubuk hücreleri yoktur, fakat koni hücreleri çok yüksek yoğunluktadırlar- her milimetre karede yaklaşık 150.000 koni hücresi bulunur. Çubukların konilere oranı, foveadan uzaklaştıkça artar ve çevresel bölgelerde sadece çubuk hücreleri yer alır. Gün ışığında en keskin görüşü, ilgili cisme doğrudan baktığınızda elde edersiniz; çünkü ışık, sizin foveanız içerisinde sıkıca paketlenmiş olan koniler üzerinde ışıldar.

▼ **Şekil 50.22 Memeli gözünde odaklama.** Silli kaslar, merceğin şeklini kontrol eder; mercek, ışığı kırarak retinaya odaklar. Mercek kalınlaştıkça, ışığın kırılması daha fazla olur.

(a) Yakın görüşte (göz uyumu)



(b) Uzak görüşte



Geceleyin, doğrudan loş ışıklı nesneye bakmak, etkili değildir; çünkü, daha duyarlı ışık reseptörleri olan çubuk hücreleri, foveanın dışında bulunur. Böylece, örneğin geceleyin sönük bir yıldızı, onun hemen yan tarafındaki bir noktaya odaklanarak en iyi şekilde görebilirsiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 50.3

1. Planaryaların ve sineklerin ışığın varlığını tespit eden organlarını karşılaştırınız. Hayvanın yaşam tarzı için her bir organın uyumsal yönü nasıldır?
2. Presbitlik, göz merceğinin elastik özelliğini kaybedip yassı biçimini koruması durumudur. Bu durumun kişinin görmesini nasıl etkilediğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer siz, kendi görüş alanınızda yüzen bir nesne algılarsanız, bu görüntünün gerçek bir nesneyi mi yoksa gözünüzdeki bir bozukluktan ya da beyninizdeki nöral devrelerden mi kaynaklandığını nasıl saptayabilirsiniz?
4. **BAĞLANTI KUR** Gözdeki retinanın işlevi ile bitki fotosistemindeki klorofil pigmentinin işlevini karşılaştırınız (bakınız Kavram 10.2, ss. 190-194).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 50.4

Tat ve koku duyularının alınması, benzer duyu reseptörleri ile gerçekleşir

Birçok hayvan, eş bulmak (erkek ipekböceği erginlerinin dişiler tarafından salgılanan feromonlara cevap vermesinde olduğu gibi), kimyasal bir madde ile işaretlenmiş olan territoriyal alanı tanımak (köpek ve kedilerin, daha önce idrarla işaretlenerek belirlenmiş olan sınırları koklamaları gibi) ve göç sırasında yön bulmaya yardımcı olmak (somonların üremek için geriye dönecekleri kendi nehirlerinin kokusunu almaları gibi) gibi amaçlarla kimyasal duyularını kullanır. Kimyasal "söyleşi", özellikle büyük sosyal gruplar halinde yaşayan arı ve karınca gibi hayvanlar için önem taşır. Tüm hayvanlarda tat ve koku duyuları, beslenme davranışı için önemlidir. Örneğin, hidra, bir bileşik olan glutatiyonu algılayınca, tentaküllerini çekerek kendi ağzına yaklaştırır; çünkü, bu bileşik, tentaküller tarafından yakalanan av tarafından salınmaktadır.

Tat ve **kokunun** algılanması, çevredeki özgül kimyasalları algılayan reseptörlere bağlıdır. Karasal hayvanlar açısından **tat**, eriyik halindeki belirli kimyasalların, **koku** ise uçucu kimyasalların algılanmasıdır. Sucul hayvanlarda tat ve koku arasında bir fark yoktur.

Böceklerin tat reseptörleri, ayaklarda ve ağız parçaları üzerinde bulunan duyu kılları içerisinde yer alır. Bu hayvanlar, tat duyularını, besini seçmek için kullanırlar. Tat alıcı bir kıl, şeker ya da tuz gibi her biri özellikle belirli bir tip kimyasal uyarıcıya özgül olan birkaç kemoreseptör içerir. Böcekler aynı zamanda, genelde antenlerinde bulunan koku kıllarını kullanarak, uçucu kimyasalları da algılayabilirler (bakınız Şekil 50.6). Böcek "kovucu" olarak satılan bir kimyasal madde olan DEET (*N,N*-dietil-meta-toluamid), aslında, sivrisineklerdeki insanın kokusunu algılayan koku reseptörlerini engelleyerek insanları sivrisinek sokmalarından korumaktadır.

Memelilerde Tat

İnsanlar ve diğer memeliler, beş çeşit tadı algılayabilir. Bunlardan dördü algıladığımız herkesin aşina olduğu tatlardır-tatlı, ekşi, tuzlu ve acı. Umami (Japoncada "lezzetli" için kullanılır) denen dördüncü tat, bir amino asit olan glutamat tarafından yaratılır. Genellikle tatlandırıcı olarak kullanılan monosodyum glutamat (MSG), et ve eski peynir yiyeceklerde doğal olarak bulunur ve bazen tat bakımından kaliteyi ortaya çıkarır.

Yıllardır birçok araştırmacı, tat alan hücrenin birden fazla çeşitte reseptörü olabileceğini varsaydı. Başka bir görüş ise her tat hücresinin sadece tek bir reseptör tipine sahip olduğunu ve programlanmış hücrenin beş tattan sadece birisini tanıyabildiğini savunmaktadır. Hangi hipotez doğrudur? Bilim insanlarının 2005'de Kaliforniya Üniversitesi, San Diego'da fare üzerinde yaptıkları çalışmada tat almayı genetik olarak yeniden programlamak için klonlanmış acı

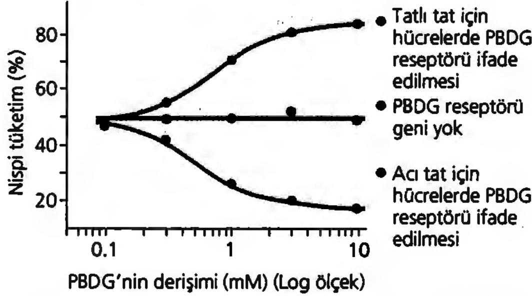
▼ **Şekil 50.23** SORGULAMA

Memeliler farklı tatları nasıl algılar?

DENEY Ken Mueller, Nick Ryba ve Charles Zuker, memelilerde tat algılanmasının temelini incelemek için, bir kimyasal madde olan fenil-β-D-glukopiranozidi (PBDG) kullandı. İnsanlar, PBDG'nin tadını son derece acı bulurlar. Bununla birlikte, farelerde PBDG için reseptörün olmadığı görülmektedir. Fareler, diğer acı maddeleri içeren suları içmekten kaçınmakla birlikte, PBDG içeren suya karşı hoşnutsuzluk göstermezler.

Muller, moleküler klonlama stratejisini kullanarak, fareler normal olarak hücrelerinde ya tatlı reseptörlerini ya da acı reseptörlerini yapmasına karşın, insan PBDG reseptörlerini yapan fare üretmeyi başardı. Farelere, birisi saf su ile dolu olan, diğeri ise değişik derişiklerde PBDG içeren su bulunan iki şişeyi tercih etmesi için verildi. Araştırmacılar, daha sonra, farelerin PBDG'ye karşı beğenilerini ya da hoşnutsuzluklarını gözlemledi.

BULGULAR



Nispi tüketim = (PBDG içeren şişeden tüketilen sıvı miktarı/ Tüketilen toplam sıvı miktarı) x %100
Nispi tüketim = (PBDG içeren şişeden tüketilen sıvı miktarı/ Tüketilen toplam sıvı miktarı) x %100

SONUÇ Araştırmacılar, tatlı tadı algılayan hücrelerde acıyı algılayan reseptörlerin varlığının, farelerin acı kimyasalı seçmesi için yeterli olduğunu buldular. Bu nedenle, araştırmacılar, memeli beyninin acı ya da tatlı tadı algılamasının sadece hangi duyu nöronun aktive edildiği temeline göre gerçekleşmiş olması gerektiği sonucuna vardılar.

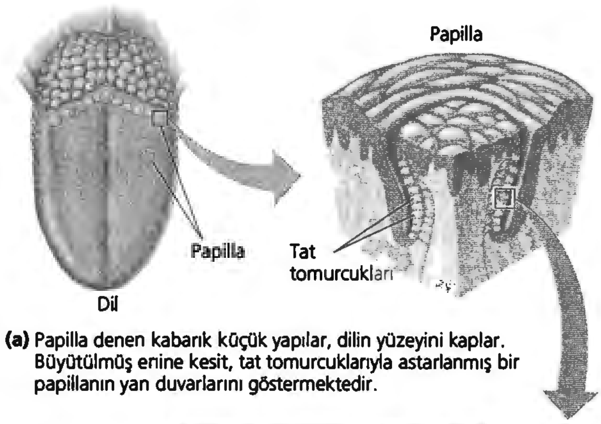
KAYNAK K. L. Mueller et al., The receptors and coding logic for bitter taste, *Nature* 434:225-229 (2005).

EĞER ÖYLE İSE? Varsayalım ki, araştırmacılar PBDG reseptörü yerine tatlı tat için özgün olan, insanların çok beğendiği fakat farelerin önemsemediği bir reseptör kullandı. Deneyin sonuçları, nasıl farklı olacaktır?

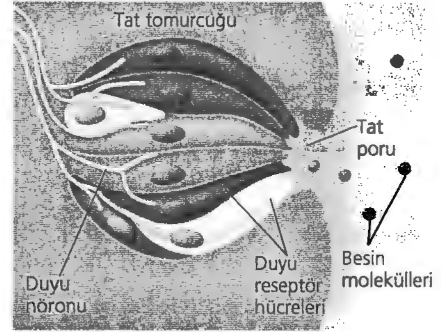
tat reseptörünü kullandı (**Şekil 50.23**). Araştırmacılar, bu ve diğer çalışmalara dayanarak, bireysel tat hücresinin tek bir reseptör tipini ifade ettiği ve bu beş tattan sadece birisini temsil eden tadı algıladığı sonucuna vardılar.

Memelilerde tat alınmasından sorumlu reseptör hücreler, **tat tomurcukları** şeklinde organize olmuş olan değişime uğramış epitel hücrelerdir; tat tomurcukları, ağız ve dilin değişik bölgelerine yayılmış olarak bulunur (**Şekil 50.24**). Dildeki tat tomurcuklarının çoğu, papilla denen meme biçimindeki çıkıntılarla birlikte yer alır. Tat tomurcuklarına sahip dilin herhangi bir bölgesi, beş çeşit tattan herhangi birini algılayabilir. (Böylece, dilin sıklıkla çıkartılan "tat haritası", kesin değildir).

Tat reseptörleri, iki gruba ayrılır; bunların her biri diğer duyu reseptörleriyle evrimsel olarak ilişkilidir. Tatlı, umami ve acı tatlarının hissedilmesi, G protein-birleşmiş reseptöre ya



(a) Papilla denen kabarık küçük yapılar, dilin yüzeyini kaplar. Büyütülmüş enine kesit, tat tomurcuklarıyla astarlanmış bir papillanın yan duvarlarını göstermektedir.



(b) Dilin tüm bölgelerindeki tat tomurcukları, bu beş tat çeşidi için özgün olan duyu reseptör hücreleri içerir.

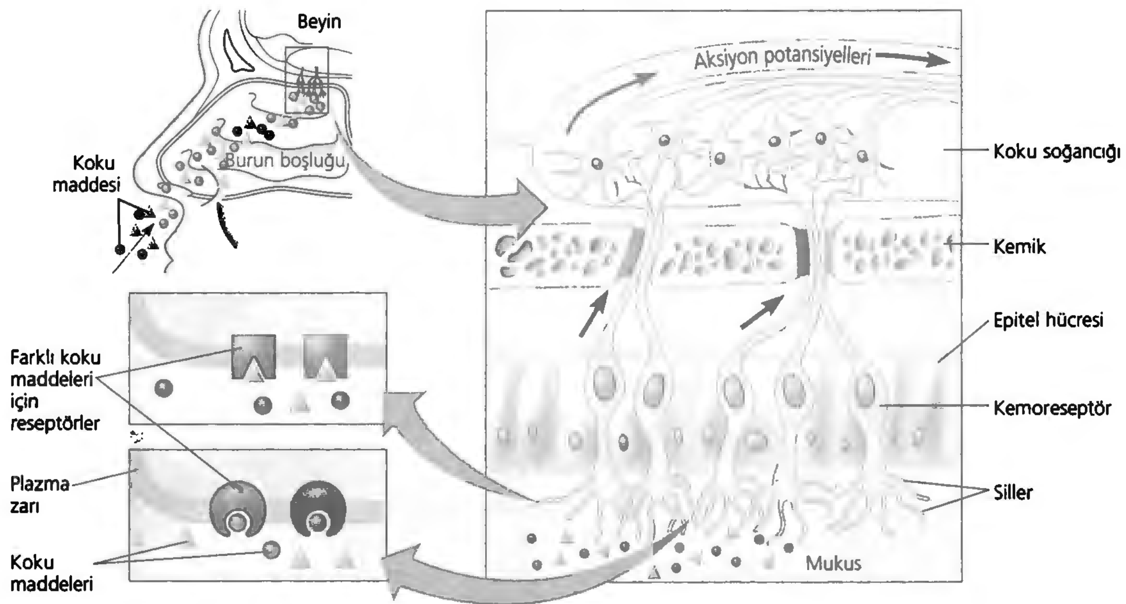
▲ **Şekil 50.24 İnsanın tat reseptörleri.**

da GPCR'ye (bakınız Şekil 11.7) gereksinim duyar. İnsanlarda, acı tadı için 30'dan daha fazla sayıda farklı reseptör vardır; bunların her bir, çoklu acılı maddeleri tanıyabilir. Bunun aksine, insanlarda tek bir tip tatlı reseptörü ve tek bir tip umami reseptörü vardır; bunların her biri, farklı GPCR protein çiftlerinden oluşmuştur. Diğer GPCR proteinleri, kısaca tartışacağımız üzere, koku duyusunun alınması için önemlidir.

Tanımlanmış diğer tat reseptörlerinden farklı olarak, ekşi maddelerin algılanmasından sorumlu reseptörler, TRP ailesine aittir (bakınız s. 1089). TRP protein çiftinden oluşmuş olan ekşi reseptörü, kapsaisin reseptörüne ve diğer termoreseptör proteinlerine benzerlik gösterir. Tat tomurcuklarındaki ekşi reseptörlerinin TRP proteinleri, tat hücresinin plazma zarındaki kanal proteinleriyle birleşir. Bir asidin ya da diğer ekşi tada sahip maddenin reseptöre bağlanması, iyon kanallarındaki bir değişikliği tetikler. Depolarizasyon olur ve duyu nöronu aktive edilir.

İnsanlarda Koku

Tat alınmasının aksine, koku alınmasında işlev gören duyu hücreleri nöronlardır. Koku reseptör hücreleri, burun boşluğunun üst kısmını döşerler ve impulsları, kendi aksonlarıyla doğrudan beynin koku soğancığına gönderirler (**Şekil 50.25**). Hücrelerin algılayıcı uçlarında yer alan siller, burun boşluğunu kaplayan mukus tabakasının içerisine uzanır.



▲ **Şekil 50.25 İnsanda koku alma.** Koku reseptör hücrelerinin plazma zarındaki özgül reseptör proteinlere koku moleküllerinin bağlanması, aksiyon potansiyellerini tetikler.

EĞER ÖYLE İSE? *Eğer küflü bir odaya "oda spreyi" sıkacak olursanız, küf kokusundan sorumlu koku veren maddenin saptanmasını, aktarılmasını ya da algılanmasını nasıl etkilersiniz?*

Kokulu bir madde bu bölgeye yayıldığında, koku sillerinin plazma zarında yer alan koku reseptörüne (OR), yani özgül GPCR proteinine bağlanır. Bu olaylar, siklik AMP üretimine yol açan sinyal-dönüştürülme işlemini tetikler. siklik AMP, koku hücrelerinin plazma zarındaki Na^+ ve Ca^{2+} iyonlarının her ikisine de geçirgen olan kanallarını açar. Bu iyonların reseptör hücrenin içerisine akması, zarın depolarizasyonuna ve aksiyon potansiyelinin meydana gelmesine yol açar.

İnsanlar, yapısal olarak farklı olan koku verici maddelerin neden olduğu binlerce farklı kokuyu ayırt edebilir. Koku ayırt etmenin bu düzeyi, birçok farklı koku reseptörü (OR) gerektirir. Columbia Üniversitesinde çalışan Richard Axel ve Linda Buck, 1991 yılında 1000'den fazla sayıda OR geni içeren gen ailesini keşfetti- bu, tüm insan genlerinin yaklaşık %3'ne karşılık geliyor. Her koku reseptör hücresi; görünüşte, sadece bir OR genini ifade etmektedir. Farklı kokular için seçilmiş hücreler, burun boşluğunda karışık olarak yerleşmiş durumdadır. Aynı OR genini ifade eden hücreler aksiyon potansiyellerini, koku soğancığındaki aynı küçük bölgeye iletir. Axel ve Buck, koku alınmasında işlev gören reseptörler ve gen ailesi ile ilgili çalışmalarıyla Nobel Ödülünü paylaşmıştır.

Tat ve koku reseptörlerinin beyne giden yolları ve reseptörleri birbirinden bağımsız olmakla birlikte, bu iki duyu arasında etkileşim vardır. Bizim tat olarak adlandırdığımız duyunun çoğunluğu, aslında kokudur. Koku alma sistemi, soğuk algınlığı gibi bir nedenle engellenirse, tat alma duyusu da belirgin bir biçimde azalır. Aslında karmaşık tatların çoğunu, insanlar, yediklerinde karşılaştıkları koku duyusuna uygun olarak algılarlar. Soğuk algınlığı durumunda karşılaştığınız gibi, eğer koku sistemi engellenecek olursa, tadın algılanması çok belirgin bir şekilde azalır.

KAVRAM KONTROLÜ 50.4

1. Bazı tat reseptör hücreleri ve tüm koku reseptör hücreleri G protein-bağlı reseptör kullanmakla birlikte, henüz sadece koku reseptör hücrelerinin aksiyon potansiyeli üretmelerinin nedenini açıklayınız.
2. G proteininin yer aldığı yollar, sinyal dönüşüm sürecinde sinyalin gücünde artış olması için fırsat sağlar; bu değişiklik amplifikasyon olarak bilinir. Bu, koku alınmasında nasıl yararlı olabilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer siz, farelerde ekşiyi ve tuzluyu değil ancak tatlı, acı ve umami tatlarının algılama yeteneğinin yitirilmesine neden olan bir mutasyon saptasaydınız, bu reseptörler tarafından kullanılan sinyal iletim yolunda, bu mutasyonun rol oynadığı yer hakkında ne tahmin ederdiniz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 50.5

Kasın işlev görmesi için, protein filamentlerin fiziksel etkileşimi gereklidir

Duyusal mekanizmaları tartışırken, sinir sisteminde duyusal girdilerin nasıl özgül davranışlarla sonuçlandığını gördük: yıldız burunlu köstebeğin dokunma duyusu sayesinde yiyecek araması, statositleri dışarıdan idare edilen ıstakozun sırtüstü yüzmesi ve planaryaların ışıktan sakınma manev-

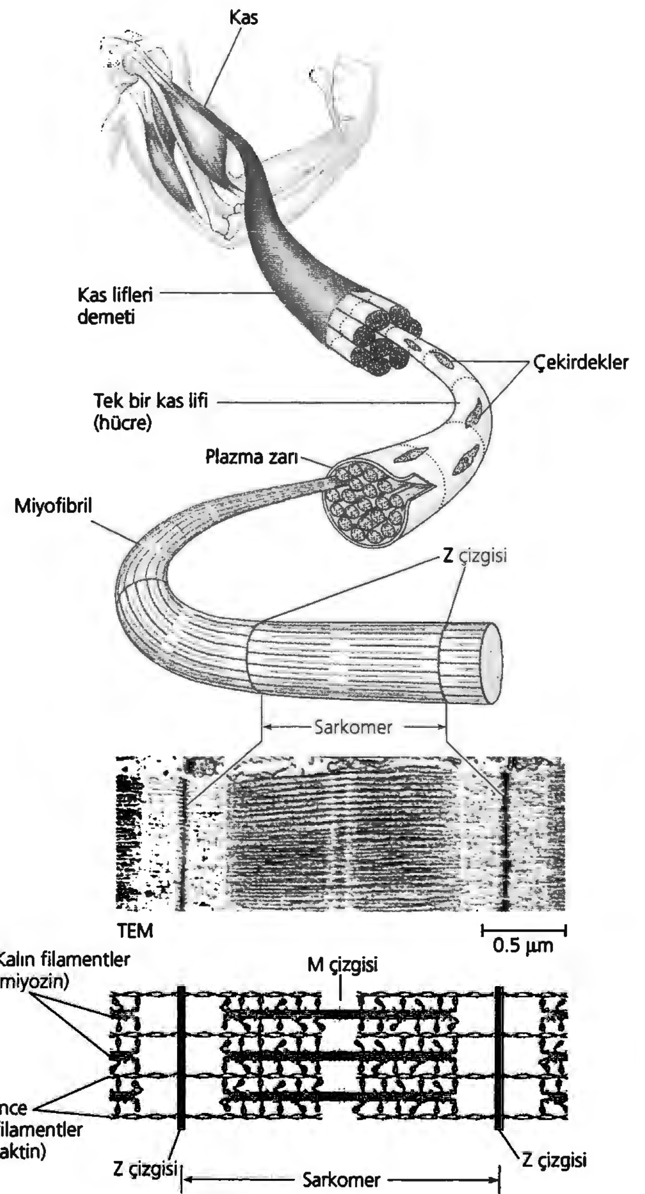
ralan. Hayvanlardaki çeşitli davranış formlarının altında yatan, ortak temel mekanizmalardır: Beslenme, yüzme ve sürünme gibi olayların hepsi, sinir sistemine giren bilgiye cevap olarak kas aktivitesi gerektirir.

Kas hücresinin işlevi, mikrofilamentlere dayanmaktadır; mikrofilamentler, hücre iskeletinin aktin elemanlarıdır. Bölüm 6'dan hatırlayacağınız üzere, mikrotübüller gibi mikrofilamentler de hücre hareketinde işlev görür. Kas kasılması, kimyasal enerjinin yarattığı kuvvet sayesinde ortaya çıkan mikrofilament hareketinin ürünüdür; sadece kasların gevşemesi pasif olarak gerçekleşir. Kas kasılmasına mikrofilamentlerin nasıl katkı yaptığını anlamak için, kasın ve kas liflerinin yapısını incelemeliyiz. İşe omurgalı iskelet kasını incelemekle başlayacağız ve daha sonra dikkatimizi diğer kas tipleri üzerinde yoğunlaştıracağız.

Omurgalı İskelet Kası

Kemikleri ve vücudu hareket ettiren omurgalı **iskelet kası**, küçük birimlerin hiyerarşik olarak bir araya gelmesiyle karakterizedir (**Şekil 50.26**). Çoğu iskelet kası, kasın uzunluğu boyunca birbirine paralel uzanan demet halindeki uzun liflerden oluşur. Her lif, tek bir hücredir. Her kas lifinin ya da hücresinin çok sayıda çekirdek içermesi, çok sayıda embriyonik hücrenin kaynaşmasıyla oluştuğunu göstermektedir. Her lif, iç kısmında, uzunlamasına dizilmiş olan daha küçük **miyofibrillerin** oluşturduğu demetleri içerir. Miyofibriller ise, ince filamentlerden ve kalın filamentlerden oluşmuştur. **İnce filamentler**, iki aktin zincirinden ve aktin üzerine sarılmış iki zincirli (biri diğerine sarılmış) düzenleyici proteinden (şekilde gösterilmemiş) oluşmuştur. **Kalın filamentler**, miyozin moleküllerinin çapraz olarak dizilmesiyle oluşmuştur.

İskelet kası, **çizgili kas** olarak da adlandırılır; çünkü, filamentlerin düzenli dizilişleri, açık ve koyu bantlardan oluşan bir desenin ortaya çıkmasına yol açar. Tekrarlanan her birime **sarkomer** denir ve kasın temel kasılma birimidir. Sarkomerin sınırları, komşu miyofibrillerde sıralar halinde yer alırlar ve ışık mikroskobu ile görülebilen çizgilenmeye katkı yaparlar. İnce filamentler Z çizgilerine bağlı olup, sarkomerin merkezine doğru uzanırlar. Kalın filamentler ise, sarkomerin merkezinde M çizgisinde birbirlerine tutunurlar. Kas lifi dinlenme durumunda olduğunda, kalın ve ince filamentler sadece kısmen birbirinin üstüne biner. Sarkomerin kenarına yakın kısmında sadece ince filamentler bulunur, oysa, merkezdeki bölge, sadece kalın filamentler içermektedir. Bu düzenlenme, sarkomerin ve dolayısıyla tüm kasın nasıl kasılacağının anahtarıdır.



▲ **Şekil 50.26 İskelet kasının yapısı.**

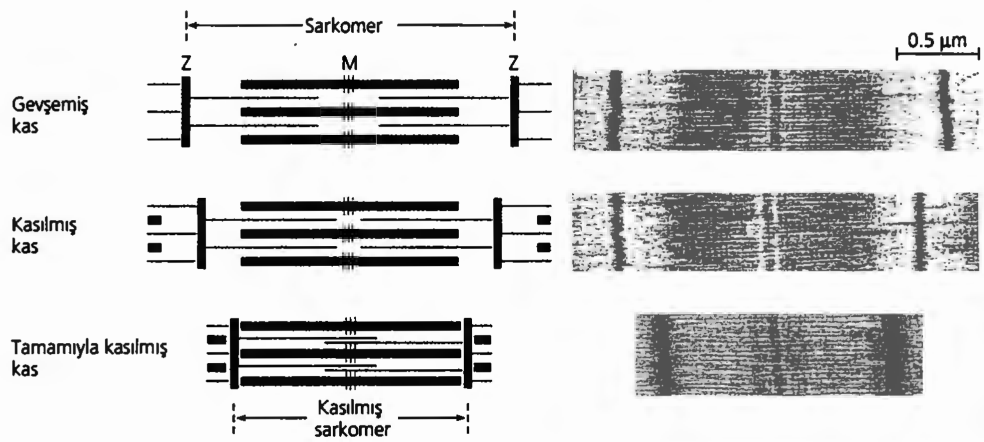
Kas Kasılmasının Kayan Filament Modeli

Tek bir sarkomerin kasılması üzerine odaklanmak suretiyle tüm kasın kasılması sırasında nelerin meydana geldiğini açıklayabiliriz (**Şekil 50.27**). **Kayan filament modeline** göre, sarkomer kısaldığı zaman filamentlerin uzunluğu değişmez. Bunun yerine, kalın ve ince filamentler, birbirleri üzerinde kayarak, üst üste binme durumunda artış olur.

Filamentlerin uzunlamasına kayması, aktin ve miyozin etkileşimine bağlıdır. Her miyozin molekülü, uzun bir "kuyruk" bölgesi ve küresel bir "baş" bölgesine sahiptir. Kuyruk, kalın filamenti meydana getiren diğer miyozin moleküllerin kuyruklarının bağlandığı yerdir. Yana doğru uzanan baş, ATP'yi bağlayabilir ve onu, ADP ve inorganik fosfata yıkabilir. **Şekil 50.28**'de görüldüğü gibi ATP'nin parçalanması, miyozinin yüksek-enerjili konuma geçmesi sağlar. Miyozinin bu formu, aktine bağlanır, çapraz bir köprü oluşturur ve ince filamenti sarkomerin merkezine doğru çeker. Miyozin başa yeni bir ATP molekülü bağlandığı zaman, çapraz köprü kırılır.

Kas kasılması, art arda tekrarlanan bağlanma ve serbest bırakılma döngülerinin gerçekleşmesini gerektirir. Her bir döngüde, yeni bir ATP bağlanmasıyla çapraz köprü kırılarak miyozin baş serbest kalır ve miyozin baş tekrar aktine bağlanır. İnce filament bir önceki döngüde, sarkomerim mer-

▶ **Şekil 50.27 Kas kasılmasında kayan filament modeli.** Sol taraftaki çizimler, kalın (miyozin) filamentlerin (mor) ve ince (aktin) filamentlerin (turuncu) boylarının, kas lifi kasılırken aynı kaldığını göstermektedir.



Kalın filament

İnce filament

❶ Buradan başlayarak, miyozin başı ATP ye bağlı ve düşük-enerjili durumdadır.

İnce filament

ATP

Miyozin baş (düşük enerjili durumda)

Kalın filament

❺ Yeni bir ATP molekülünün bağlanması, miyozin başını serbest bırakır ve yeni bir döngü başlar.

ATP

❷ Miyozinin başı ATP'yi ADP ve inorganik fosfata Ⓟi yıkar ve yüksek-enerjili durumundadır

Miyozin bağlanma bölgesi

Aktin

ADP

Ⓟi

Miyozin baş (yüksek enerjili durumda)

İnce filament, sarkomerin merkezine doğru hareket eder.

Miyozin baş (düşük enerjili durumda)

ADP + Ⓟi

ADP

Ⓟi

Enine köprü

❸ Miyozin aktine, çapraz köprüyle bağlanır.

❹ ADP ve Ⓟi bırakan miyozin, düşük-enerjili durumuna dönerken, ince filament kayar.

▲ **Şekil 50.28 Kas lifi kasılmasının altında yatan miyozin-aktin etkileşimleri.**

? *ATP bağlandığı zaman, filamentlerin geriye orijinal konumundaki yerlerine kaymasını ne önlemektedir?*



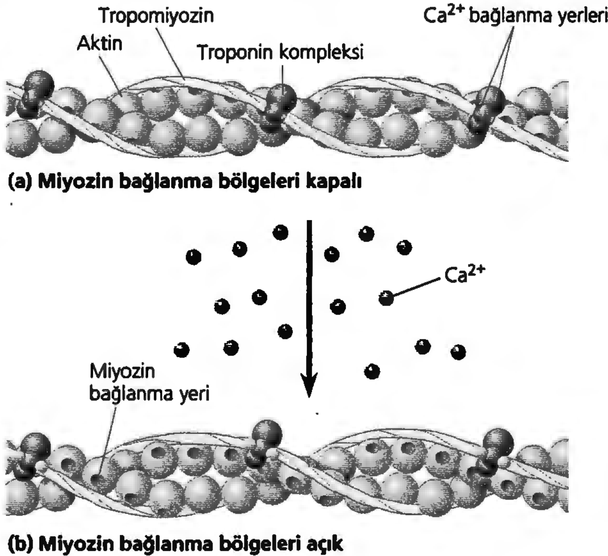
BioFlix Kasın Kasılması üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

kezine doğru hareket ettiğinden, miyozin baş, şimdi, ince filament üzerinde daha ilerideki yeni bir yere tutunur. Kalın bir filamentin yaklaşık 350 başının her biri, her saniyede yaklaşık beş kadar çapraz köprü oluşturup yenileyerek filamentleri yürütür.

Dinlenme durumundaki tipik bir kas hücresi, ancak birkaç kasılmaya yetecek kadar ATP içerir. Kas hücreleri, tekrarlanan kasılmalara enerji sağlamak için depolanmış diğer iki bileşiğe başvurur: kreatin fosfat ve glikojen. Enzim-katalizli bir reaksiyonda kreatin fosfattan bir fosfat grubu ADP'ye aktarılarak ilave ATP sentezlenir. Bu şekilde, kreatin fosfat destek kaynağı, yaklaşık 15 saniye kadar kasılmaları sürdürebilir. ATP depoları, aynı zamanda, glikojen glukoza yıkıldığında yeniden doldurulur; glukoz, ya oksijenli solunumda ya da glikolizde (ve laktik asit fermentasyonu; bakınız Bölüm 9) ATP üretilmek üzere kullanılır. Tipik bir kas lifinin glikojen deposunu kullanarak, glikoliz 1 dakika süren kasılmayı destekleyebilir; oysa oksijenli solunum, yaklaşık olarak bir saatlik kasılmalar için enerji sağlayabilir.

Kalsiyumun Rolü ve Düzenleyici Proteinler

Aktine bağlı olan proteinler ve kalsiyum iyonları (Ca^{2+}), hem kas hücresinin kasılmasında hem de gevşemesinde ciddi rol oynar. Düzenleyici protein olan **tropomiyozin** ve diğer bir düzenleyici protein grubu olan **troponin kompleksi,** ince filamentlerin aktin ipliklerine bağlanır. Dinlenme durumundaki bir kas hücresinde, tropomiyozin, ince filament boyunca yer alan miyozin bağlanma bölgelerini kapatarak aktin ve miyozinin etkileşimini önler (**Şekil 50.29a**). Sitosölde Ca^{2+} birikmeye başladığı zaman, kalsiyum iyonları troponin kompleksine bağlanarak aktin iplikleri boyunca bağlanmış olan tropomiyozinin konumu değiştirmesine neden olur ve ince filament üzerindeki miyozin bağlanma bölgeleri açığa çıkar (**Şekil 50.29b**). Böylece sitosölde Ca^{2+} derişimi yükseldiği zaman, ince ve kalın filamentler birbiri üzerinde kayar ve kas lifleri kasılır. Ca^{2+} derişimi düştüğü zaman, bağlanma bölgeleri kapanır ve kasılma durur.



▲ **Şekil 50.29 Kas lifi kasılmasında düzenleyici proteinlerin ve kalsiyumun rolü .** Her ince filament, iki iplikçikli aktin, tropomiyozin ve troponin kompleksinden oluşur.

Motor nöronlar, kendileriyle sinaps yapmış olan kas hücrelerinin sitosölüne Ca^{2+} iyonlarının salınmasını tetikleyerek kas kasılmasına neden olur. Ca^{2+} derişiminin bu şekilde düzenlenmesi, kas hücresi içerisindeki kompartımanlar ve zarlardan oluşan bir iletişim ağını gerektiren çok basamaklı bir süreçtir. Takip eden tanımlamayı okurken **Şekil 50.30**'daki diyagrama ve genel bilgilere bakınız.

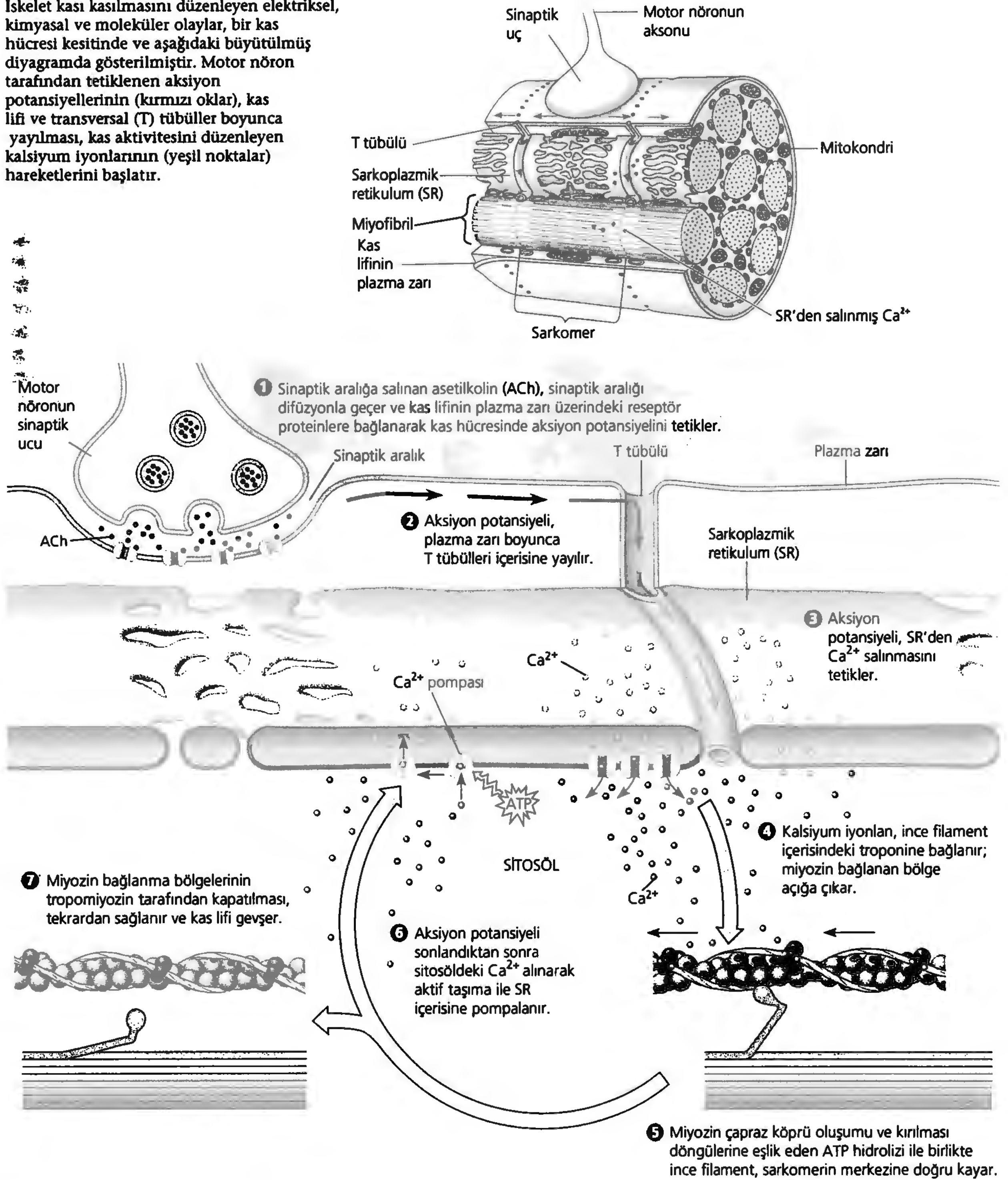
Motor nöronun sinaptik ucuna aksiyon potansiyelinin ulaşması, nörotransmitter madde olan asetilkolinin salınmasına neden olur. Kas liflerinin üzerindeki reseptörlere asetilkolinin bağlanması, depolarizasyona yol açar ve aksiyon potansiyelini tetikler. Aksiyon potansiyeli kas hücresi içerisinde, **transversal (T) tübül** denen plazma zarının içeriye doğru katlantılarını izleyerek derinlere yayılır. T tübülleri, özelleşmiş bir endoplazmik retikulum olan **sarkoplazmik retikulum (SR)** ile yakından temas kurar. Aksiyon potansiyelleri T tübülleri boyunca yayıldığında, SR içerisindeki Ca^{2+} kanallarını açarak değişiklikleri tetikler. SR içerisinde depolanmış olan kalsiyum iyonları, bu açık kanallardan sitosöl içerisine akar ve troponin kompleksine bağlanır; böylece kas lifinin kasılmasını başlatır. Motor nöron girdileri durduğu zaman, kas hücresi gevşer. Kas hücresi gevşediğinde, filamentler, geriye başlangıçtaki konumlarındaki yerlerine kayarlar. Bu faz süresince, hücredeki proteinler kası, bir sonraki kasılma döngüsü için hazır hale getirir. SR'deki taşıyıcı proteinler, Ca^{2+} iyonlarını sitosölden pompalayınca, gevşeme başlar. Sitosölde Ca^{2+} iyonları derişimi düşük düzeye indiği zaman, düzenleyici proteinler, ince filamente bağlanır ve onları başlangıçtaki konumlarına döndürerek miyozin bağlanma bölgelerini tekrar kapatır. Aynı zamanda, sitosölden pompalanan Ca^{2+} iyonları, SR içerisinde birikir; böylece, bir sonraki aksiyon potansiyeline cevap vermek için gereksinim duyulan depolar hazırlanmış olur.

Bazı hastalıklar, motor nöronlar tarafından iskelet kası liflerinin uyarılmasını kesintiye uğratarak felce neden olur. Lou Gehring hastalığı olarak da bilinen amiyotrofik lateral skleroz (ALS) hastalığında, omurilik kordonu ve beyin kökündeki motor nöronlar bozulur ve onlarla sinaps yapmış olan kas lifleri atrofiye uğrar. ALS, gittikçe ilerleyen bir hastalıktır ve belirtiler ortaya çıktıktan sonra ekseriyetle birkaç yıl içerisinde ölümle sonuçlanır; şimdilik herhangi bir çaresi ya da tedavisi yoktur. Myasthenia gravis, bir otoimmun hastalıktır ve bu hastalığa sahip olan bireyler, iskelet kası hücreleri üzerindeki asetilkolin reseptörlerine karşı antikor üretirler. Bu reseptörlerin miktarı azaldığında, motor nöronlar ve kas hücreleri arsındaki sinaptik geçişler azalır. Neyse ki, myasthenia gravis hastalığı için etkin tedaviler mevcuttur.

▼ Şekil 50.30

İnceleme İskelet Kasının Kasılmasının Düzenlenmesi

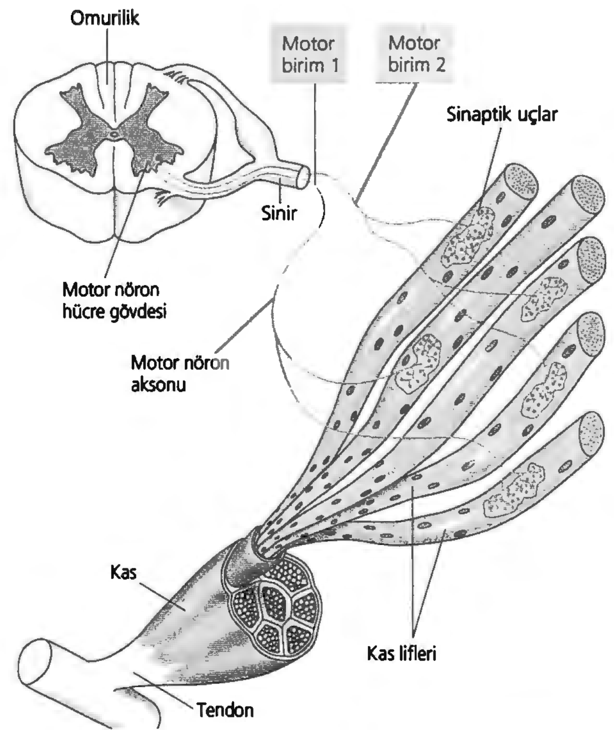
İskelet kası kasılmasını düzenleyen elektriksel, kimyasal ve moleküler olaylar, bir kas hücresi kesitinde ve aşağıdaki büyütülmüş diyagramda gösterilmiştir. Motor nöron tarafından tetiklenen aksiyon potansiyellerinin (kırmızı oklar), kas lifi ve transversal (T) tübüller boyunca yayılması, kas aktivitesini düzenleyen kalsiyum iyonlarının (yeşil noktalar) hareketlerini başlatır.



Kas Geriliminin Sinirsel Kontrolü

Tek bir iskelet kası lifinin kasılması, ya hep-ya hiç kasılma ilkesine göre gerçekleşir, oysa üst kolunuzdaki biceps kası gibi tüm bir kasın kasılması, dereceli olmaktadır; kasın kasılmasının kapsamını ve gücünü istemli olarak değiştirebilirsiniz. Tüm kasların dereceli kasılmasını gerçekleştirebilmek için sinir sisteminin kullandığı iki temel mekanizma vardır: (1) kasılan kas liflerinin sayısını değiştirmek ve (2) kas liflerinin uyarılma sıklığını değiştirmek. Sırayla her bir mekanizmayı inceleyelim.

Her bir lif sadece tek bir motor nöron ile kontrol edilmesine karşın, omurgalılarda, dallanmış olan her nöron, birçok iskelet kası lifiyle sinaps oluşturabilir. Tüm kas için, yüzlerce motor nöron mevcut olabilir ve bu nöronların her biri kendi kas lifi kümesi ile bağlantılıdır. Bir **motor birim**, tek bir motor nöron ve onların kontrol ettiği tüm kas liflerinden oluşur (**Şekil 50.31**). Bir motor nöron aksiyon potansiyeli ürettiği zaman, onun motor birimi içerisindeki tüm kas lifleri, bir grup olarak kasılır. Ortaya çıkan kasılmanın gücü, motor nöronun kaç tane kas lifini kontrol ettiğine bağlıdır.



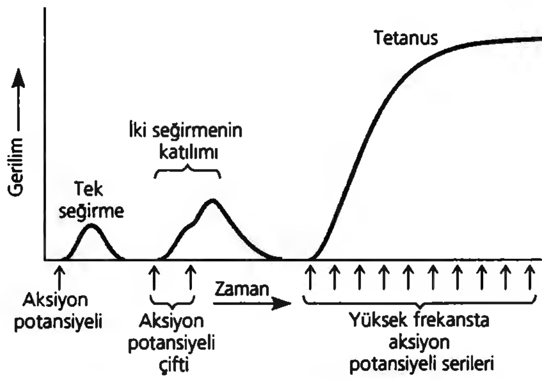
▲ **Şekil 50.31 Bir omurgalı iskelet kasındaki motor birimler.** Her kas lifi (hücre), onu kontrol eden motor sinirle sinaps yapar; ancak, her motor sinir, tipik olarak birçok kas lifiyle sinaps yapar. Bir motor sinir ve kontrol ettiği tüm lifler, motor birimi oluşturur.

Çoğu kasta, farklı motor birimlerdeki kas liflerinin sayısı, birkaç taneden yüzlerceye kadar değişir. Böylece sinir sistemi, verilen bir anda kaç tane motor birimin aktive edildiğini belirleyerek ve aktive edilen büyük ya da küçük motor birimleri seçerek kastaki kasılmanın gücünü düzenleyebilir. Bir kas tarafından geliştirilen güç (gerilim), kası kontrol eden gittikçe daha fazla sayıda motor nöron aktive edilerek, devamlı olarak artar; bu olay, motor sinirlerin *güçlendirme* işlemi olarak adlandırılır. Beyninizin görevlendirdiği motor nöronların sayısı ve onların motor birimlerinin büyüklüğüne göre, bir çatalı da kaldırabilirsiniz, ya da biyoloji ders kitabınız gibi daha ağır nesneleri de.

Özellikle vücudu dik ve belirli bir duruşta tutan bazı kaslar, nerdeyse her zaman kısmen kasılı durumdadırlar. Böyle kaslarda sinir sistemi, motor birimler arasında değişimli olarak aktivasyon yaratmak suretiyle her hangi bir lif setinin kasılı kalma süresinin uzunluğunu azaltır. Uzun süreli kasılı kalma, ATP'nin tükenmesi ve normal elektriksel sinyalleşme için gerekli olan iyon gradientinin kaybına uygun olarak, kas yorulmasıyla sonuçlanabilir. Laktik asidin birikmesi de (bakınız Şekil 9.17) kas yorulmasına yol açabilmesine karşın, son araştırmalar, laktik asidin kasın fonksiyonu üzerinde faydalı etkisi olduğuna işaret etmektedir.

Sinir sistemi, sadece aktive edilen motor birimleri kontrol etmek suretiyle kas kasılmasını düzenlemez, fakat aynı zamanda kas lifi uyarılmasının sıklığını da değiştirir. Tek bir aksiyon potansiyeli, yaklaşık 100 msn ya da daha az bir sürede sonlanan bir kas seğirmesi meydana getirir. Eğer, kas lifi tamamen gevşemeden ikinci bir aksiyon potansiyeli gelirse, iki kas seğirmesi birbirine eklenir ve daha büyük bir gerilim ortaya çıkar (**Şekil 50.32**). Uyarılma sıklığı arttığında ilave katılımlar meydana gelir. Uyarılma sıklığı, kas lifinin uyarılar arasında tamamıyla gevşeyemeyeceği kadar yüksek olduğunda, seğirmeler, **tetanus** adı verilen tek ve devamlılık gösteren bir kasılma şeklinde birleşecektir. Motor sinirler, aksiyon potansiyellerini genelde sık aralıklarla yollarlar; ve birbirine eklenerek meydana gelen gerilim, kesintili bireysel seğirmelerden ziyade, tetanus için tipik olan düz ve süreklilik gösteren kasılmayla sonuçlanır. (Düz ve süreklilik gösteren kasılma, normal kas fonksiyonunun bir parçası olmasına karşın, tetanus aynı zamanda bakteri toksininin neden olduğu kontrolsüz kas kasılması hastalığının ismidir).

İskelet kası lifleri, tendonlar ve bağ doku aracılığıyla kemiklere bağlı olduğundan katılım ve tetanus sırasında gerilimde artış meydana gelir. Bir kas lifi kasıldığı zaman, gerilimi daha sonra kemiklere aktaracak olan bu elastik yapıları gerer. Tek bir kas seğirmesinde, elastik yapılar tamamıyla gerilmeden önce, kas lifi gevşemeye başlar. Bununla birlikte, katılım olayı süresince oluşan yüksek frekanslı aksiyon potansiyelleri, kas lifinin sitosölünde Ca^{2+} iyonlarının yüksek derişimde kalmasını, çapraz-köprü oluşturma döngüsünün uzamasını sağlar ve elastik yapıların daha fazla gerilmesine neden olur. Tetanus sırasında, elastik yapılar tamamen gerilmiştir ve kas lifleri tarafından yaratılan gerilimin tümü, kemiklere iletilir.



▲ **Şekil 50.32 Kas seğirmelerinin birbirine katılımı (sumasyon).** Bu grafik, aksiyon potansiyelleri sayısının bir kas lifinde gerilimin gelişmesini nasıl etkilediğini göstermektedir.

? *Sinir sistemi, iskelet kasının üretebileceği en güçlü kasılmayı gerçekleştirebilmesini nasıl etkiler?*

İskelet Kası Liflerinin Tipleri

Bu noktaya kadar olan tartışmamızda, omurgalı iskelet kaslarının genel özellikleri üzerinde durduk. Bununla birlikte, iskelet kası liflerinin her biri farklı işlevler için uyum sağlamış birkaç farklı tipi vardır. Bilim insanları, tipik olarak bu değişik lif tiplerini, ya kas aktivitesine enerji vermede kullanılan ATP'nin kaynağına ya da kasın kasılma hızına göre sınıflandırırlar. Biz, bu iki sınıflandırma tarzının her birini göz önünde bulunduracağız.

Oksidatif ve Glikolitik Lifler Çoğunlukla oksijenli solunuma bel bağlayan liflere, oksidatif lifler denir. Böyle lifler, kendilerini sürekli bir enerji kaynağı kullanma yeteneği kazandıracak şekilde özelleşmiştir: Çok sayıda mitokondrilere, zengin kan tedarikine ve çok miktarlarda **miyoglobin** denen oksijen depolayan proteine sahiptir. Kahverengimsi kırmızı renkli olan miyoglobinin oksijeni hemoglobine göre daha sıkı bağlaması, oksidatif liflere oksijeni kandan etkin bir şekilde alma yeteneği verir. Oksidatif liflerin aksine glikolitik lifler, ATP'nin birincil kaynağı olarak glikolizi kullanır. Onlar, oksidatif liflerdekine göre daha geniş çapa ve daha az miyoglobine sahiptirler; böylece çok daha çabuk yorulurlar. Bu farklı lif tipleri, kümes hayvanlarının ve balıkların etlerinde kolaylıkla görülür: koyu renkli et, miyoglobince zengin oksidatif liflerden yapılmıştır; açık renkli et ise glikolitik liflerden oluşmuştur.

Hızlı ve Yavaş Lifler Kas lifleri, kasılma hızı bakımından değişkenlik gösterir: **Hızlı kas lifleri**, diğer **yavaş kas liflerine** göre iki üç kat daha hızlı gerilim geliştirirler. Hızlı lifler, kısa, hızlı ve güçlü kasılabilir. Yavaş kaslar, genellikle, vücudun duruş pozisyonunu sağlayan kaslarda bulunur ve uzun süre kasılı kalabilirler. Bir yavaş lif, daha az sarkoplazmik retikulum içerir ve hızlı liftekine göre daha yavaş Ca^{2+} pompalar. Ca^{2+}iyonları, sitosölde daha uzun süre kaldığından yavaş bir lifteki kasılma, hızlıdakine oranla beş kat daha uzun sürer.

Yavaş ve hızlı lifler arasındaki kasılma hızındaki farklılık, aslında, miyozin başların ATP'yi hidroliz etme hızını yansıtmaktadır. Bununla birlikte, kasılma hızı ve ATP kaynağı arasında birebir ilişki yoktur. Yavaş kas liflerinin tümü oksidatif olmakla birlikte, hızlı kas lifleri, glikolitik ya da oksidatif olabilir.

Göz ve el kasları sadece hızlı kas liflerinden oluşmasına karşın insan iskelet kaslarının çoğu, hem hızlı hem de yavaş kas lifleri içerir. Hızlı ve yavaş kas liflerini karışık olarak içeren bir kasta, her birinin göreceli oranı, genetik olarak belirlenmektedir. Bununla birlikte eğer böyle bir kas, yüksek dayanıklılık isteyen aktiviteler için tekrar tekrar kullanılacak olursa, bazı hızlı glikolitik lifler, hızlı oksidatif liflere gelişebilir. Hızlı oksidatif lifler, hızlı glikolitik liflere göre daha yavaş yorulduğundan, sonuçta bu kas, yorulmaya karşı daha dirençli olacaktır.

Bazı omurgalılar, herhangi bir insan kasındakine göre çok daha hızlı kasılan iskelet kası liflerine sahiptir. Örneğin çıngıraklı yılanın çıngırak sesini ve güvercinlerin ötüşünü, süper hızlı kaslar üretir. Bununla birlikte böyle en hızlı kaslar, kurbağa balıklarının erkeklerinin gaz dolu yüzme keselerinin çevresini sarar (**Şekil 50.33**). Kurbağa balığı, kendine özgü "gemi düdüğü sesi" şeklindeki çiftleşme çağrı sesini meydana getirirken, bu kasları saniyede 200'den daha fazla sayıda kasıp gevşetebilir!

Diğer Kas Tipleri

Tüm kaslar, aynı temel kasılma mekanizmalarını paylaşmasına karşın – aktin ve miyozin filamentler, biri diğerinin üzerinde kayar- birçok farklı kas tipi vardır. Örneğin omurgalılar, iskelet kaslarına ilave olarak kalp kasına ve düz kasa sahiptir (bakınız Şekil 40.5).



▲ **Şekil 50.33 İskelet kaslarının özelleşmesi.** Kurbağa balığı (*Opsanus tau*) erkekleri, çiftleşme çağrı seslerini meydana getirirken çok hızlı kasları kullanır.

Omurgalı **kalp kası,** vücudun sadece bir yerinde, yani kalpte bulunur. İskelet kası gibi kalp kası da çizgilidir. Ancak, iskelet ve kalp kası lifleri arasındaki yapısal farklılıklar, onların elektriksel ve zar özelliklerinde farklılıklar yaratır. İskelet kası lifleri, bir motor nöron tarafından uyarılmadıkça aksiyon potansiyeli üretemezken, kalp kası hücreleri, plazma zarlarında, ritmik olarak depolarizasyona yol açan iyon kanallarına sahiptir. Bu ritmik depolarizasyon, sinir sisteminden bilgi gelmeksizin aksiyon potansiyellerini tetikler. Kalp kası hücrelerinin aksiyon potansiyelleri, iskelet kası liflerindekinden 20 kat daha uzun sürer. Komşu kalp kası hücrelerinin plazma zarları, **intercalated disk** denen özelleşmiş bölgelerde birbirine bağlanmıştır; buradaki ara bağlantılar (bakınız Şekil 6.32), hücreler arasında doğrudan elektriksel bağlantı sağlar. Böylece, kalbin bir kısmında yer alan özelleşmiş hücreler tarafından oluşturulan aksiyon potansiyeli, diğer tüm kalp kası hücrelerine yayılır ve tüm kalbin kasılmasına neden olur. Uzun refraksiyon periyodu, summasyon ve tetanusu önler.

Omurgalılardaki **düz kaslar,** çoğunlukla, kan damarları ve sindirim kanalı organları gibi içinde boşluk olan organların duvarında bulunurlar. Bunların aktin ve miyozin filamentleri hücre boyunca düzenli olarak sıralanmadıklarından düz kas hücreleri çizgilenme göstermez. Bunun yerine, kalın filamentler sitoplazma içerisinde dağınık olarak yer alır; ince filamentler ise, yoğun cisim denen ve bazıları hücre zarına bağlanmış olan yapılara tutunur. Çizgili kas liflerindekine oranla daha az miyozin vardır ve miyozin, özgün aktin iplikçiklere bağlı değildir. Bazı düz kas hücreleri, sadece, otonom sinir sisteminin nöronları tarafından uyarıldığında kasılır. Diğerleri, nöronlardan uyarı gelmeksizin aksiyon potansiyeli meydana getirebilir – onlar, bir başkası ile elektriksel olarak bağlantılıdır. Düz kaslar, çizgili kaslara göre daha yavaş kasılıp gevşerler.

Düz kasın kasılmasını Ca^{2+} iyonları düzenlemesine karşın, düzenlemeden sorumlu mekanizma, iskelet ve kalp kaslarındakinden farklıdır. Düz kas hücreleri, T tübüllerine ve troponin kompleksine sahip değildir ve sarkoplazmik retikulumları iyi gelişmemiştir. Aksiyon potansiyeli sırasında Ca^{2+} iyonlarının sitosöle girişi, esas olarak, plazma zarı yoluyla olur. Miyozin başı fosforlayarak çapraz köprü oluşturma aktivitesi kazandıran bir enzimi aktive eden kalmoduline kalsiyum iyonlarının bağlanması, kasılmaya yol açar.

Omurgasızlar, omurgalıların çizgili ve düz kaslarına benzerlik gösteren kaslara sahiptir. Eklembacaklıların iskelet kasları, omurgalıların çizgili kaslarının neredeyse aynısıdır. Ancak, böceklerin uçma kasları bağımsız ve ritmik kasılma yeteneğine sahip olduğundan, bazı böceklerin kanatları, aslında, merkezi sinir sisteminden aksiyon potansiyelinin geliş hızından daha hızlı çırpılabilmektedir. Diğer bir ilginç evrimsel adaptasyon da, midye kabuklarını kapalı tutan kaslarda keşfedilmiştir. Bu kasların kalın filamentleri, çok az enerji tüketimiyle ve bir ay gibi bir süreyle kasılı kalmalarını sağlayan, paramiyozin adlı verilen bir protein içermektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 50.5

1. İskelet kası ve lifinin ve düz kas hücresinin kasılmasında, Ca^{2+} iyonlarının rolünü karşılaştırınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Yakın zamanda ölmüş bir hayvanın kasları, neden kaskatı olur?
3. **BAĞLANTI KUR** Kas kasılmasında tropomiyozin ve troponin aktivitesini, enzimlerin çalışmasındaki kompetitif inhibitör aktivitesiyle nasıl karşılaştırırsınız? (Bakınız Şekil 8.17, s.156).

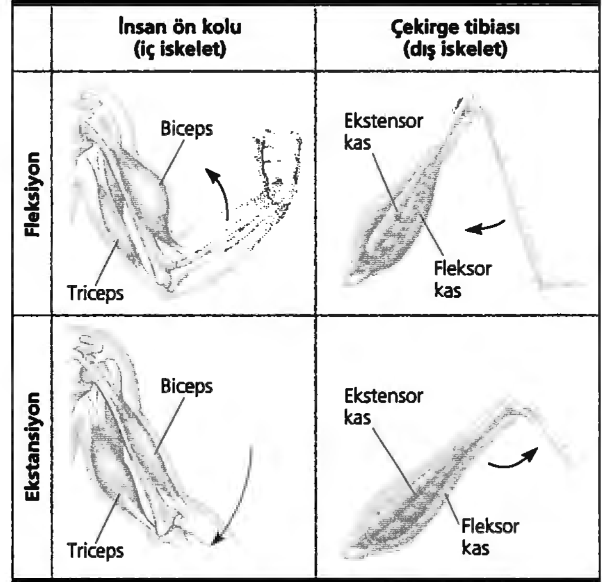
Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **50.6**

İskelet sistemleri, kas kasılmasını harekete dönüştürür

Kas kasılmasını harekete dönüştürmek, kasların tutunacağı sert bir yapı olan iskelete gereksinim duyar. Bir hayvan, iskeletinin iki kısmını bağlayan kasları kasmak suretiyle, eğilip bükülmezliğini, biçimini ya da bulunduğu yeri değiştirir.

Kaslar sadece kasıldıklarında güç yarattıklarından, vücut kısımlarının ileri geri hareketi, tipik olarak, iskeletin aynı bölümüne bağlanmış iki kasa gereksinim duyar. Kasların bu şekilde düzenlenmesini insan kolunun üst bölümünde ve çekirge bacağında görebiliriz **(Şekil 50.34)**. Biz böyle kasları antagonistik çift (birbirine zıt çalışan) olarak isimlendirmemize karşın, onların işlevi aslında işbirliği içerisinde gerçek-



▲ **Şekil 50.34 Hareket sırasında kasların ve iskeletlerin etkileşimi. İşbirliği.** Vücut kısımlarının ileri-geri hareketi, genelde birbirine zıt yönde çalışan (antagonistik) kaslarla sağlanır. Bu düzenleme, memelilerde olduğu gibi iç iskeletle, ya da böceklerde olduğu gibi dış iskelet ile çalışır.

leşmekte ve sinir sistemi tarafından koordine edilmektedir. Örneğin, kolunuzu uzattığınız zaman, motor nöronlar sizin triceps kasınızın kasılmasını tetiklerken, sinirsel uyarının yokluğu, biceps kasınızın gevşemesine izin verir.

Hayvanların iskeleti, hareket için çok önemli olmasının yanı sıra, destek ve korumada da işlev görür. Karasal hayvanların çoğu, eğer onların kütlesini destekleyen iskeletleri olmasaydı yere yığılıp kalacaklardı. Hatta suda yaşayan bir hayvan bile, onun biçimini koruyan çatı olmaksızın şekilsiz olacaktır. Birçok hayvandaki sert iskelet, aynı zamanda, yumuşak dokuları korur. Örneğin, omurgalı kafatası, beyni korur; karasal omurgalıların kaburgaları, kalp, akciğer ve diğer iç organların çevresinde bir kafes oluşturur.

İskelet Sistemlerinin Tipleri

İskeletlerin sadece birbirleriyle kenetlenmiş kemiklerden oluştuğu şeklinde bir düşünce eğilimimiz olmasına karşın, çok farklı formlarda iskeletler vardır. Sertleştirilmiş destek yapıları, dışta (dış iskelette olduğu gibi) ya da içte (iç iskelette olduğu gibi) yer alabilir; ya da hiç bulunmayabilir (sıvı temelli, ya da hidrostatik iskelette olduğu gibi).

Hidrostatik İskeletler

Bir **hidrostatik iskelet**, kapalı bir vücut bölümünde basınç altında tutulan bir sıvıdan oluşur. Bu tip iskelete, Cnidaria şubesine ait çoğu türde, yassı solucanlarda, yuvarlak solucanlarda ve halkalı solucanlarda rastlanır (bakınız Bölüm 33). Bu hayvanlar, sıvıyla dolu vücut bölümlerinin şeklini değiştirmek için kaslarını kullanarak vücut formlarını ve hareketi kontrol ederler. Örneğin, Cnidaria üyesi olan hidra, ağzını kapatıp vücut duvarındaki kasılgan hücreleri kullanmak suretiyle merkezi gastrovaskuler boşluğu kısarak, boyunu uzatabilir. Su, çok fazla sıkıştırılamadığından dolayı, boşluğun çapını azaltmak, onun boyunun uzamasına yol açmaktadır.

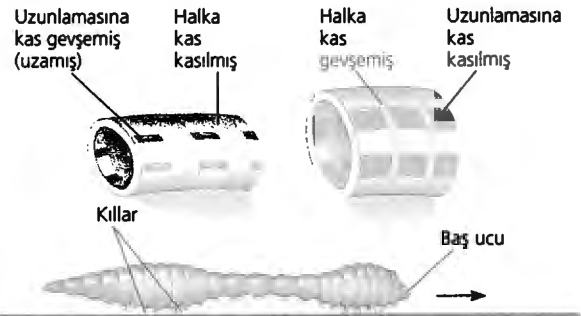
Solucanlar, hidrostatik iskeleti çeşitli şekillerde kullanarak bulundukları ortamda hareket ederler. Planaryalarda ve diğer yassı solucanlarda hareket, temel olarak, vücut duvarındaki kasların dokular arası sıvısı üzerine uyguladığı lokal kuvvetten kaynaklanmaktadır. Nematodlarda (yuvarlak solucanlar), sıvı dolu vücut boşluğunun etrafında yer alan uzunlamasına kasların kasılması, hayvanın yılankavi ya da dalgalanma hareketiyle ileriye doğru hareketini sağlar. Toprak solucanlarında ve diğer halkalı solucanlarda, halkasal ve uzunlamasına kaslar, içerisi sıvıyla dolu ve septumlarla bölünmüş olan bireysel segmentlerin biçimin değiştirmek için, birlikte çalışırlar. Bu biçim değişiklikleri beraberinde **peristalsisi** getirir; peristalsis, önden arkaya doğru ilerleyen ritmik kas kasılma dalgalarının meydana getirdiği bir hareket şeklidir (**Şekil 50.35**).

Hidrostatik iskeletler, sucul ortamlardaki yaşam için çok uygundur. Karasal ortamda, yerde sürünme ve zemini delme gibi olaylarda destek sağlar ve iç organları sarsıntılardan koruyucu yastık olabilir. Ancak, hidrostatik iskelet, vücudu zeminden yukarıda duran bir kara hayvanında yürümeyi ya da koşmayı destekleyemez.

Dış İskeletler

Sahilde bulmuş olduğunuz midye kabuğu, bir zamanlar **dış iskelet (ekzoiskelet)**, olarak hizmet etmekteydi; dış iskelet, hayvanın yüzeyinde madde biriktirilmesiyle oluşmuş sert bir kabuktur. Midyelerin ve diğer çoğu yumuşakçanın kabukları, manto tarafından salgılanan kalsiyum karbonattan oluşturulmuştur; manto, vücut duvarının tabaka şeklinde bir uzantısıdır (bakınız Şekil 33.15). Tarak midyeleri ve diğer Bivalvia üyeleri, bu dış iskeletin iç kısmına bağlanan kasları kullanarak, menteşeli kabuklarını kapatırlar.

Böcekler ve diğer eklembacaklıların tipik eklemli dış iskeleti, epidermis tarafından salgılanan cansız bir örtü olan kütiküladır. Eklembacaklıların kütikülasının % 30-50'si, **kitin** adı verilen selüloza benzer bir polisakkaritten oluşmuştur (bakınız Şekil 5.9). Kitin lifleri, protein yapısında bir matriks içine gömülerek, hem sağlam ve hem de esnek bir bileşim oluşturur. Kütikül, matriksin proteinleriyle çapraz bağlar yapan organik bileşiklerle sertleştirilebilir; ıstakoz gibi kabuklularda ise kalsiyum tuzları da ilave edilebilir. Bacak eklemleri gibi esnek kalması gereken vücut kısımlarında küti-



❶ Bu resimle gösterilme anında, toprak solucanının başucunda ve kuyruk ucunun hemen önünde yer alan segmentler, kısa ve kalındır (uzunlamasına kaslar kasılmış halka kaslar gevşemiştir) ve zemine kıllarla tutunmuştur. Diğer segmentler ince ve uzundur (halka kaslar kasılmış uzunlamasına kaslar gevşemiştir).



❷ Baş segmentlerindeki halkasal kaslar kasıldığından, baş ileri doğru hareket etmiştir. Başın gerisindeki ve kuyruğun önündeki segmentler şimdi kalın ve zemine sabitlenmiştir; böylece solucanın geriye doğru kayması engellenmiştir.



❸ Baş segmentleri tekrar kalın olup, yeni konumlarında sabitlenmişlerdir. Gerideki segmentler tutunmayı bırakıp, ileri çekilmişlerdir.

▲ **Şekil 50.35 Peristalsis sayesinde sürünme.** Uzunlamasına kasların kasılması, toprak solucanın kalınlaşıp kısalmasına yol açarken, halka kasların kasılması solucanın incelip uzamasını sağlar.

kül, sertleştirilmeden kalır. Kaslar, kütikülün vücut içerisine doğru uzanan plakalarına ya da girintilerine tutunur. Her bir büyüme hamlesinde, bir eklembacaklı dış iskeletini atmalı (deri değiştirme) ve daha büyük olanı meydana getirmelidir.

İç İskeletler

Süngerlerden memelilere kadar değişen çeşitli hayvanların yumuşak dokuları içerisine gömülmüş olarak bulunan sertleştirilmiş **iç iskelet (endoiskelet)** yer alır. Süngerlerdeki endoiskelet, inorganik maddelerden oluşmuş iğne şeklinde sert yapılardan meydana gelmiştir (bakınız Şekil 33.4) ya da protein liflerden yapılmıştır. Derisidikenlilerin vücudu, magnezyum karbonat ve kalsiyum karbonat kristallerinden oluşmuş sert plakalarla ve ossiküllerle desteklenmektedir.

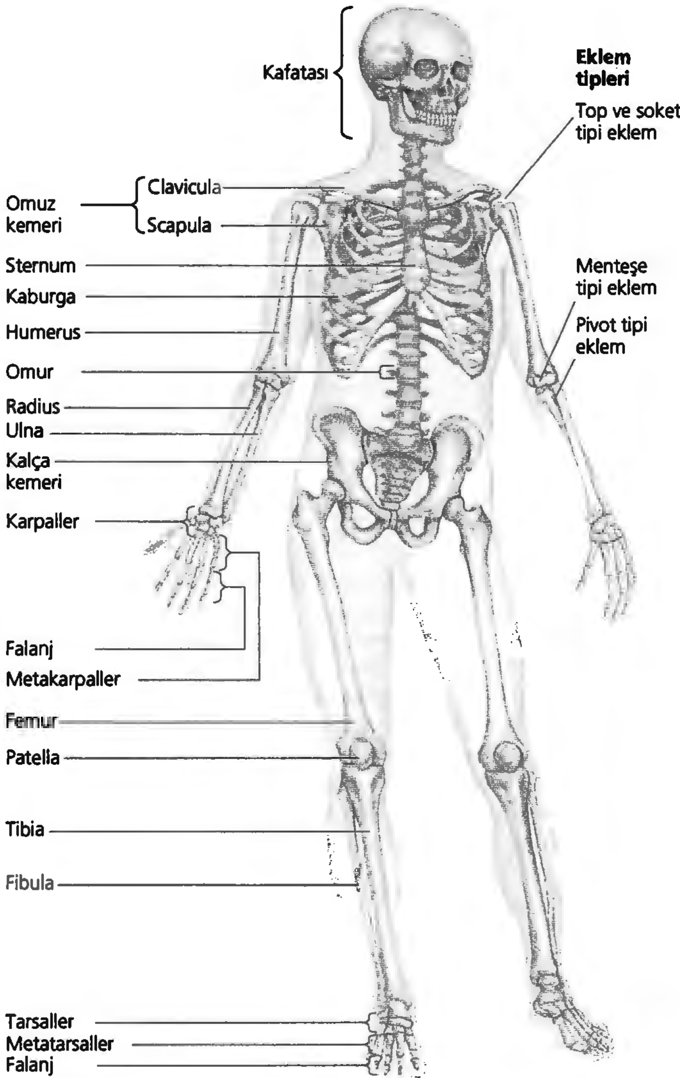
Denizkestanelerinin ossikülleri birbirine sıkıca bağlı olmasına karşın; denizyıldızlarının ossikülleri, hayvanın kollarının biçimini değiştirmesine izin vermesi için daha gevşek bağlanmıştır.

Kordalılar, kıkırdak, kemik ya da bu maddelerin çeşitli şekillerde bir araya gelmesiyle oluşmuş iç iskelete sahiptirler (bakınız Şekil 40.5). Memeli iskeleti, 200'den fazla kemikten oluşmuştur; bu kemiklerin bazıları birbirine kaynamış, bazıları ise eklemlerde harekete izin verecek şekilde ligamentlerle birbirine bağlanmıştır **(Şekil 50.36** ve **50.37)**.

İskeletlerin Büyüklüğü ve Ölçeği

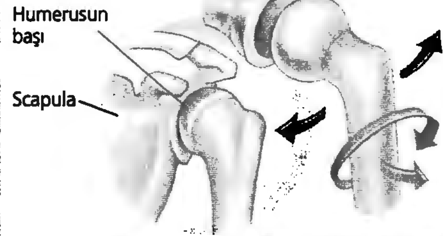
Bir dış iskelet, hayvanın vücudunu kaplaması ve koruması gerekir; fakat bir iç iskelet ne kadar kalınlığa sahip olmalı-

▼ **Şekil 50.36 İnsan iskeletinin kemikleri ve eklemleri.**



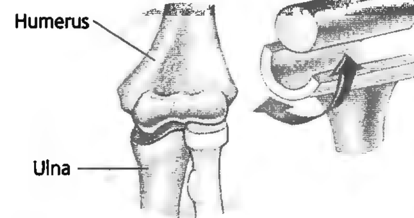
▼ **Şekil 50.37 Eklem tipleri.**

Top ve soket tipi eklem



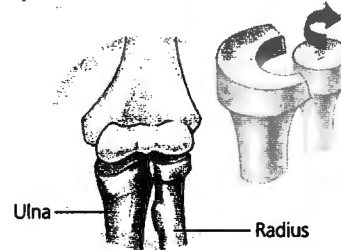
Top-ve-soket tipi eklemler, üst kol kemiğinin (humerus) omuz kemerine bağlandığı yerde ve üst bacak kemiğinin (femur) kalça kemerine (pelvis) birleştiği yerde bulunur. Bu eklemler, kollara ve bacaklara dönme hareketi yapma ve belirli düzlemlerde hareket etme yeteneği verir.

Menteşe tipi eklem



Humerus ve unlanın baş kısmı arasında bulunan menteşe tipi eklem, hareketi tek düzlemle kısıtlar.

Pivot tipi eklem



Pivot eklemler, ön kolu, dirsekten döndürmeye yarar ve başı sağa sola döndürmemizi sağlar.

dır? İnşaat mühendisliğinden gelen bilgileri kullanarak bu soruya cevap verebiliriz. Örneğin, bir binanın ağırlığı, onun boyutlarının küpüyle artar. Ancak, binanın destekleyebileceği dayanma gücü, onun enine kesit alanına bağlıdır. Böylece, eğer bir fareyi fil boyutunda ölçekleseydik, dev farenin bacaklarının, onun ağılığını desteklemek için çok ince olacağını tahmin edebileriz. Gerçektende iri hayvanlar, küçük hayvanlarınkinden çok farklı vücut oranlarına sahiptir.

Bina örneğindeki analojik benzerliği uygulayacak olursak, bacak kemiklerinin büyüklüğünün vücut ağırlığıyla doğrudan orantılı olması gerektiğini öngörebiliriz. Ancak, bu öngörümüz kısmen yanlış olacaktır; çünkü hayvanların vücutları karmaşıktır ve esnektir. Vücut ağırlığını desteklenmesi açısından vücudun duruşu -bacakların ana gövdeye göre konumu- en azından memeliler ve kuşlar için, daha önemlidir. Kaslar ve tendonlar (kasları kemiklere bağlayan bağ dokusu), iri vücutlu memeli hayvanların bacaklarını vücudun altında nispeten dik konumda tutarlar ve gerçektende yükün en fazlasını taşırlar.

Hareket Tipleri

Hareket, hayvanların temel özelliğidir. Yüzeye tespit edilmiş hayvanlar bile vücut kısımlarını hareket ettirir: Süngerler, kamçılarını çırpmak suretiyle yarattıkları su akıntısıyla besin partiküllerini kendilerine doğru çekerler ve yakalarlar; sesil Cnidaria türleri, tentaküllerini dalgalandırarak avları yakalarlar (bakınız Bölüm 33). Ancak hayvanların çoğu hareketli olup, zamanlarının ve enerjilerinin önemli bir bölümünü besin arama, tehlikeden kaçma ve eş bulmak için harcarlar. Bu aktiviteler, **yer değiştirmeyi**, ya da bir yerden bir yere aktif olarak hareketi gerektirir.

Sürtünme ve yer çekimi, hayvanın hareketsiz kalması yönünde etki gösterir ve böylece, hareket etmeye karşı koyar. Hareket etmek için, hayvanın bu iki kuvvete galip gelmek üzere enerji harcaması gerekir. Aşağıda göreceğimiz gibi, sürtünmeye ya da yer çekimine karşı koymak için gerekli enerji miktarı, özel bir ortamdaki hareket için uyum sağlamış hayvan vücut planıyla, genellikle indirgenmiştir.

Karada Yer Değiştirme

Karada yürüyen, koşan, zıplayan ya da sürünen bir hayvan, kendisini taşımalı ve yer çekimine karşı koymalıdır; fakat hava, en azından orta hızlarda, nispeten küçük bir direnç ortaya çıkarır. Bir kara hayvanı yürüdüğü, koştuğu ya da zıpladığında, bacak kasları onu hem ileriye itmede hem de yere düşmesini önlemede enerji harcar. Hayvanın bacak kasları her adımda, sıfır hızdan başlamak için ataleti de yenmek zorundadır. Karada hareket için, güçlü kaslar ve dayanıklı iskelet yapısı, aerodinamik biçimden daha önemlidir.

Omurgalıların çeşitli türlerinde, karada hareket için çok çeşitli adaptasyonlar evrimleşmiştir. Örneğin, zıplayarak hareket etmeye uygun olarak kangurular, büyük güç üreten gelişmiş arka bacak kaslarına sahiptirler (**Şekil 50.38**). Bir kanguru her zıplayışında, arka bacaklarındaki tendonlar, kısa süreli enerji depolarlar. Hayvan ne kadar uzağa zıplarsa, tendonlar o denli fazla enerji depolar. Sıkıştırılmış bir yaya benzer şekilde, tendonlarda depolanan enerji, bir sonraki sıçramada kullanılır ve hayvanın hareketi için gereken toplam enerjinin azalmasını sağlar. Bir böceğin, bir köpeğin, ya da bir insanın bacakları da, kangurudakine göre önemli ölçüde küçük olmasına karşın, bir miktar enerji depolar.



▲ **Şekil 50.38 Karada, enerji verimi yüksek yer değiştirme.** Kanguru familyası üyeleri, bir yerden diğerine giderken çoğunlukla iri arka bacakları üzerinde sıçrarlar. Her sıçramadan sonra, tendonlarda kısa süreli biriken kinetik enerji, ikinci zıplama için destek sağlar. Aslında, 30 km/saat hızla sıçramakta olan bir iri kanguru, 6 km/saat hızla gittiğindekine göre daha fazla enerji harcamaz. İri kuyruk, sıçramalar sırasında ve yerde otururken, hayvanın dengesinin sağlanmasına yardım eder.

Yürüme, koşma ya da zıplamanın bir diğer önkoşulu da dengenin sağlanmasıdır. Bir kangurunun iri kuyruğu, sıçramalar sırasında hem vücudun dengesini sağlar hem de oturur ya da yavaş hareket ederken, arka bacaklarla birlikte bir sacayağı oluşturur. Aynı ilkeden çıkarak, yürüyen bir kedi, bir köpek ya da atın da üç ayağı sürekli yerdedir. İnsan ya da kuş gibi iki bacaklı (bipedal) hayvanlar, yürürken ayaklarından en azından birini yerde tutarlar. Koşma sırasında dört ayağın hepsi (iki ayaklılarda her ikisi), kısa bir süre için yerden kesilebilir; ancak koşma hızlarında vücudu dik tutulması, ayakların yerle temasından ziyade momentum sayesinde sağlanmaktadır.

Sürünme, çok farklı bir durum oluşturur. Vücudun önemli bir bölümü yerle temas halinde olduğundan, sürünen bir hayvanın sürtünmeyi yenebilmesi için oldukça fazla güç tüketmesi gerekmektedir. Toprak solucanlarının peristalsis sayesinde yerde nasıl süründüğünü okudunuz. Birçok yılan, tüm vücutlarını bir yandan bir yana dalgalandırmak suretiyle sürünür. Yılanlar, gövdelerinin alt tarafında bulunan büyük ve hareketli pulların yardımıyla gövdelerini zemine karşı iterler ve kendilerini ileriye doğru sevk ederler. *Boa constrictor* ve pitonlar, kaslar aracılığıyla karınlarını yerden kaldırarak pullarını öne doğru eğerler ve daha sonra bu pulları zemine karşı dayayıp geriye doğru iterek, düz bir hat boyunca ileriye doğru sürünürler.

Yüzme

Çoğu hayvan suda batmadığından, yüzen hayvanların yer çekimini yenmeleri, karada ya da havada hareket edenlere oranla daha küçük bir sorundur. Diğer yandan su, havaya göre daha yoğun ve daha viskoz bir ortamdır; böylece direnç (sürtünme), sucul hayvanlar için büyük problemdir. Pürüzsüz, mekik şeklinde (torpido benzeri) vücut biçimi, hızlı yüzücülerin ortak adaptasyonudur (bakınız Şekil 40.2).

Çoğu hayvan şubesi, yüzücü hayvan türleri içermesine karşın, yüzme çeşitli şekillerde gerçekleşir. Örneğin, birçok böcek ve dört bacaklı omurgalılar, suyu itmek için bacaklarını kürek gibi kullanır. Mürekkepbalığı, tarak midyesi ve bazı Cnidaria türleri, suyu içeriye alıp dışarıya püskürterek jet benzeri hareket ederler. Köpekbalıkları ve kemikli balıklar, vücutlarını ve kuyruklarını iki yana sallayarak yüzerler. Balinalar ve yunuslar ise vücutlarının ve kuyruklarının yukarı-aşağı dalgalanma hareketiyle hareket ederler.

Uçma

Aktif uçuş (ağaçtan aşağıya süzülme olayının aksine), sadece birkaç hayvan grubunda ortaya çıkmıştır: böcekler, sürüngenler (kuşlar dahil), ve memeliler arasında yarasalar. Uçan sürüngenlerin bir grubu olan pterosaurs, milyonlarca yıl önce ortadan kalkmıştır ve uçan omurgalı hayvan olarak sadece kuşlar ve yarasalar kalmıştır.

Uçan hayvanın kanatları yeterli kaldırışı gerçekleştirebilmesi için aşağıya doğu olan yerçekimi kuvvetini yenmesi gerektiğinden yer çekimi, uçan bir hayvan için büyük sorundur. Uçmanın anahtarı, kanat biçimidir. Tüm kanatlar, aerodinamik yapıya sahiptir. Bu yapıların biçimi, hava akımlarını hayvanların ya da uçakların havada kalmasına yardım edecek şekilde değiştirmektedir. Kanatların bağlı olduğu vücuda gelince, mekik şekli, suda olduğu gibi havada da direnci azaltmaya yardım etmektedir.

Uçan hayvanlar, göreceli olarak daha hafiftir; vücut kütleleri, bazı böcekler için bir gramdan daha az ve uçan en iri kuşlar için 20 kilograma kadar çıkabilmektedir. Uçan birçok hayvan, düşük vücut kütlesine katkı yapan yapısal adaptasyonlara sahiptir. Örneğin kuşların idrar keseleri ya da dişleri yoktur; ayrıca iri kemikler, kuşun ağırlığını azaltmaya yardım eden hava dolu bölgelere sahiptir (bakınız Bölüm 34).

Yer Değiştirmenin Enerji Maliyeti

Duke Üniversitesinden üç bilim insanı, 1960'lı yıllarda, yer değiştirmenin biyoenerjetikleriyle ile ilgilenmeye başladı. Fizyologlar, yer değiştirme sırasında hayvanın enerji kullanma oranını belirlemek için, tipik olarak oksijen tüketimini ya da karbon dioksit üretimini ölçer (bakınız Bölüm 40). Böyle bir stratejiyi uçma olayına uygulamak için Vance Tucker, muhabbetkuşlarının yüzüne maske giydirerek hava tünelinde uçmak üzere eğitti (**Şekil 50.39**). Vance Tucker, kuş uçtuğunda soluduğu havanın toplandığı tüpe maskeyi bağlayarak, gaz alış-veriş hızını ölçtü ve harcanan enerjiyi hesaplayabildi. Bu arada, Dick Taylor ve Knut Schmidt-Nielsen, vücut büyüklüğü büyük ölçüde değişik olan hayvanların dinlenme anında ve hareket halindeyken enerji tüketimlerini ölçtü. Schmidt-Nielsen, daha sonra, hareket için enerji maliyetini, yani, belirli bir miktar vücut ağırlığını belirli bir mesafe taşımak için gerekli yakıt miktarını hesapladı.



▲ **Şekil 50.39 Uçuş sırasında kullanılan enerjinin ölçülmesi.** Plastik yüz maskesine bağlanan tüp, bu muhabbetkuşu rüzgar tünelinde uçarken nefes verdiğinde çıkardığı gazları toplar.

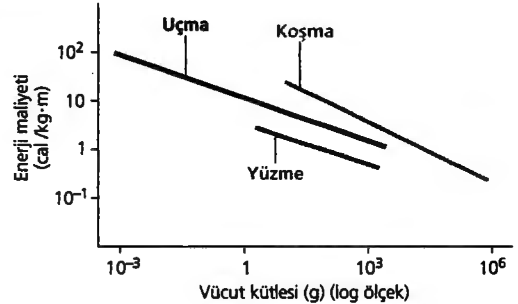
Schmidt-Nielsen'in analizi, yer değiştirme enerji maliyetinin ortama ve yer değiştirme tarzına bağlı olduğunu gösterdi (**Şekil 50.40**). Yüzme, enerji bakımından en verimli hareket tarzıdır (hayvanın yüzmeyi kolaylaştırıcı adaptasyonlara sahip olduğunu varsayarsak). Koşan hayvanlar, genellikle, aynı büyüklükteki yüzücü hayvanlara göre kat ettiği her metre için daha fazla enerji harcar; çünkü, koşma ve yürüme yerçekimini yenmek için enerji ister. Eğer enerji tüketimini metre başına değil de dakika başına hesaplayıp

▼ **Şekil 50.40** **SORGULAMA**

Yer değiştirmenin enerji maliyeti nedir?

DENEY Knut Schmidt-Nielsen, çeşitlilik gösteren hayvan türleri arasında farklı hareket tiplerinin enerji maliyetlerini yöneten genel prensiplerin olup olmadığını merak etti. Bu soruya cevaplamak için, O, hem kendi çalışmalarından hem de hayvanlar su kanallarında yüzdüklerinde, yürüme bantlarında koştuklarında ya da rüzgar tünellerinde uçtuklarında ölçüm yapmış olan diğer bilimsel çalışmalardan veriler elde etti. O, bu verilerin tümünü ortak bir birim setine dönüştürdü ve sonuçları grafik haline getirdi.

BULGULAR



Bu grafik, koşmaya, uçmaya ve yüzmeye özelleşmiş hayvanlar için vücut kütlesine karşı, metre başına alınan yol için kilogram vücut kütlesi başına harcanan enerjinin kalori cinsinden değerini göstermektedir. Her iki eksenin de logaritmik ölçekle çizildiğine dikkat ediniz.

SONUÇ Çoğu hayvanın birim vücut kütlesi için harcanan enerji göz önüne alındığında yüzmenin, enerji açısından en verimli hareket tarzları olduğu; koşmanın ise enerji açısından en az verimli hareket tarzı olduğu görülmektedir. Ayrıca, kullanılan hareket tipine bakmaksızın, küçük vücutlu hayvanlar, büyük vücutlulardakine oranla tipik olarak kilogram vücut kütlesi başına daha fazla enerji harcar.

KAYNAK KK. Schmidt-Nielsen, Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running, *Science* 177:222-228 (1972).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer bu grafikte yüzücü olarak bir ördeğin verimliliğini çizseydiniz, onun grafik üzerinde nereye düşeceğini tahmin ederdiniz, niçin?

karşılaştıracak olursak, uçan hayvanların, aynı vücut kütlesine sahip yüzen ya da koşan hayvanlardan daha fazla enerji kullandıklarını buluruz.

Şekil 50.40, aynı zamanda, aynı hareket tarzına uyum sağlamış daha büyük vücutlu hayvanların, daha küçük vücutlu hayvanlara göre daha verimli olarak hareket ettiklerini ortaya koymaktadır. Hareket sırasında vücut büyüklüğünün enerji harcanmasıyla olan bu ilişkisi, grafik üzerinde yer alan her bir çizgideki aşağı doğru eğim ile kendisini göstermektedir. Örneğin, 450 kg'lık bir at, aynı mesafeyi koşan 4 kg'lık bir kediye göre *kilogram vücut kütlesi başına* daha az enerji harcar. Elbette ki, harekette harcanan toplam enerji miktarı, iri vücutlu hayvanlar için daha büyüktür.

Besinlerden alınıp hareket için kullanılan enerji, büyüme ve üreme gibi diğer etkinlikler için kullanılmaz. Böylece, hareketin etkinliğini maksimuma çıkaran yapısal ve davranışsal adaptasyonlar, bir organizmanın evrimsel uyumunu artırır.

Bu bölümde, duyu reseptörlerini ve kasları ayrı ayrı tartışmamıza rağmen onlar, beyni, vücudu ve dış dünyayı birbirine bağlayan tek bir bütünleşmiş sistemin parçasıdır. Bölüm 51'de, hayvan yapısı ve işlevi bağlamında davranışı tartışacağız ve bunu, organizmaların çevreleriyle etkileşimlerinin nasıl olduğunu inceleyen ekoloji konusuna bağlayacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 50.6

1. Septumlar, hangi bakımdan toprak solucanı iskeletinin önemli özelliğidir?
2. Yüzme ve uçmayı, onların ortaya çıkardığı ana problemler ve hayvanların bu problemlerin üstesinden gelmesine izin veren adaptasyonlar bakımından karşılaştırınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir koltuğa oturmak üzere kollarınızı kullandığınız zaman, biceps kasınızı kullanmaksızın kollarınızı bükersiniz. Bunun nasıl mümkün olduğunu açıklayınız. (*İpucu*: antagonistik güç olarak yerçekimini düşününüz).

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

50 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 50.1

Duyu reseptörleri uyarı enerjisini dönüştürür ve sinyalleri merkezi sinir sistemine gönderir (ss. 1085-1090)

- **Duyu reseptörleri**, genellikle, özelleşmiş nöronlar ya da epitelyum hücreleri olup dışarıdan ve içeriden gelen uyarıları saptar. Uyarının duyu hücreleri tarafından algılanması, uyarıya cevap olarak duyu reseptörünün zar potansiyelindeki bir değişiklik olan **duyu dönüştürülmesi** işlemiyle devam eder. Meydana gelen reseptör potansiyeli, aksiyon potansiyelinin merkezi sinir sistemine (CNS) **iletilmesini** kontrol eder; CNS, duyusal bilgilerin bütünleştirilip algılanmanın gerçekleştiği yerdir. Bir aksondaki aksiyon potansiyellerinin frekansı ve aktive edilen aksonların sayısı, uyarının kuvvetini belirler. Sinyali taşıyan aksonun kimliği, uyarının özelliğini ve kalitesini şifreler. Reseptör hücrelerdeki sinyal dönüştürme yolları, genellikle, sinyali çoğaltır; bu, ya reseptör hücrenin aksiyon potansiyeli üretmesine neden olur ya da duyu nöronu ile yapmış olduğu sinapsta nörotransmitter madde salmasına yol açar.
- Duyu reseptörlerinin beş temel tipi vardır. **Mekanoreseptörler**, basınç, dokunma, gerilme, hareket ve ses gibi uyarılara cevap verir. **Kemoreseptörler**, toplam çözünmüş madde konsantrasyonunu ya da özgül molekülleri saptar. **Elektromanyetik reseptörler**, elektromanyetik radyasyonun farklı formlarını algılar. **Termoreseptörlerin** çeşitli tipleri, vücut yüzeyi ve vücut içi sıcaklıkları hakkında sinyal verir. Ağrı, **nosiseptör** denen ve aşırı ısıya, basınca ya da belirli kimyasal madde gruplarına cevap veren reseptörlerle algılanır.

? *Duyu reseptörlerinin basitçe sınıflandırırken, nosiseptörleri ayrı bir grup olarak kabul etmek niçin anlamlı olabilir?*

KAVRAM 50.2

İşitmeden ve dengeden sorumlu olan mekanoreseptörler, sıvının ve yerleşik durumdaki partiküllerin hareketini saptar (ss. 1090-1094)

- Çoğu omurgasız, yerçekimine göre yönelimlerini **statositler** aracılığı ile hisseder. Özelleşmiş **kıl hücreler**, memelilerde işitmenin ve dengenin sağlanmasında; balıklarda ve sucul amfibilerde su hareketlerinin algılanmasında temel oluşturur. Memelilerde **timpanik zar** (kulak zarı), orta kulağın üç küçük kemiğine ses dalgalarını iletir; bu kemikler ise, oval pencere yoluyla ses dalgalarını iç kulağın kıvrılmış **kohleası** içerisindeki sıvıya iletir. Sıvı içerisindeki basınç dalgaları, **bazilar zarı** titreştirir ve kıl hücrelerin depolarize olmasını sağlar; böylece, beyne işitme siniri yoluyla gidecek aksiyon potansiyelini tetikler. Bazilar zarın her bölgesi, belirli frekansta en kuvvetli şekilde titreşir ve beyin korteksinin özgül işitme alanının uyarılmasına yol açar. İç kulaktaki reseptörler, dengede işlev görür.

? *Sesin hangi özelliği, kulaktaki belirli kıl hücresinin kıllarının eğilme yönünü belirler; ve bu özellik, beyne gönderilen sinyalleri nasıl şifreler?*

KAVRAM 50.3

Çeşitli hayvanlardaki görme reseptörleri, ışık absorblayan pigmentlere bağımlıdır (ss. 1095-1101)

- Omurgasızlar, ışığa duyarlı basit göz benekleri, görüntü oluşturan bileşik gözler ve tek mercekli gözler gibi çok değişik ışık algılayıcılarına sahiptir. Omurgalılardaki göz tek merceklidir ve bu mercek ışığı, **retinada** bulunan **fotoreseptörler** üzerine odaklamada kullanılır. Hem **çubuk** ve hem de **koniler**, bir proteine (opsin) bağlanmış olan **retinal** denen pigmenti içerir-

ler. Işığın absorpsiyonuyla retinal, fotoreseptörleri hiperpolarize eden sinyal dönüştürme yolunu tetikler ve fotoreseptörlerin daha az nörotransmitter salmasına neden olur. Sinapslar, bilgiyi fotoreseptörlerden hücrelere iletir, bu hücreler, bilgiyi bütünleştirerek optik siniri oluşturan aksonlar boyunca beyne gönderir.

? *Görme olayında omurgalı beynine gönderilen duyusal bilgilerin işlenme süreci, işitme ya da koku alma olaylarındakinden nasıl farklılık gösterir?*

KAVRAM 50.4

Tat ve koku duyularının alınması, benzer duyu reseptörleri ile gerçekleşir (ss. 1101-1103)

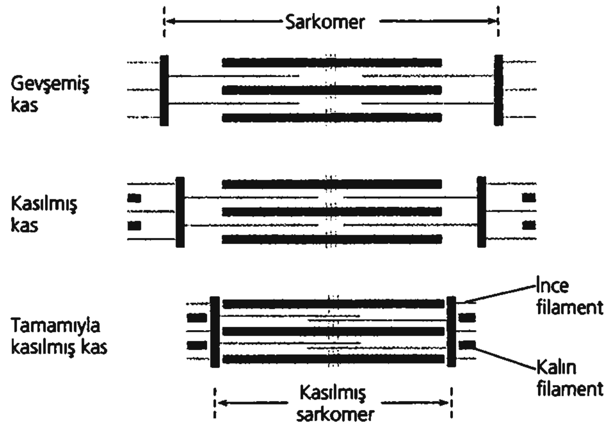
- **Tat** ve **koku** alma olaylarının ikisi de, kemoreseptörlerin plazma zarı üzerindeki proteinlere bağlanan küçük moleküller tarafından uyarılmasına bağlıdır. İnsanda, tat tomurcukları içerisindeki duyu hücreleri, beş tat algısının -tatlı, ekşi, tuzlu, acı ve umami (glutamatın neden olduğu- bir tanesi için özgün olan tek bir reseptör tipini gösterir. Koku reseptör hücreleri, burun boşluğunun üst kısımlarını astarlar ve beynin koku soğancığına aksonları uzatırlar. Binden daha fazla sayıda gen, özgün koku maddelerini bağlayan zar proteinlerini şifreler; ve her reseptör hücrenin bu genlerden sadece bir tanesini ifade ettiği görülmektedir.

? *Soğuk algınlığına yakalandığınızda yiyeceklerin tadının niçin yavan gelmektedir?*

KAVRAM 50.5

Kasın işlev görmesi için, protein filamentlerin fiziksel etkileşimi gereklidir (ss. 1103-1110)

- Omurgalı iskelet kaslarının kas hücreleri (lifler), aktinden (çoğunlukla) oluşmuş **ince filamentlerden** ve miyozinden oluşmuş **kalın filamentlerden** meydana gelen miyofibrilleri içerir. Yardımcı proteinlerle birlikte bu filamentler, **sarkomer** denen tekrarlanan birimlerde organize olmuştur. ATP'nin hidroliziyle enerjik hale getirilen miyozin başlar, enine köprüler oluşturarak ince filamentlere bağlanır; daha sonra yeni ATP'nin bağlanması üzerine ayrılır. Bu döngü tekrarlandığında, kalın ve ince filamentler, birbirinin üzerinde kayar, sarkomer kısalır ve kas lifi kasılır.



- Motor nöronlar, asetilkolin salarak kas lifine ve T tübülüne geçen aksiyon potansiyellerini tetikler ve **sarkoplazmik retikulumdan** Ca^{2+} salınmasını uyarır. Ca^{2+} iyonları, **troponin kompleksine** bağlandığında **tropomiyozin** ince filamentler üzerinde yeni pozisyon alarak aktin üzerindeki miyozin bağlanma bölgelerini açıkta bırakır; böylece enine köprü oluşumu başlar. **Motor birim**, bir motor nöron ve onun kontrol ettiği kas liflerinden oluşur. Kuvvetlendirici çoklu motor birimler, daha güçlü kasılmalara yol açar. Kas seğirmesi, bir motor nörondaki tek bir aksiyon potansiyelinden ortaya çıkar. İskelet kası lifleri, hızlı ya da yavaş ve oksidatif ya da glikolitik olabilir.
- Kalp kası sadece kalpte bulunur ve interkalar diskler tarafından elektriksel olarak birbiriyle bağlantılı olan çizgili kas hücrelerinden oluşmuştur. Kalp kası, nöronlar tarafından uyarı girdisi olmaksızın aksiyon potansiyeli üretebilir. Düz kaslarda kasılmalar yavaştır ve kas hücrelerinin kendileri tarafından ya da otonom sinir sistemindeki nöronlardan gelen uyarılar sayesinde başlatılabilir.

? *İskelet kası aktivitesinde ATP hidrolizinin iki ana işlevi nedir?*

KAVRAM 50.6

İskelet sistemleri, kas kasılmasını harekete dönüştürür (ss. 1110-1115)

- Çoğunlukla antagonistik çiftler halinde yer alan iskelet kasları, kasılarak ve iskelet elemanlarını çekerek beraberinde hareketi sağlar. İskelet çeşitleri, solucanlarda olduğu gibi **hidrostatik** olabilir, bu iskelet tipinde sıvı basıncı korunur; böceklerde olduğu gibi sertleştirilmiş **dış iskelet** şeklinde ya da omurgalılarda olduğu gibi **iç iskelet** şeklinde olabilir.
- **Yer değiştirmenin** her bir formu – yüzme, karada hareket etme ya da uçma- belirli bir mücadeleyi gündeme getirir. Örneğin, yüzücülerin sürtünmeye karşı galip gelmeleri gerekir; fakat karada hareket eden ya da uçan hayvanlara göre yer çekimi ile daha az mücadele ederler. Yüzmek için özelleşmiş olan hayvanlar, benzer büyüklükteki olup uçmak ya da koşmak için özelleşmiş hayvanlara göre kat edilen birim uzaklık başına daha az enerji harcar. Yer değiştirmenin bu üç temel modelinden herhangi biri için, büyük vücutlu hayvanlar daha küçük olanlara göre daha verimlidir.

? *Kas filamentlerinin mikroskobik ve makroskobik bağlantılar yapmasının sizin dirseğinizi bükmenize nasıl olanak sağladığını açıklayınız.*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

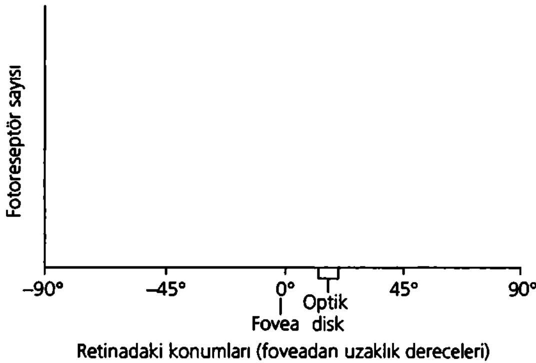
1. Aşağıdaki reseptörlerden hangisi kendi grubuyla *yanlış* eşleştirilmiştir?
   a. Kıl hücresi-mekanoreseptör
   b. Kas mekiği-mekanoreseptör
   c. Tat reseptörü-kemoreseptör
   d. Çubuk-elektromanyetik reseptör
   e. Tat reseptörü-elektromanyetik reseptör
2. Orta kulak aşağıdaki dönüştürme işlemlerinden hangisini yapar?
   a. Hava basıncı dalgalarını su basıncı dalgalarına dönüştürür
   b. Su basıncı dalgalarını hava basıncı dalgalarına dönüştürür
   c. Hava basıncı dalgalarını sinirsel impulslara dönüştürür
   d. Su basıncı dalgalarını sinirsel impulslara dönüştürür
   e. Basınç dalgalarını kıl hücresi hareketlerine dönüştürür
3. Omurgalı iskelet kası liflerinin kasılması sırasında, kalsiyum iyonları,
   a. ATP'nin hidrolizi sırasında kofaktör olarak etki ederek enine köprüleri kırar
   b. aktin üzerindeki miyozinin bağlanma bölgeleri açığa çıksın diye troponine bağlanarak biçimini değiştirir.
   c. motor nörondan kas lifine aksiyon potansiyelini iletir.
   d. aksiyon potansiyellerini T tübülleri boyunca yayar.
   e. aksiyon potansiyelini takiben plazma zarının polarizasyonunu yeniden tesis eder.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Aşağıdaki duyusal ayırımlardan hangisi, nöron kimliğindeki farklılıkla *şifrelenmez?*
   a. Beyaz ve kırmızı
   b. Kırmızı ve yeşil
   c. Gürültü ve bayılma
   d. Tuzlu ve tatlı
   e. Acı ve soğuk
5. Ses dalgalarının aksiyon potansiyellerine dönüştürülmesi, aşağıdakilerden hangisinde yer alır?
   a. Kıl hücrelerle uyarıldığında, tektoriyal zar içinde
   b. Kıl hücreler tektoriyal zara değip eğildiğinde, depolarize olarak duyu sinirlerini uyaracak nörotransmitter molekülleri serbest bırakması
   c. Bazilar zarın sodyum iyonlarına daha geçirgen olmasıyla depolarizasyonu sonucu, duyu sinirinde aksiyon potansiyelinin oluşumu
   d. Değişen ses güçlerine bağlı olarak, bazilar zarın farklı frekanslarda titreşmesi
   e. Orta kulakta, titreşimlerin çekiç, örs ve üzengi tarafından büyütülmesi ile

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

6. Bazı köpekbalıkları ısırmadan hemen önce gözlerini kapatmaktadır. Avlarını görmemelerine karşın, doğru noktayı ısırmaktadırlar. Araştırıcıların bulgularına göre köpekbalıkları, metal cisimleri yanlışlıkla ısırmakta ve akvaryumların dibindeki kumlara gömülü bataryaları bulabilmektedirler. Bu veriler, köpekbalıklarının avlarını henüz ısırmadan önceki yerini aşağıdakilerden hangisindekine benzer şekilde saptadığına işaret etmektedir?
   a. Çıngıraklı yılanın, barınağındaki bir farenin yerini bulması
   b. Erkek ipekböceği güvesinin eşini bulması
   c. Yarasaların karanlıkta güveleri bulması
   d. Bir ördekgagalı memelinin çamurlu bir nehirde avının yerini saptaması
   e. Bir yassı solucanın aydınlık yerlerden uzaklaşması
7. **ÇİZİNİZ** Metinde verilen bilgilere dayanarak, aşağıdaki grafiği doldurunuz. Bir hattı çubuklar için diğer hattı koniler için kullanınız.



8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Genelde karada yer değiştirme, sudakine oranla daha fazla enerji gerektirir. Hayvan yapı ve işlevi ile ilgili olarak Ünite 7'de öğrendiklerinizin ışığında, karada hareket etmek için memelilerin yüksek enerji gereksinimlerini destekleyen bazı evrimsel adaptasyonları tartışınız.
9. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   İskelet kasları genellikle çok çabuk yorulmalarına karşın, midye kabuğu kaslarının sahip olduğu paramiyozin denen protein, bu kaslara bir ay kadar kasılı kalabilme yeteneği vermektedir. Kasılmanın hücresel mekanizması hakkındaki bilginizi kullanarak, paramiyozinin nasıl çalışıyor olabileceğini açıklayan bir hipotez öneriniz. Hipotezinizi deneysel olarak nasıl test edebilirdiniz?
10. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Yapı ve İşlev Yazacağınız kısa bir denemede (100-150 kelimelik), insan gözünün merceğinin yapısında görmedeki işlevine mükemmel bir şekilde uyum sağlamış en az üç hususu açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri
   BioFlix Özel Ders Kas Kasılması
   Aktiviteler Omurgalı Gözü • Gözün Yapı ve İşlevi • Kas Liflerinin Yapısı ve Kasılması • Discovery Channel Video:Kaslar ve Kemikleri • İnsan İskeleti
   Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Soruları • Bölüm Sonu
2. eTekst
   Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele
3. Çalışma Alanı
   Deneme Testleri • Toplu Testleri • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videoları • Aktiviteleri • Araştırmaları • Lab Ortamları • Sesli Sözlükı • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

51

Hayvan Davranışları



▲ **Şekil 51.1 Bir kemancı yengecinin dev kıskaçlarını sallamasına sebep olan nedir?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

51.1 Belirgin duyusal girdiler hem basit hem tümleşik davranışları uyarabilirler
51.2 Öğrenme, deneyim ile davranış arasında özel bir bağ kurar
51.3 Bireysel hayatta kalma ve üreme başarısı seçimleri pek çok davranışı açıklayabilir
51.4 Kapsamlı uyum, alturizm de dahil davranışların evrimini açıklayabilir

GENEL BAKIŞ

Hayvansal Davranışların Türleri ve Nedenleri

Çoğu hayvanın aksine, erkek kemancı yengeçleri (*Uca* cinsi) oldukça asimetriktirler. Kıskaçlarından biri vücut kütlesinin yarı oranına kadar gelişebilmektedir (**Şekil 51.1**). Yengeç, bu görüntüsünden dolayı kemancı ismini almıştır; zira hayatını yaşam alanı olan çamur yataklarındaki algler ile beslenerek devam ettirir. Öndeki küçük kıskaç büyük kıskacın önünden ağza doğru bir ileri bir geri hareket eder. Ancak bazen erkek yengeç, büyük kıskacını havada sallar. Bu hareketi tetikleyen şey nedir? Ne amaçla bu hareketi yapar?

Erkek yengecin kıskacını sallamasının iki işlevi vardır. Silah görevini de gören bu hareket yengecin, yuvasına çok yaklaşan diğer erkekleri geri püskürtmesine yardımcı olur. Kıskacın güçlü biçimde sallanması, aynı zamanda yengeç kolonisi içinde kendine eş arayan dişi yengeçlerin dikkatini çekmeye yardımcı olur. Dişi bir yengeci yuvasına çekmeyi başaran erkek, çiftleşmeye hazırlık için onu kumla ya da çamurla içeri kapatır.

Hayvan davranışları, ister bireysel (soliter) olsun ister sosyal, ister sabit (tespit edilmiş) olsun ister değişken, fizyolojik sistem ve süreçlere bağlıdır. Bireysel bir **davranış**, sinir sisteminin kontrolü altında bulunan kaslar aracılığıyla bir uyarıcıya karşı verilen tepkedir. Bulara örnek olarak, hayvanın ötmesi için göğüs ve boğaz kaslarını kullanması, savunağını (territori) belirlemek için koku salması ya da sadece kıskacını sallaması verilebilir. Davranış, sindirim için besin elde etmenin ve eşeyli üreme için eş bulmanın vazgeçilmez bir parçasıdır. Davranış ayrıca, ısıyı korumak için yumaklanan bal arılarında (bakınız Bölüm 40) olduğu gibi homeostasise de katkı sağlar. Kısaca, hayvan fizyolojisinin tamamı davranışa katkı sağlar ve hayvan davranışı da fizyolojiyi bütünüyle etkiler.

Hayatta kalma ve üreme için önemli olması nedeniyle davranış, zaman içinde doğal seçilime önemli ölçüde bağımlıdır. Bu evrimsel seçilim süreci, anatomiyi de ayrıca etkilemektedir, çünkü birçok davranışın temelinde yatan tanıma ve iletişim vücut biçimi ve görünüşe bağlıdır. Bu nedenle, erkek kemancı yengecinin büyük kıskacı onun türün diğer üyeleri tarafından tanınmasını sağlayan bir adaptasyondur. Aynı şekilde yengecin gözlerinin başının çok yukarısında olan saplara yerleştirilmesi onun davetsiz misafirleri çok uzaktan görmesini sağlar.

Bu bölümde, davranışın nasıl kontrol edildiğini, hayvanın yaşamı boyunca nasıl geliştiğini ve genler ve çevre tarafından nasıl etkilendiğini irdeleyeceğiz. Ayrıca, davranışın nesiller boyunca hangi yollarla evrimleştiğini keşfedeceğiz. Hayvanın içsel yaşantılarını inceleyen çalışmamızdan onun dış dünyayla olan etkileşimlerine yönelerek sekizinci ünitenin ana konusu olan Ekolojiyle de bir bağlantı kurmuş olacağız.

KAVRAM 51.1

Belirgin duyusal girdiler hem basit hem tümleşik davranışları uyarabilirler

Biyologlar davranışların nasıl ortaya çıktığını ve neye yaradıklarını belirlemek için hangi yaklaşımlardan istifade ederler? Hayvansal davranış konusunda öncü olan Hollandalı bilim adamı Niko Tinbergen, aşağıda özetlendiği şekilde, herhangi bir davranışı anlayabilmek için dört sorunun cevaplanmasının gerektiğini ileri sürmüştür:

1. Hangi uyaran, davranışı ortaya çıkarır ve tepkiye hangi fizyolojik mekanizmalar aracılık eder?
2. Hayvanın büyüme ve gelişme devresindeki tecrübe tepkiyi nasıl etkiler?

3. Davranış, hayatta kalmaya ve üremeye nasıl yardımcı olur?
4. Davranışın evrimsel tarihçesi nedir?

Tinbergen'in ilk iki sorusu *yakın nedensellik (proximate causation)* ile ilgilidir; bir davranış "nasıl" ortaya çıkar veya değişir. Son iki soru ise *nihai (uzak) nedensellik (ultimate causation)* ile ilgilidir; bir davranış doğal seçilim bağlamında "niçin" ortaya çıkar.

Bugün, Tinbergen'in soruları ve nedensellikle bağlantılı fikirleri hayvansal davranışın ekolojik ve evrimsel ilkelerini araştıran **davranış ekolojisinin** temelini oluşturmaktadır. Modern biyolojik araştırmaların bu hareketli sahasını keşfederken, 1973 yılında Nobel Ödülünü kazanan üç araştırmacının, Tinbergen, Karl von Frisch ve Konrad Lorenz'in çalışmalarına da göz atacağız.

Tinbergen'in ilk sorusuna hitaben, davranışı tetikleyen uyaranın doğasını, onun kendi deneylerinden bir örnekle, belirgin uyarıcılara karşı davranışsal tepkiler ile başlayacağız.

Sabit Davranış Örüntüleri

Araştırmasının bir bölümünde, Tinbergen içinde üç iğneli dikence balığı (*Gasterosteus aculeatus*) olan akvaryumlar kullandı. Kırmızı karınlı erkek dikence balıkları, yuvalama alanlarını işgal eden diğer erkeklere saldırırlar. Tinbergen ayrıca erkek dikence balıkların akvaryumlarının önünden kırmızı bir kamyon geçtiğinde de saldırganca davrandıklarının farkına vardı. Bu tesadüfi gözlemden ilham alarak, alt kısmı kırmızı olan yabancının bu saldırı davranışının nedeni olduğunu gösteren bazı deneyler yaptı. Erkek dikence balığı, kırmızı renkten yoksun bir balığa saldırmamakta (şunu da belirtelim ki bunlarda dişilerin karınları kırmızı değildir), fakat kırmızı renkli kısımları olan gerçekdışı cisimlere bile saldırmaktadırlar (**Şekil 51.2**).

Erkek dikence balığının savunak tepkisi, basit bir uyaranla doğrudan ilişkili bir dizi öğrenilmemiş davranış olan **sabit davranış örüntüsüne** bir örnektir. Sabit davranış örüntüleri, aslında değiştirilemezler ve tetiklendiğinde ise tepki kesinlikle tamama erer. Erkek dikence balığının saldırgan davranışına neden olan kırmızı bir nesne örneğinde olduğu gibi davranışın ortaya çıkmasını tetikleyen harici belirti, **uyarıcı işaret** diye adlandırılır.

Göç

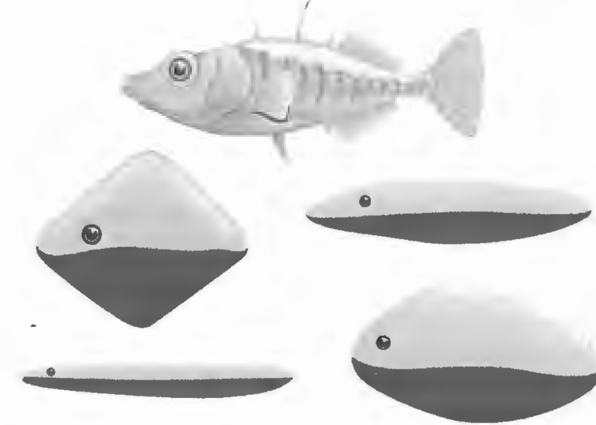
Çevresel uyarıcılar, yalnızca davranışları tetiklemekle kalmaz ayrıca hayvanların bu davranışları gerçekleştirmek için kullandıkları ipuçlarını da sağlarlar. Örneğin, kuşların büyük bölümü, balıklar ve bazı diğer hayvanlar düzenli ve uzun mesafeli yer değişikliği olan **göç** esnasında çevresel ipuçlarını rehber edinirler (**Şekil 51.3**).

Göçmen hayvanların çoğu, daha önce hiç karşılaşmadıkları çevrelerden geçmektedir. O halde nasıl oluyor da bu yabancı mekânlarda yollarını buluyorlar?

Bazı göçmen hayvanlar, güneşin dünyayla olan göreceli konumu gün içinde değişse bile kendi rotalarını güneşin bağıl konumuna göre belirler. Hayvanlar bu değişikliklere, 24 saatlik ritmi veya döngüyü barındıran ve içsel bir mekanizma



(a) Erkek dikence balığı kendi yuvalama alanı sınırlarını ihmal eden diğer erkeklere saldırır. Mütecaviz erkekteki kırmızı şerit, saldırganlık davranışının oluşmasına neden olan uyarıcı işaret olarak görev yapar.



(b) Üstteki gerçek modelde, hiç kırmızı şerit yoktur ve saldırganlık davranışı bu yüzden tetiklenmez, ancak alttaki kırmızı şeritli modeller güçlü tepki oluşumunu sağlar.

▲ **Şekil 51.2 Klasik bir sabit davranış örüntüsünde uyarıcı işaret.**

? *Bu davranışın evrilmiş olmasının en olası nedenini açıklayınız.*



▲ **Şekil 51.3 Göç.** Her bahar mevsiminde, kar kazları (*Chen caerulescens*) kışladıkları Güney Meksika'dan yuva yapacakları Grönland, Kanada ve Alaska'ya göç ederler. Sonbaharda ise kışlaklarına geri dönerler.

işlevi gören *günlük saat* sayesinde ayak uydururlar (bakınız Bölüm 49). Örneğin, deneyler şunu göstermiştir ki göçmen kuşlar günün belirli zamanlarında güneşe göre farklı yönlerde yol almaktadırlar. Gececil hayvanlar ise gökyüzünde sabit bir konumu olan Kuzey Yıldızını kullanmaktadırlar.

Güneş ve yıldızlar, yön bulmak için yararlı ipuçları sağlamalarına rağmen, bulutlar bu işaretlerin gizlenmesine neden olabilir. Göçmen kuşlar, bu sorunun üstesinden nasıl geliyorlar? Posta güvercinleriyle yapılan basit bir deney tek bir cevabı karşımıza çıkarmaktadır. Bulutlu bir günde posta güvercininin kafasına yerleştirilen küçük bir mıknatıs onun yuvasına verimli bir şekilde dönmesini engellemiştir. Böylelikle araştırmacılar güvercinlerin güneş ya da gök cisim işaretlerine ihtiyaç duymadan, konumlarını dünyanın manyetik alanına göre algıladıkları sonucuna vardılar.

Hayvanların dünyanın manyetik alanını algılama biçimi bir tartışma konusu olarak süregelmektedir. Göçmen balık ve kuşların başlarında manyetik demir minareli olan magnetik parçaların olduğu bilinmektedir. Bu durum bazı bilim insanlarını, dünyanın magnetik içerikli yapılar üzerindeki çekiminin sinir sinyallerinin de beyne ulaşmasını tetiklediği varsayımına yönlendirmiştir. Diğer bir grup bilim adamıysa göçmen hayvanların, dünyanın manyetik alanının gözdeki fotoreseptörler üzerindeki etkisiyle yönlendirildiği fikrini öne atmışlardır. Hayvanların manyetik alanı "gördüğü" fikri, kuşların ister gece ister gündüz manyetik bir alanda yol alması için belirli bir dalga boyu ışığının mevcut olması gerektiğini gösteren deneylerle desteklenmektedir.

Davranışsal Ritimler

Bazı göçmen türlerin yönlerini bulmalarında küçük fakat kayda değer bir rol oynamasına rağmen, günlük saatin esas olarak tüm hayvanların günlük aktivitelerinde önemli bir yeri vardır. Bölüm 40 ve 49'da tartışıldığı üzere günlük saatin ürünü olan sirkadyan (günlük) ritimler, dinlenilen ve faaliyet gösterilen zaman dilimlerini içeren günlük bir döngü olup davranışsal fizyoloji üzerinde geniş kapsamlı bir etkiye sahiptir. Bu ritim, normalde dış dünyadaki ışık ve karanlık döngüsüyle eş zamanlıdır; ancak kış uykusunda olduğu gibi sabit çevresel şartlar altında da ritmik aktiviteler sürdürülebilir.

Göç ve üreme gibi bazı davranışlar günlük ritimden daha uzun döngülü biyolojik ritimler göstermektedirler. Mevsimlerin yıllık döngüsüne bağlı olan davranışsal ritimler, *yıllık (circannual) ritimler* olarak adlandırılır. Göç ve üreme, genellikle yiyecek bulunmasıyla ilişkili olmasına rağmen, bu davranışların tüketilen yiyecek miktarıyla çok da ilgisi yoktur. Buna karşın, günlük ritimler gibi yıllık ritimler de çevrenin ışık ve karanlık süresinden etkilenmektedir. Örneğin, kuşlarla yapılan birçok çalışma, yapay olarak gün ışığı süresinin artırılmasının, vakitsiz göç davranışlarına sebep olabileceğini göstermiştir.

Biyolojik ritimlerin hepsi çevrenin ışık ve karanlık döngüsüne bağlı değildir. Örneğin Şekil 51.1'deki kemancı yengecini hatırlayın. Erkeğin kur yapmak için kıskacını sallama davranışı, gün süresine değil yeni aya ve dolunaya bağlıdır. Neden mi? Kemancı yengeçler, yaşamlarına birkaç larva aşamasından sonra çamur yataklarına yerleşmiş bir plankton olarak başlarlar. Yeni ay ya da dolunay zamanlarında kur yaparak, yengeçler üremelerini gelgit zamanlarıyla eşgüdümlü hale getirirler. Gelgitler, larvaları, gelişimlerini tamamlayacakları daha güvenli olan derin sulara doğru dağıtırlar.

Hayvansal Sinyaller ve İletişim

Kemancı yengeçlerinin (erkek yengeç) kur yaparken kıskacını sallaması bir diğer hayvanı (dişi yengeç) davranışa yönlendiren uyarıcının ortaya çıkmasına bir örnektir. Bir hayvandan diğer bir hayvana iletilen uyarana **sinyal** denmektedir. Sinyallerin iletimi ve alımı, bireyler arasındaki etkileşimin önemli bir parçası olan hayvansal **iletişimi** oluşturur.

Hayvansal İletişim Şekilleri

Drosophila melanogaster meyve sineğinin kur davranışını dört çeşit hayvansal iletişim (görsel, kimyasal, dokunsal ve işitsel) konusuna giriş yapmak için ele alalım **(Şekil 51.4).**



(a) Yönlendirme



(b) Tıklama



(c) "Şarkı söyleme"

▲ **Şekil 51.4 Meyve sineğinde kur davranışı.** Meyve sineği kur davranışı, sabit bir düzende peşi-sıra birbirini takip eden sabit bir takım davranışlardan oluşur.

Meyve sineği kur davranışı, her uyarana verilen tepkinin kendisinin bir sonraki davranışın uyaranı olduğu bir *uyaran-tepki zincirini* oluşturmaktadır. İlk etapta erkek, aynı türden bir dişi bulur ve vücudunu onunkine yönlendirir. Erkeğin, dişiyi görmesinde ve ona doğru dönmesinde *görsel iletişim* rol oynar. Ayrıca, erkeğin koku duyusu dişi tarafından havaya salınan kimyasalları algılar. Bu, sinyallerin belirli moleküller şeklinde iletilip alındığı *kimyasal iletişim* örneğidir. Dişiyi fark eden erkek yaklaşır ve ön bacaklarıyla ona dokunur. Bu dokunuş ya da *dokunsal iletişim,* dişiyi erkeğin varlığından haberdar eder. Bu süreçte dişinin abdomenindeki kimyasallar erkeğe iletilir ve böylelikle dişinin türü kimyasal özellikleri itibariyle doğrulanır. Kur davranışının üçüncü aşamasında, erkek kanadını açıp titreterek belirli bir kur sesi çıkarır. *İşitsel iletişime* örnek olan bu şarkı dişiye erkeğin de aynı türden olduğunu bildirir. Dişi, tüm bu iletişim şekillerinin başarılı olması şartıyla erkeğin çiftleşme girişimine razı olur.

Hayvansal iletişimin bilgi içeriği oldukça değişkendir. Buna verilebilecek en çarpıcı örneklerden biri de 1900'lü yılların başında Avusturyalı araştırmacı Karl von Frisch tarafından keşfedilen Avrupa bal arısının (*Apis mellifera)* simgesel dilidir. Camdan yapılmış gözlem kovanlarını kullanarak, o ve öğrencileri bu arıları yıllarca gözlemlediler. Frisch'in arıların hareketlerini metodolojik olarak kayıt altına alması, kovana dönen arıların diğer arıları yiyecek kaynaklarının mesafesi ve yönü hakkında bilgilendiren "dans dilinin" şifresini çözmesini sağladı.

Şekil 51.5'te gösterildiği gibi, yuvaya dönen arının etrafı takipçiler olarak adlandırılan arılar tarafından sarılır. Eğer yiyecek kaynağı kovana yakınsa (50 metreden az), geri dönen arı abdomenini sallayarak dar daireler çizer. "Çember dansı" olarak bilinen bu hareketi izleyen takipçiler, kovandan çıkıp yakındaki yiyeceği aramaya teşvik edilmiş olur.

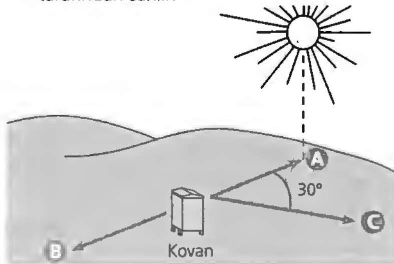
Yiyecek kaynağı yuvadan uzakta ise, geri dönen arı bu sefer "sallanma dansı" yapar. Bir yöne doğru yarım daire dönüşünü, karnını sallayarak düz bir yürüyüşü ve diğer bir yöne yarım daire dönüşünü içeren bu dans takipçi arılara yiyecek kaynağının kovana olan yönünü ve mesafesini haber verir. Kovanın dikey yüzüne bağlı olan düz yürüyüşün açısı, yiyeceğin güneşe bağlı olan yatay açısıyla aynıdır. Örneğin; geri dönen arı dikey yüzeyin sağına doğru 30° bir açıyla yürürse, kovandan çıkan takipçi arılar güneşin yatay yönünün 30° sağına doğru uçarlar. Daha uzun mesafeli düz yürüyüş ve dolayısıyla daha fazla karın sallanışı yiyecek kaynağının çok daha uzakta olduğu anlamına gelir. Takipçi arılar kovandan çıktıklarında



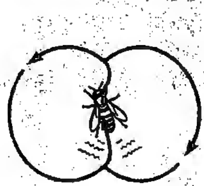
(a) Besin bulma gezintisi sona erip kovana dönen arının etrafı bir anda bazı işçi arılar tarafından sarılır.



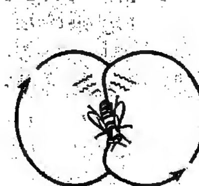
(b) Çember dansı besin kaynağının yakın olduğunu belirtir.



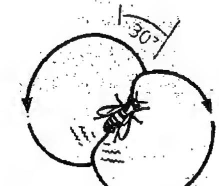
(c) Sallama dansı, besin kaynağının uzak olduğu durumlarda yapılır. Besine olan mesafe arının dans esnasında düze gittiği bölümde abdomenini sallama miktarına göre belirtilir. Yön ise arının düz gittiği kısmın açısına (kovanın dikey yüzeyi baz alınarak) göre belirtilir.



Konum A: Besin kaynağı güneş ile aynı yönde



Konum B: Besin kaynağı güneşin zıt yönünde



Konum C: Besin kaynağı güneşin 30 derece sağında

▲ **Şekil 51.5 Bal arısında dans dili.** Kovana dönenen arı yiyecek kaynaklarının konumu hakkında sembolik bir dans dili ile iletişim kurar.

doğruca dansın belirttiği alana giderler. Çiçek kokusu ve diğer izleri kullanarak yiyecek kaynağının yerini saptarlar.

Feromonlar

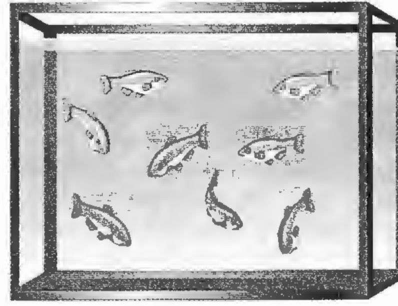
Kokular ya da tatlar aracılığı ile haberleşen hayvanlar, **feromon** olarak bilinen kimyasal maddeleri salarlar. Feromonlar özellikle memeli ve böceklerde yaygın olup genellikle üreme davranışı ile ilgilidir. Örneğin, meyve sineği kur davranışlarındaki kimyasal iletişimin esasını, feromonlar oluşturur (bakınız Şekil 51.4). Ayrıca feromonlar kısa mesafeli sinyaller de değillerdir. Erkek ipek böceği kelebekleri, dişi feromonlarını kilometrelerce uzaktan algılayabilecek reseptörlere (almaçlara) sahiptir (bakınız Şekil 50.6). Erkek ve dişi buluştuğunda da feromonlar kur davranışlarını tetikler.

Bal arılarında kraliçe ve onun yavruları olan işçiler tarafından üretilen feromonlar koloninin karmaşık sosyal düzenini sağlar. Özellikle bir tip feromonun (kraliçe maddesi) geniş bir etki alanı vardır. İşçilerin kraliçeye bağlı kalmasını sağlayıp, yumurtalıklarının gelişmesini önler ve koloni dışında kraliçe ile çiftleşme uçuşu yapabilmeleri için erkekleri cezp eder.

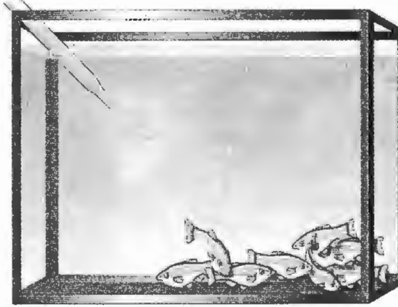
Feromonlar aynı zamanda alarm (uyarı) sinyalleri olarak da iş görür. Örneğin, golyan ya da yayınbalığı yaralandığında, balığın derisinden suya karışan bir madde yayılarak diğer balıklarda korku tepkisi oluşmasını tetikler. Bu sinyali alan yakındaki balıklar da daha temkinli hareket eder ve genellikle daha korunaklı olan nehir kenarlarında ya da göl diplerinde sürü halinde kenetlenirler (**Şekil 51.6**). Feromonlar çok az miktarlarda bile etkin olabilirler. Örneğin, az önce bahsettiğimiz balık derisinin sadece 1 cm^2'si 58 ton suyu etkileyebilecek miktarda alarm maddesi barındırabilir.

Gördüğünüz üzere, bilgi iletmek için hayvanların kullandığı iletişim tipleri çok çeşitlilik arz eder. Genel olarak, iletişim tipinin evrimi, hayvanın yaşam biçimi ve çevresi ile yakından ilgilidir. Örneğin, karasal memelilerin çoğu gececidir, onun için bunlarda görsellik görece olarak daha az etkindir. Bu sebeple bu türlerde, gece dahi sorunsuzca hissedilebilen koku ve ses sinyalleri kullanılır. Buna karşın çoğu kuş türü, gündüz aktiftir ve iletişimde temel olarak görsel ve işitsel sinyalleri kullanırlar. İnsanlar da kuşlar gibi gündüz aktif olduklarından iletişimde genel olarak görsel ve işitsel sinyalleri kullanırlar. Bu yüzden kuşların iletişim için kullandığı sesleri ve parlak renkleri duyabilsek de diğer memelilerin davranışların temelini oluşturan pek çok kimyasal sinyali algılayamayız.

Buraya kadar, Tinbergen'in ilk sorusunu oluşturan, davranışları tetikleyen uyarıcı tiplerini inceledik. Bu sorunun ikinci kısmını oluşturan, tepkileri şekillendiren fizyolojik mekanizmalar Bölüm 49 ve 50'nin konusuydu. Uyaranlar, duyu organlarını aktive ederek merkezi sinir sisteminde değerlendirilir ve davranışı oluşturan motor çıktı şeklinde sonuçlanır. Diğer kavramlara geçmeden önce, Tinbergen'in ikinci sorusuna odaklanmış olan ve tecrübenin davranışa etkilerini anlatan bu iki kısmı tekrar etmek isteyebilirsiniz.



(a) Alarm maddesinden önce balıklar akvaryuma yayılmış durumda.



(b) Alarm maddesi akvaryuma girdikten saniyeler sonra balıklar dipte küme oluşturup hareketlerini yavaştır.

▲ **Şekil 51.6 Alarm maddesi varlığında buna tepki veren golyan balıkları.**

KAVRAM KONTROLÜ 51.1

1. Eğer bir yumurta yuvadan yuvarlanırsa anne yaban kazı, gagası ve başının yardımı ile onu dürterek yuvaya geri sürükler. Bu esnada araştırmacı eğer ki yumurtayı onun önünden uzaklaştırır ya da yerine bir top koyarsa anne kaz yuvaya dönerken kafasını ve gagasını yumurta taşıyormuşçasına sallamaya devam eder. Bu davranışın neden ve nasıl oluştuğunu açıklayınız.
2. **BAĞLANTI KUR** Bitkilerin çiçeklenme zamanlaması ile kemancı yengecinin dolunaya bağımlı kur davranışı nasıl benzerdir? (Bakınız Bölüm 39.3'de, ss. 839-841)
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Diyelim ki çeşitli balık türlerini, golyan balıklarındaki alarm maddesine maruz bırakınız. Doğal seçilim hakkındaki bilgilerinize dayanarak, bazı türlerin golyan balıkları gibi tepki oluşturup aktivitelerinin artmasını ama diğerlerinin buna tepki göstermemesini nasıl açıklarsınız?

Önerilen yanıtlar için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM **51.2**

Öğrenme, deneyim ile davranış arasında özel bir bağ kurar

Aslında pek çok davranış, örneğin bir sabit davranış örüntüsü, bir kur etki-tepki zinciri veya bir feromon sinyali, bir populasyondaki bireyler arasında gelişimsel ya da yaşamsal tüm iç ve dış değişkenlere rağmen hemen hemen aynı biçimde sergilenir. Bu şekilde, canlının gelişiminde sabitlenmiş olan davranışlara **içgüdüsel davranışlar** denir. Öteki türlü, davranışlar değişkendir ve deneyimlere dayanır.

Deneyim ve Davranış

Tinbergen'in ikinci sorusu, bir uyarana karşı verilen tepkinin, büyüme ve gelişme sırasında hayvanın elde ettiği deneyimlerden nasıl etkilendiğidir. Araştırmacılar bu soruya nasıl cevap vermekte? Bilgi sağlayan yaklaşımlardan biri **anne-değişimi çalışmasıdır**. Bu yaklaşımda bir türe ait ergin olmayan hayvan, kendi yuvasından ya da ana bakımından ayrılarak başka bir türe ait yuvaya ya da annenin bakımına verilmektedir. Bu yolla yavruların davranışlarını dış sosyal ve fiziksel çevrenin nasıl etkilediğine yönelik veriler elde edilebilmektedir.

Bu tipteki anne-değişimi çalışmaları belirli fare türü erkeklerindeki davranış değişiklikleri için uygun bir deney yaklaşımı sunmaktadır. Yaygın olarak Kaliforniya faresi olarak da bilinen *Peromyscus californicus* türünün erkekleri, diğer farelere karşı oldukça saldırgandırlar ve bunlarda ebeveyn bakımı çok üst seviyededir. Beyaz ayaklı fare (*Peromyscus leucopus*) erkekleri ise daha sakin ve ebeveyn bakımları da daha yüzeyseldir. Bu iki türe ait genç erkekler birbirlerinin yuvalarına konduğunda, üvey annenin yuvasında her ki türe ait erkeğin bazı davranışlarının değiştiği gözlenmiştir (**Tablo 51.1**). Örneğin üvey annesi beyaz ayaklı fare olan Kaliforniya faresi, davetsiz misafirlere karşı daha az saldırganlık göstermiştir. Öyle anlaşılıyor ki, kemirgenlerdeki saldırganlık davranışı gelişim sürecinde edinilen tecrübeden oldukça etkilenmektedir.

Tablo 51.1 Anne-değişiminin erkek fareler üzerine etkisi*

Türler	Davetsiz misafire karşı saldırganlık	Normal durumdaki saldırganlık	Babacanlık davranışı
Üvey annesi beyaz ayaklı fare olan Kaliforniya faresi	Azalmış	Fark yok	Azalmış
Üvey annesi Kaliforniya faresi olan beyaz ayaklı fare	Fark yok	Artmış	Fark yok

*Karşılaştırmalar, türdeş anneleri tarafından yetiştirilen fareler ile yapılmıştır.

Fareler üzerine yapılan anne-değiştirme çalışmalarından çıkan diğer bir önemli bulgu, bu şekildeki davranış değişiminin yavru döllere de yansımasıdır. Üvey annesi beyaz ayaklı fare olan Kaliforniya faresi baba olduğunda, ebeveyn bakımı yani babacanlığı azaldığından yavruları ile normale göre daha az zaman geçirmektedir. Yeni dölün yavruları üzerinde de bu değişim etki ederek onların davranışını değiştirebiliyor ve böylelikle çevrenin davranışa etkisi sonraki nesillere de yansıyor.

İnsanda genetik ve çevrenin davranış üzerin olan etkileri **ikiz çalışmaları** ile anlaşılabilir. Bu tip yaklaşımda araştırıcılar tek yumurta ikizi olan kardeşlerin farklı ve aynı ebeveynlerde yetiştirilenleri arasında karşılaştırma yaparak sonuca gitmeye çalışırlar. İkiz çalışmaları, insanlardaki şizofreni, anksiyete (vesvese) ve alkolizm gibi davranış bozukluklarını çalışmada iyi bir araç olmuştur. Bölüm 49'da da tartıştığımız üzere, bu tip araştırmalar, insandaki bu bozuklukları karakterize eden davranışların hem genetik hem de çevrenin (doğamız ve eğitimimiz) etkisiyle oluştuğunu ortaya çıkartmıştır.

Öğrenme

Çevrenin davranışa etkisinin en güçlü yollarından biri **öğrenme** yani belirli deneyimlere göre davranışın değişimidir. Burada, ilk defa Avusturyalı biyolog Konrad Lorenz tarafından keşfedilenle başlamak suretiyle bir seri öğrenme tipini irdeleyeceğiz.

Basılanma

Doğuştan gelen ile öğrenilen öğelerin her ikisini de kapsayan tipteki davranış **basılanmadır.** Bu davranış tipinde, bir obje ya da belirgin bir bireye karşı uzun süreli verilen davranışsal tepki yaşamın belirli bir evresinde ortaya çıkar. Basılanmanın diğer öğrenme tiplerinden en önemli farkı, sadece hayvanın gelişimindeki sınırlı bir aşamada öğrenmenin gerçekleştiği bir **duyarlı döneme** ya da diğer bir deyişle kritik bir döneme sahip olmasıdır. Bu duyarlı dönem boyunca genç hayvan, ebeveynini izleyerek kendi türlerine ait basit davranışları öğrenir. Ebeveynler de bu dönemde yavrularını tanımayı öğrenmektedirler. Örneğin martılarda, ebeveynlerin yavruya bağlanmalarında duyarlı dönem bir iki gün sürmektedir. Eğer bağlanma gerçekleşmezse ebeveynler yavrularıyla ilgilenmeyecek ve bu da yavruların ölümüne ve dolayısı ile ebeveynlerin üreme başarısında düşüşe neden olacaktır.

Ancak küçücük yavru, kime ya da neye basılanacağını nasıl bilebilir? Örneğin, kuş yavruları annelerini takip etmeleri gerektiğini nereden bilirler? Kuşlarda tepki verme eğilimi doğuştandır; tepkinin yönlendirileceği *basılanma uyartısını* ise dış dünya sağlar. Pek çok su kuşu türü üzerine yapılan çalışmalar göstermiştir ki bunlarda "anneyi" doğuştan tanıma gibi bir durum söz konusu değildir. Dahası, karşılaştıkları be-

lirgin karakterlere sahip ilk nesneyle kendilerini ilişkilendirirler. 1930'da yaptığı klasik deneyde Lorenz, yaban kazlarında (*Anser anser*) temel basılanma uyarısının yavrudan uzaklaşan hareketli bir obje olduğunu göstermiştir. Kuluçka makinesinde çıkartılan kaz civcivleri yumurtadan çıktıklarında ilk birkaç saatlerini bir kaz yerine Lorenz ile geçirmişler, onla bağ kurup uygun adım onu takip etmişlerdir (**Şekil 51.7a**). Daha ötesi, biyolojik ana babalarını ya da kendi türlerine ait diğer yetişkin kazları tanıma emaresi göstermemişlerdir.



(a) Yavru yaban kazları, davranış bilimci Konrad Lorenz'e basılanmışlar.



(b) Bir turna kostümü giyen ve planörü süren pilot, turnalarının anneleri gibi davranarak göç rotasını yönetiyor.

▲ **Şekil 51.7 Basılanma.** Basılanma, ya hayvan davranışlarını incelemede **(a)** ya da hayvan davranışlarını yönlendirmede **(b)** kullanılabilir.

EĞER ÖYLE İSE? *Lorenz'i takip eden kazların birbirleri ile çiftleştiğini varsayın. Acaba onların Lorenz'e basılanması, yavrularını nasıl etkileyebilir? Açıklayın.*

Basılanma, turnalar (*Grus americana*) gibi tehlike altındaki türlerin korunmasında da önemli bir konu haline gelmeye başladı. Bilim insanları, bu türe ait turnaları korunaklı alanlarda, diğer bir turna türünün (*Grus canadensis*) üvey ebeveynliği eşliğinde yetiştirmeye çalıştılar. Ancak üvey ebeveynlerine basılanan turnaların hiçbiri kendi türlerine ait bir eş ile sıkı bir bağ kuramadı. Bu problemi çözmek için artık üretim çiftliklerinde yavrular izole edilip kendi türlerine ait türlerin görüntü ve seslerine maruz bırakılmaktadır.

Bilim insanları, bunu daha da ilerleterek basılanmayı, üretim çiftliklerinde doğan turnaların güvenli göç rotaları bulmalarında da kullanmışlar. Küçük turnalar, "turna kostümlü" insanlara basılanmış ve ardından göç yolu boyunca planörlerle uçan "ebeveynlerini" takip etmeleri sağlanmıştır (**Şekil 51.7b**). Turna kıyafetlerindeki özellikler "normal" bir basılanma için gerekli sinyalleri taşıdığından olsa gerek, bu turnalar diğer turna gruplarındaki eşleriyle çiftleşme bağı kurabiliyorlar.

Uzamsal Öğrenme ve Bilişsel Haritalar

Bütün doğal ortamlar, tıpkı yuvalama alanlarının, tehlikenin, besinin ve muhtemel eşlerin konumlarında olduğu gibi, mekânsal varyasyona sahiptir. Bu yüzden canlının uyumu, çevrenin mekânsal yapısını ifade eden bir hafızanın tesisi şeklinde tarif edilebilen **uzamsal öğrenmenin** kapasitesi ile yükselir.

Uzamsal öğrenme fikri, Tinbergen'in merakını o daha henüz Hollanda'da lisansüstü öğrencisiyken cezp etmişti. O dönemde Tinbergen, kum tepeciklerindeki küçük oyuklara yuvalanan toprak kazıcı eşekarısı (*Philanthus triangulum*) dişileri ile çalışıyordu. Tinbergen, eşekarısının avlanmak için yuvayı terk ederken muhtemel davetsiz misafirlerden korunmak için onu kum ile örttüğünü fark etti. Dönüşte ise arı, etraftaki onca benzer oyukların bulunmasına rağmen doğrudan kendi yuvasını bulup içeri girdi. Tinbergen'in hipotezine göre arı, yuvanın yerini, etraftaki görsel işaretleri (landmark) ya da yer belirteçlerini öğrenerek belirliyordu. Bunu test etmek için eşekarılarının doğal habitatında bir deney yaptı (**Şekil 51.8**). Yuva girişinin etrafındaki cisimlerin yerlerini değiştirerek, Tinbergen, eşekarısının uzamsal öğrenme ile bu işleri yapabildiğini ispatladı. Bu deney ne kadar kısaysa o kadar da bilgi verici ki burada kısaca özetlenebildi. Tinbergen'in 1932 yılında yaptığı doktora çalışması sadece 32 sayfa tuttu ve bu tez, Leiden Üniversitesinde o zamana değin kabul edilen en kısa tez oldu.

Pek çok hayvan türünde uzamsal öğrenme oldukça gelişmiştir. Bazı canlılar faaliyetlerini, bir hayvanın etrafındaki objeler arasındaki uzamsal ilişkilerin sinir sisteminde temsil edildiği **bilişsel haritalar** ile yönlendirir. Yani bir yer belirtecinden diğerine hareket etmek yerine bilişsel haritalar kullanan hayvanlar, yer belirteçlerini birbiri ile ilişkilendirerek daha esnek ve daha etkin biçimde hareket ederler.

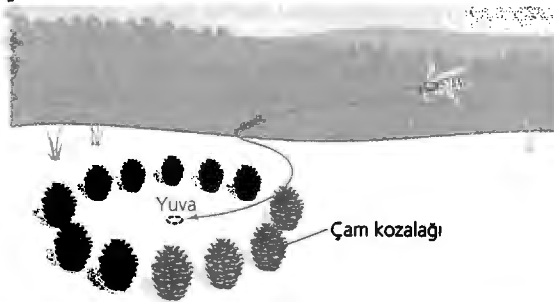
Bilişsel haritalara en çarpıcı örneklerden biri Batı Amerika fındıkkıran kargasında (*Nucifraga columbiana*) bulunur. Son-

baharda tek bir fındıkkıran, 30.000 çam tohumunu 35 km^2 bir alana zula olarak da nitelenen binlerce saklama noktasına depolar. Kış süresince karga birçok zulanın yerini değiştirir. Araştırıcıların yaptıkları deneyler, karganın yer işaretleri ara-

▼ **Şekil 51.8** **SORGULAMA**

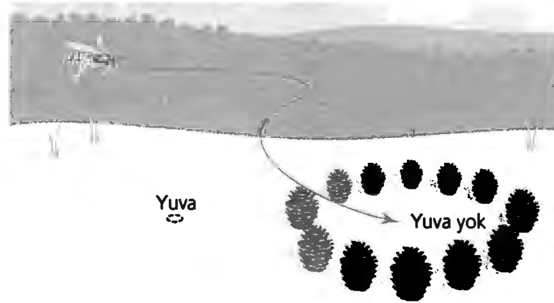
Toprak kazıcı eşekarısı yuvasını bulmak için yer işaretlerini mi kullanır?

DENEY Toprak kazıcı eşekarısı dişisi, beslenmek için yuvadan ayrıldığında yuva girişini kapatır ve sonra geri döndüğünde doğru yuvayı 30 dakika ya da daha uzun sürede bulur. Niko Tinbergen, geri döndüğünde yuvayı bulmak için av gezintisine çıkmadan önce arının, yuva etrafındaki görsel işaretleri öğrendiği yönündeki hipotezini test etmek istedi. Öncelikle eşekarısı içindeyken bir yuvanın etrafını çam kozalakları ile halka biçiminde çevrelemiştir. Arı buradan çıkıp geri döndüğünde yuvayı başarıyla bulmuştur.



İki gün sonra, arı yuvayı terk ettiğinde Tinbergen halka biçimindeki çam kozalaklarının yerini yuvadan uzakta bir noktaya olacak şekilde değiştirmiştir. Sonra da eşekarısının davranışını gözlemek için beklemiştir

BULGULAR Eşekarısı geri döndüğünde gerçek yuva girişi yerine kozalak halkasının ortasına doğru uçtu. Pek çok farklı eşekarısı ile deneyi tekrarlasa da Tinbergen aynı sonuçlara ulaştı.



SONUÇ Deney sonucunda toprak kazıcı eşekarısının görsel işaretler kullanarak yuvayı bulduğuna ilişkin hipotez desteklenmiş oldu.

SOURCE N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Clarendon Press, Oxford (1951).

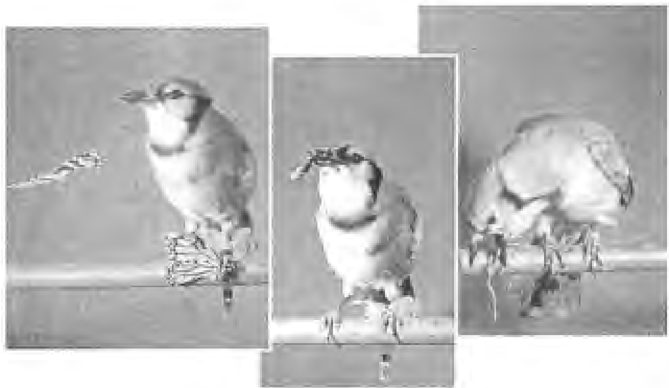
EĞER ÖYLE İSE? Farz edin ki, toprak kazıcı eşekarısı, çam kozalaklarının yeri değişmiş olsa bile yuva girişini bulabildi. Arının yuvayı bulması ve kozalakların arıyı neden yanıltmadığına ilişkin hangi alternatif hipotezler önerilebilir?

sındaki yarı yol noktasını tanıyabildiğini ispatlamıştır. Bu davranış fındıkkıranın, "tohum zulaları belirli yer işaretleri arasındaki yarı yol noktasında bulunur" şeklinde özetlenebilecek bir geometrik kural ile hareket ettiği fikrini vermektedir. Bilişsel haritaların esasını oluşturan bu tipteki kurallar, nesnelerin yerinin hatırlanmasında gereken detay miktarını azaltır. Bölüm 49'da tartıştığımız üzere, kargalar sinir sisteminin öteki yüksek işlevlerini de sergilerler.

İlişkili Öğrenme

Öğrenme sıklıkla deneyimler arasında çağrışım yapmayı içerir. Örneğin, parlak renkli kral kelebekleri ile (*Danaus plexippus*) beslenen mavi bir alakarga (*Cyanocitta cristata*) düşünün. İpek otu bitkisinden beslendiği için kral kelebeklerinde biriken maddeler, mavi alakarganın neredeyse hemen kusmasına neden olacaktır (**Şekil 51.9**). Bu deneyimler mavi alakarganın kral kelebeklerinden ve benzer görünümlü kelebeklerden kaçınmasına neden olur. Çevresel bir özellik (renk gibi) ile diğeri (kötü tat) arasında bağ kurabilme yeteneği **ilişkili öğrenme** olarak nitelenmektedir.

Hayvan davranışları arasında ilişkili öğrenme, laboratuvar çalışmalarına genellikle uygundur; çünkü klasik şartlandırma ya da etkin şartlandırma içerirler. *Klasik şartlandırmada* rastgele bir uyaran, belirgin bir çıktı ile ilişkilendirilir. Rus fizyolog Ivan Pavlov, bu konuda yaptığı öncü deney ile beslenmeden hemen önce çalınan zile alışan köpeğin, yemek verilmeden çalınan zil ile birlikte de salya salgılayabileceğini ispatlamıştır. Deneme-yanılma ile öğrenme olarak da adlandırılan *etkin şartlanmada* öncelikle hayvan, bir davranışını ödül ya da ceza ile ilişkilendirir ve sonrasında bu davranış tekrarlanır ya da kaçınılır (bakınız Şekil 51.9). Bu konudaki önder isimlerden biri olan Amerikalı B. F. Skinner, bu süreci laboratuvarda örneğin sıçanların bir kaldıraca basarak deneme-yanılma yoluyla yiyecek elde etmeleriyle keşfetmiştir.



▲ **Şekil 51.9 İlişkili Öğrenme.** Önce yutmaya çalışıp sonra kral kelebeğini kusan bir mavi alakarga, muhtemelen bu türü yememesi gerektiğini öğrenmiştir.

Çalışmalar, hayvanlar çevrelerindeki bütün özellikleri olmasa da pek çoğunu öğrenebileceğini ortaya koydu. Örneğin, güvercinler tehlike ile sesleri ilişkilendirebilmeyi öğrenebilir, fakat renkleri ilişkilendiremezler. Ancak, renkler ile besini ilişkilendirmeyi öğrenebilir. Bu ne anlama gelir? Güvercinlerin sinir sisteminin gelişim ve düzenlenişi belli ki, yapılabilecek ilişkilendirmeleri sınırlar. Daha ötesi, bu sınırlamalar kuşlarla sınırlı değildir. Örneğin sıçanlar hastalık yapıcı besinlerden koku yolu ile kaçınabilirken, görsel ya da işitsel uyaranları bu noktada temel almazlar.

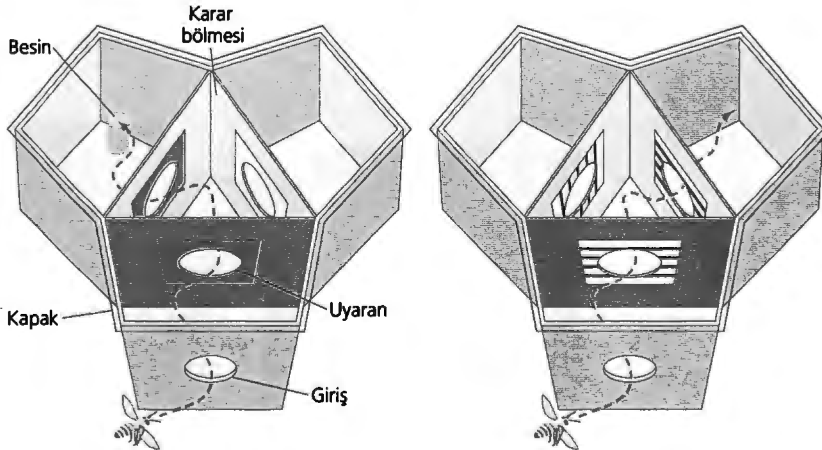
Davranışın evrimini göz önüne alırsak, bazı hayvanların belirgin ilişkilendirmeleri yapmayı öğrenememesi mantıklı görünür. Hayvanın hâlihazırda yapabildiği ilişkilendirmeler onun doğadaki kurduğu bağları yansıtır. Buna karşın, yapılamayan ilişkilendirmeler ise doğal çevredeki seçmeli avantajların oluşmamasından kaynaklanır. Örneğin sıçanların diyeti söz konusu olduğunda, zararlı bir besinin belirgin bir sesi olmasından ziyade belli bir kokusu olduğundan bu koku hastalık ile ilişkilendirilir.

Biliş ve Problem Çözümü

Öğrenmenin en karmaşık biçimi, yargılama, bellek, muhakeme ve farkındalığı içeren bilme süreci olarak nitelenebilecek **bilişi** içerir. Her ne kadar sadece primatlar ve belirli deniz memelileri, yüksek seviyede düşünce süreçlerine sahip olsa da, böcekleri de içeren diğer pek çok hayvan grubunun da kontrollü laboratuvar çalışmaları neticesinde biliş sergilediği gözlenmiştir. Örneğin Y-şeklindeki labirent düzeneğinde yapılan bir deneyde arıların "aynı" ile "farklı" olanı ayırt edebilmesi test edilmiştir. Bir labirent farklı renklere, diğeri ise siyah-beyaz dik ya da yatay çizgili desenlere sahiptir. İki arı grubu, renkli labirentte eğitildi. Girerken arı, bir örnek renk görüp, labirentte ya aynı renkteki bir kolu takip etmeyi seçer ya da farklı bir renk kolunu. Sadece bir renk kolu besin ödülü ile sonlanır. İlk grup arı, ilk örnekle aynı renk kolunda uçmak üzere ödüllendirildi (**Şekil 51.10a**); ikinci grup ise farklı kolu seçmek üzere ödüllendirildi. Sonrasında ise ödül bulunmayan çizgili labirentte test yapıldı. Siyah beyaz örnekle ilk teması kuran arı, ya aynı desendeki kolu ya da farklı desendeki kolu seçecektir. İlk gruptaki arıların çoğu sıklıkla aynı deseni seçerken (**Şekil 51.10b**), ikinci grup tipik olarak farklı desenli kolu tercih etti.

Labirent deneyleri, arıların "aynı" ile "farklı" olanı ayırt edebileceğini güçlü deneysel kanıtlarla destekledi. 2010 yılında yayınlanan başka bir araştırma ise dikkat çekici bir biçimde arıların insan yüzlerini ayırt etmeyi öğrenebileceklerini bildirmektedir.

Sinir sisteminin bilgi işleme kabiliyeti aynı zamanda, gerçek ya da kolay anlaşılır engellerle yüzleşmede bir durumdan diğerine devam eden bir metot bulmanın bilişsel aktivitesi olarak, **problem çözmede** de kendini gösterir. Örneğin, eğer ki bir şempanze yerde bir sürü kutunun bulunduğu bir odaya konsa ve odada onun ulaşamayacağı bir yüksekliğe bir muz asılmış olsa, şempanze durumu değerlendirip kutuları istifleyerek besine ulaşmaya çalışır. Bu tip bir problem çözme davranışı bazı memelilerde, özellikle de primatlar ve yunuslarda çok gelişmiştir. Kuşlarda ve özellikle de kargagillerde de kayda değer örnekler gözlenmiştir. Bir çalışmada kuzgunlar, bir daldan sarkan besin ile denenmiş. Uçarken daldaki besini kavramada başarısız olduktan sonra kuşlardan biri dala konup yavaş yavaş ipe yanaşmış, ardından da besine ulaşana kadar adım adım besine ulaşıncaya kadar ilerlemiştir. Diğer pek çok kuzgun da sonunda benzer bir çözüme ulaşmıştır. Yine de, bazıları çözümü bulamayıp başarısız olmuşlardır. Bu da bize, problem çözme davranışının bu ve diğer türlerde kişisel beceri ve tecrübeye göre değişebileceğini göstermektedir.



(a) Arılar renkli bir labirentte eğitildi. Şekilde de gözüktüğü üzere uyaran olarak aynı rengi seçenler ödüllendirildi.

(b) Arılar çizgili bir labirentte test edildi. Bir öncekinde aynı rengi seçerek ödüllendirilenler, burada da sıklıkla uyaran olarak aynı çizgi biçimini takip etmeyi seçerler.

▲ **Şekil 51.10 Balarılarında soyut düşüncenin bir labirent testi.** Bu labirent deneyleri, balarıların "aynı" ile "farklı" olanı ayırt edip edemeyeceğini test etmek üzere tasarlandı.

Öğrenilen Davranışların Gelişimi

Tartıştığımız çoğu öğrenilen davranış, göreceli olarak kısa bir zaman diliminde gelişir. Bazı davranışlar kademeli olarak gelişir. Örneğin bazı kuşlar ötmeyi aşamalar halinde öğrenir.

Siyah-beyaz taçlı serçede (*Zonotrichia leucophrys*), şakımanın öğrenmesindeki ilk adım, serçenin tüylerinin yeni çıktığı yaşamının ilk evresinde, yavrunun şarkıyı ilk defa duyduğu dönemde geçekleşir. Eğer ki bu yavrunun, şarkıyı diğer gerçek

serçelerden (erginlerden) duyması ilk 50 günde, bir şekilde engellenirse, türe özgü ergin kuş ötüşü gelişemez. Her ne kadar genç kuş duyarlı dönemde ötemese de, bu dönemde ergin serçelerden duyduğu şakımayı ezberler. Duyarlı dönem boyunca, yavru kuş kendi türünün şarkılarına karşı cıvıltılarla cevap verirken diğer türlere karşı bir tepki vermez. Yani genç siyah-beyaz taçlı serçe şarkıyı öğrense de, söylemeye ergin dönemde başlar. Burada öğrenme, genetik olarak kontrol edilen tercihler ile sınırlandırılmış gibi gözükmektedir.

Siyah-beyaz taçlı serçe, duyarlı dönemde kendi türünün şarkısını ezberledikten sonra, olgun şarkı öncesi juvenil kuşun değişken notalarla bir ara-şarkı formunu ötmeye başladığı ikinci öğrenme aşaması başlar. Sonrasında juvenil kuş, kendi şarkısı ile duyarlı dönemde ezberlediği şarkıyı karşılaştırır. Serçe bir kere kendi şarkısı ile ezberlediği türün gerçek şarkısını eşleştirdi mi, şakıma final şarkı olarak "kristalleşir" ve kuş artık ömür boyunca bu şarkıyı söyler.

Şarkı öğrenme süreci kanaryalarda, az önce belirttiğimiz serçelerden daha farklı olarak ilerler. Örneğin, kanaryalarda şarkının ezberlenmesinde basit bir duyarlı dönem yoktur. Genç kanarya, ara-şarkı ile şakımaya başlar ve olgun şarkının şekillendiği kristalleşme süreci serçelerinkinden farklı bir yolla gerçekleşir. Üreme dönemleri arasında şakıma yine esnekleşir ve yetişkin erkek her yıl mevcut şarkıya yeni nota ya da heceler ekleyebilir.

Şarkı öğrenimi, türün diğer elemanlarından nasıl öğrenildiğinin pek çok örneğinden biridir. Öğrenme ile ilgili incelememizi burada bitirirken, daha genel bir olgu olan sosyal öğrenmeyi yansıtan örneklere göz atacağız.

Sosyal Öğrenme

Pek çok hayvan, diğer bireyleri gözlemleyerek problemlere çözüm bulmayı öğrenir. Örneğin, genç şempanzeler, palmiye fındığını iki taş ile kırıp açmayı tecrübeli olanlarından kopyalayarak öğrenirler (**Şekil 51.11**). Başkalarını izleyerek öğrenme tipine **sosyal öğrenme** denir.



▲ **Şekil 51.11 Genç bir şempanze palmiye fındığını kırmayı tecrübeli olan daha yaşlıları gözlemleyerek öğrenir.**

Sosyal öğrenmenin, davranışı nasıl değiştirdiğine bir diğer örnek, Kenya'daki Amboseli Milli Parkı'ndaki vervet maymunlarından (*Cercopithecus aethiops*) gelir. Boyutları hemen hemen evcil bir kedi kadar olan vervet maymunları, karmaşık bir uyarı çağrısı yaparlar. Bunlar leoparlar, kartallar ya da yılanlar gibi vervetleri avlayan canlılara karşı belirgin bir uyarı çağrısı oluştururlar. Vervet, bir leopar gördüğünde gürültülü bir bağırma koparırken, kartal görünmesine karşı kısa iki heceli bir öksürük sesi, yılana karşı ise bir "yansıma" alarmı oluştururlar. Belirli bir uyarı çağrısının yapılmasının hemen ardından gruptaki diğer vervetler gereğine uygun olarak davranıp, söz konusu leopar uyarısı ise ağaca tırmanarak (vervetler ağaçlarda leoparlardan daha çeviktir), kartal uyarısı ise yukarı bakarak, yılan uyarısı ise yeri kontrol ederek tepki verirler (**Şekil 51.12**).

Bebek vervet maymunları da uyarı çağrısı verir; fakat bunlarınki görece daha tekdüzedir. Örneğin bir "kartal" uyarısı, zararsız arı kuşları da dahil her türlü kuşa karşın verilebilir. Yaş ilerledikçe, maymun keskinlik ayarını artırır. Hatta ergin vervet maymunlarında kartal uyarısı, sadece bunlar üzerinden beslenen iki kartaldan herhangi biri görüldüğünde yapılır. Bebekler, muhtemelen doğru uyarıyı yapmayı diğer bireyleri gözlemleyerek ve etraftan sosyal onay alarak öğrenirler. Örneğin, eğer bebek doğru bir uyarı yapmışsa, kartal tepede uçuyorken kartal uyarısı bildirmişse grubun diğer üyeleri de kartal uyarı sesi çıkartır. Ama eğer yanlış uyarı yaparsa, mesela arı kuşunda da bir uyarı sesi çıkartırsa ergin vervet grubu bu duruma sesiz kalır. Bu da demek oluyor ki vervet maymunlarında çevredeki potansiyel tehditlere karşı uyarı sinyali vermek gibi içgüdüsel ve öğrenilmemiş bir eğilim var. Bunlarda öğrenmek sadece ince ayarı sağlıyorken, ergin vervetlerin uyarı çağrıları hem tehlikeye karşı bir tepki, hem de yeni nesillerin uyarılarında ince ayar yapılmasına yardımcı olmaktadır.



▲ **Şekil 51.12 Vervet maymunları uyarı çağrılarını doğru kullanmayı öğreniyor.** Bir piton görülmesi (ön planda) ardından vervet maymunları belirgin bir "yılan" uyarısı (dışa doğru çıkan resim) veriyorlar ve maymunların hepsi ayağa dikilip yeri kontrol ediyor.

Sosyal öğrenme, **kültürün** kökünü oluşturur. Kültür ise, sosyal öğrenme ya da öğretim yoluyla aktarılan bir bilgi sistemi olup populasyondaki bireylerin davranışını etkiler. Kültürel bilgi aktarımı davranışsal fenotipi değiştirebilir ve böylelikle bireysel uyumu etkileyebilir.

Doğal seçilim kaynaklı davranıştaki değişimler, öğrenmeden çok daha uzun zaman süreçleri içinde gerçekleşir. Kavram 51.3'de, belirli davranışlar ile hayatta kalma ve üreme ile ilgili seçilim süreçlerinin arasındaki ilişkiyi inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 51.2

1. Tadı kötü ya da sokucu böceklerin benzer renklerde oluşunun nedenlerini ilişikli öğrenme nasıl açıklar?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Laboratuvarda bir hayvanın besin kaynağının yerini hatırlamada bilişsel harita kullanıp kullanmadığını test etmek için birkaç nesneyle nasıl hileler yapabilirdiniz?
3. **BAĞLANTI KUR** Öğrenilen davranışlar türleşmeye nasıl sebep olabilir? (Bakınız Kavram 24.1, ss.488-492).

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 51.3

Bireysel hayatta kalma ve üreme başarısı seçimleri pek çok davranışı açıklayabilir

Artık, davranışın fizyolojisinden (hayvanların nasıl davrandığından) belirli davranışların bir türe sağladığı faydalara (hayvanlar neden o şekilde davranıyor) geçiyoruz. Özellikle, Tinbergen'in üçüncü sorusunu, davranışın bir populasyonda hayatta kalma ve üreme başarısını nasıl artırdığını ele alacağız. Öncelikle her ki başarı için de esas olan bir aktiviteyi, besin bulmayı ele alarak başlayacağız.

Yiyecek Arama Davranışı

Hayvanın hayatta kalması ve üreme başarısı için yeteri miktarda beslenmesi şart olduğundan, doğal seçilimin beslenmeyi daha etkin kılan davranışlar lehine işleyeceğini umarız. Besin elde etme davranışı ya da **yiyecek arama**, sadece yemek yeme eylemini değil aynı zamanda buna ulaşmak için hayvanın yaptığı aramayı ve besin maddelerini yakalama gibi aktiviteleri içermektedir.

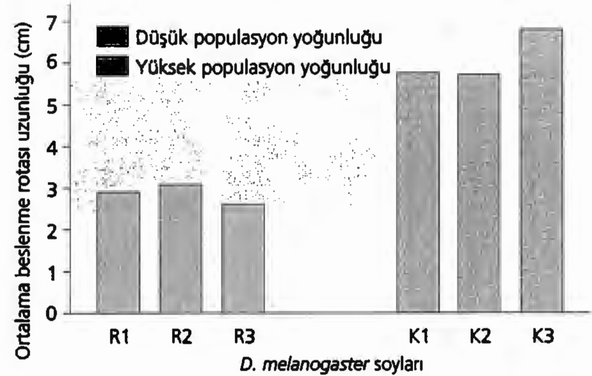
Yiyecek Arama Davranışının Evrimi

Meyve sineği (*Drosophila melanogaster*), yiyecek arama davranışının nasıl evrilmiş olabileceğinin araştırılması için bir fırsat sunmuştur. Bu canlıda bulunan *forager* (*for*) genindeki varyasyon, larvanın besin arama davranışını belirler. for^R ("Rover" = gezgin) alleli taşıyan larvalar, for^s ("sitter" = hımbıl) alleli taşıyanlardan neredeyse iki kat daha fazla uzakta beslenmek için gezinirler. Yapılan deneyler şunu göstermiştir ki, *forager* tarafından kodlanan enzim, gezgin larvalarda, hımbıllara göre daha aktiftir ve tipik bir sinyal transdüksiyon yolu enzimleri (bakınız Bölüm 45) gibi özelliklere sahiptir.

Her iki for^R ve for^s allelleri doğal populasyonlarda bulunur. Peki, hangi şartlar bir alleli diğerinden daha çok kayırıyor olabilir? Cevap, sineklerin yüksek ya da düşük her iki populasyon yoğunluğunda nesiller boyu yetiştirildiği deneyler sonucunda ortaya çıktı. Her iki gruba ait larvalar, kat edilen yiyecek arama yolu davranışı bakımından birbirlerinden farklıdır (**Şekil 51.13**). Uzun nesiller boyu yetiştirilen larvalar arasında düşük yoğunluklu populasyonda besin arayan larvalar, daha yoğun populasyona göre daha kısa mesafeleri kat etmişlerdir. Ayrıca, yapılan genetik testler, bu şekildeki düşük yoğunluklu populasyonlarda for^s allel frekansının arttığını, yoğun populasyonda ise for^R frekansının arttığını göstermiştir. Bu değişim bir anlam ifade etmektedir. Düşük populasyon yoğunluğunda kısa mesafeli yiyecek arama ile yeterli besin bulunabilirken, uzun mesafeli yiyecek arama enerji israfına neden olabilirdi. Kalabalığın olduğu durumda ise ancak uzak mesafeli besin aranması ile tükenmemiş besin alanları keşfedilebilir. Özetle, bu laboratuvar populasyonlarının davranışlarında belirgin ve gözlemlenebilen bir evrimsel değişim söz konusudur.

Optimum Yiyecek Arama Modeli

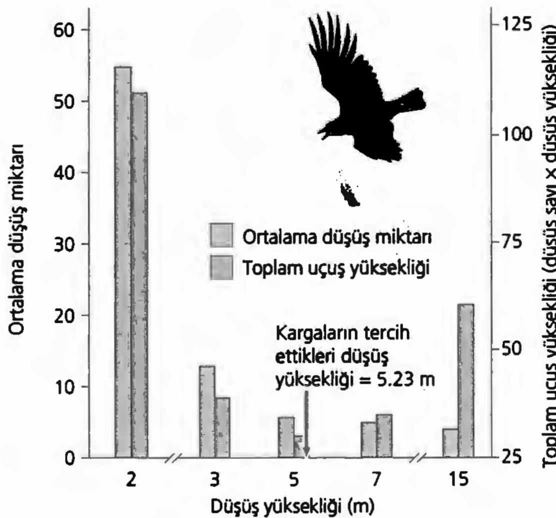
Çeşitli yiyecek arama stratejilerinin yaklaşık ve nihai nedenselliğinin çalışılmasında, biyologlar bazen ekonomideki maliyet-kazanç analizini uygularlar. Bu fikrin getirdiği tanıma göre yiyecek aramak, beslenmenin faydaları ile besini elde etmenin maliyeti arasındaki uzlaşıdır. Buradaki maliyetler, besini ararken harcanan enerji kadar yenen besinlerin riskini de içerir. **Optimum yiyecek arama modeline** göre doğal seçilimin destekleyeceği tipteki bir yiyecek arama davranışı, besin aramadaki maliyeti en az seviyede tutup ve en üst seviyede fayda kazandıran olmalıdır.



▲ **Şekil 51.13** ***Drosophila melanogaster*** **laboratuvar populasyonlarının yiyecek arama davranışının evrimi.** Düşük populasyon yoğunluğunda 74 nesildir yaşayan *D. melanogaster* larvaları (R1-R3 populasyonları), yüksek populasyon yoğunluğunda yaşayan larvalardan (K1-K3 populasyonları) belirgin biçimde daha kısa beslenme rotası izlemişlerdir.

Optimum yiyecek arama modelinin uygulandığı bir örnek olarak, Kuzeybatı kargasının (*Corvus caurinus*) yiyecek arama davranışını ele alabiliriz. İngiliz Kolombiyası'ndaki adalarda bu kuşlar, kayalıklardaki gel-git havuzlarında denizminaresi olarak da bilinen deniz salyangozlarını arar. Gözüne kestirdiği bir denizminaresini gagasıyla yakalayıp yukarı doğru uçar ve sonra yüksekten kayalara doğru salyangozu bırakır. Eğer düşüş başarılı olur da denizminaresinin kabuğu kırılırsa karga bunun yumuşak kısmını yiyerek bir ziyafet çekebilir. Ama düşüş başarılı olmaz da kabuk kırılmazsa, kırılana kadar bu yüksekten bırakma işini karga tekrar eder. Peki, karganın ne kadar yükseğe uçması gerektiğini belirleyen nedir? Karga ne kadar yükseğe uçarsa denizminaresinin kayalara çarpma gücü de o kadar artar ve kabuğunun kırılma ihtimali de artar. Ancak, daha yükseğe uçmak aynı zamanda daha çok enerji harcanmasına neden olur.

Karganın yiyecek arama davranışındaki seçimleri, enerji ile alakalı mülahazalar belirleyecek olsa, ortalama düşüş yüksekliği, yükseğe uçma maliyeti ile başarı sıklığının faydası arasında bir ödünleşimi (değiş tokuşu) yansıtabilirdi. Bu fikri test etmek için araştırıcılar, denizminarelerini farklı yüksekliklerden aşağı bırakıp kabuk kırılması için gereken düşüş miktarlarını not etmişlerdir. Her bir yükseklik için ortalama düşüş miktarı ve ortalama *toplam uçuş yüksekliği* (ortalama düşüş miktarı ile düşüş yüksekliğinin çarpımından) hesaplanmıştır (**Şekil 51.14**). Sonuçta, yaklaşık 5 m'lik düşüş yüksekliği, kabukları kıran en düşük toplam uçuş yüksekliği ile, yani en az iş ile, en ideal yükseklik olarak bulundu. Gerçekte de, bu eylem için kargaların uçuş yüksekliği ortalaması 5.23 m olarak belirlendi. Bu rakam, elde edilen enerji ile harcanan enerji arasındaki en ideal ödünleşime dayanan deneysel tahmine oldukça yakındır.



▲ **Şekil 51.14 Yiyecek arama davranışında enerji maliyeti ve kazancı.** Deneysel sonuçlara göre, düşüş yüksekliği 5 m olduğunda en az iş ile kabukların kırılabilmesi sağlanmaktadır. Kargaların gerçekte kabukları atmak için tercih ettikleri yükseklik ile toplam uçuş yüksekliğini en düşük seviyede tutan yükseklik neredeyse birbiriyle örtüşmektedir.

Tahmin edilen ile gerçekte olan arasındaki bu paralellik, kargadaki optimum yiyecek bulma modelinin, bu davranışın evrimini şekillendiren seçici güçleri yansıtabildiğini göstermiştir. Ancak diğer modeller de bulguları aynı şekilde açıklayabilirdi. Örneğin, ortalama uçuş yüksekliği, kabuğun kırılması için gereken *zaman* ortalamasını en asgari seviyeye indirebilirdi. Bu ihtimallerin de değerlendirileceği ileri çalışmaların yapılması gerekmektedir.

Risk ve Ödülü Dengelemek

En önemli potansiyel maliyetlerden biri de besin arayanın kendisinin av olma riskidir. Besin arayanın kendisi av olduğunda, beslenme davranışının sağladığı maksimum enerji kazancı ve minimum enerji sarfiyatından elde edilecek faydanın pek bir önemi kalmaz. Bu yüzden, av olma riskinin yiyecek arama davranışını etkileyebilmesi mantıklı görünmektedir. Kuzey Amerika'nın batısındaki dağlarda yaşayan katır geyiği (*Odocoileus hemionus*) bu duruma iyi bir örnek teşkil etmektedir. Araştırıcılara göre, geyiğin potansiyel yiyecek arama alanı içinde yaygın olarak bulunan besin, aşağılarda, orman olmayan açık arazide düşük miktardadır. Ancak bunun aksine, av olma riski büyük beslenme ortamını büyük oranda değiştirir; pumalar ya da diğer bir deyişle dağ aslanları (*Puma concolor*), geyiğin en büyük avcısıdır. Araştırmalara göre, orman kenarlarında çok fazla, orman içi ve açık arazide ise az miktarda geyik öldürülmüştür.

Katır geyiğinin beslenme davranışı, bu belirli alanlardaki av olma riski farklarını nasıl yansıtmaktadır? Katır geyiği, ağırlıklı olarak açık alanlarda beslenir. Bu nedenle, geyiğin yiyecek arama davranışı, av olma riski konusunda geniş bir varyasyonu yansıtsa da, besinin uygunluğu konusunda da daha az bir varyasyon sergilemez. Bu sonuçlar davranışın, seçici güçler arasındaki bir uzlaşı olduğunun altını çizmektedir.

Eşleşme Davranışı ve Eş Seçimi

Nasıl ki, yiyecek arama, bireysel hayatta kalma başarısının belirlenmesinde çok önemli bir yere sahipse, üreme başarısının belirlenmesinde de eşleşme davranışı ve eş seçimi önemli bir rol oynar. Bu davranışlar arama ve eş seçimini, potansiyel eşler arasından seçmeyi, eşleşme rekabetini ve yavru bakımını içerir. Her ne kadar eşleşmeyi basitçe erkek ve dişinin birleşmesi olarak düşünme eğilimimiz olsa da, eşleşme sistemleri türden türe oldukça değişiklik göstermektedir.

Eşleşme sistemleri ve Eşeysel Dimorfizm

Eşleşme sistemleri ilişkilerin sayısına ve uzunluğuna göre değişir. Pek çok hayvan türünde eşleşme **ayrım gözetmeksizin** ve sağlam bağ kurmaya gerek olmadan gerçekleşir. Çiftlerin uzun süre birlikte olduğu türlerde ilişkiler **monogam** (bir erkek ile bir dişinin çiftleşmesi) ya da **poligam** (eşeylerden biri çok eşli) olabilmektedir. Poligam ilişkiler çoğunlukla bir erkek ile birçok dişi çiftleşmesi (*poligini*) şeklinde olabiliyorken, bazı türlerde de tek bir dişi, pek çok erkek ile çiftleşir (*poliandri*).

Erkek ve dişinin görünüşünün birbirinden farklı olması durumu, *eşeysel dimofizm* olarak bilinir ve bu eşleşme sistemi tiplerine göre değişkenlik gösterir (**Şekil 51.15**). Monogam türlerde erkek ve dişi arasındaki morfolojik farklılıklar genelde o kadar azdır ki, dış görünüşüne bakarak onları ayırt etmek neredeyse imkansızdır. Buna karşın, poligin türler genelde dimorfiktir ve bunlarda erkekler dişilerden daha büyük ve gösterişlidir. Poliandrik türler de dimorfik olmasına rağmen bunlarda tam zıt şekilde dişiler erkeklerden daha süslü ve büyüktür.

Eşleşme Sistemleri ve Ebeveyn Bakımı

Yavruların ihtiyaçları, eşleşme sistemlerinin evrimini sınırlayan önemli faktörlerden biridir. Örneğin, yumurtadan yeni çıkan kuşların pek çoğu kendi kendine bakamaz. Bunun ötesinde bu yavruların ihtiyacı olan yüksek miktardaki besini devamlı temin edebilmeyi tek bir ebeveyn başaramaz. Bu tür durumlarda, eşinin yanında olan ve ona yavru bakımında yardım eden bir erkeğin oluşu, yavruların yaşam şansını artırır. Bu durum, monogaminin kuşlarda neden bu kadar yaygın olduğunu açıklayabilir. Ancak yumurtadan çıktıktan sonra kendi kendisine bakabilen ve besleyebilen yavrulara sahip kuşlarda erkeğin yuvada kalması daha az fayda ve uyum sağlar. Bu yüzden sülün ve bıldırcın gibi kuş türlerinde erkekler yuvada kalmak yerine, başka dişiler ile çiftleşerek (poligini) üreme başarılarını en üst seviyeye artırabilirler. Bu tür kuşlarda poligini görece olarak daha yaygındır. Memelilerde ise süt veren anne yavru için tek besin kaynağı olup, erkeklerin yavru yetiştirilmesinde hemen hiç rolü yoktur. Erkeğin yavru ve dişiyi koruduğu, aslanlar gibi bazı memeli türlerinde, bir erkek ya da bir grup erkek dişilerden oluşan hareme göz kulak olur.

Eşleşme davranışını ve yavru bakımını etkileyen diğer bir etmen ise *babalığın kesinliğidir*. Annenin doğurduğu ya da yumurtladığı yavruların anne genlerini taşıdığı kesindir. Ancak normal bir monogamik ilişkide bile, dişinin her zamanki eşi dışında başka bir erkek de yavrulara babalık yapabilir. Özellikle iç döllenme yapan pek çok türde babalığın kesinlik oranı görece olarak düşüktür; çünkü eşleşme ve doğum (ya da yumurtlama) zamanlaması ayrıştırılmıştır. Bu da memeli ve kuş erkeklerinde yavru bakımının neden daha az yaygın olduğunu açıklayabilir. Ancak iç döllenme yapan pek çok türün erkekleri, babalığın kesinlik oranını artıran davranışlar geliştirebilir. Bu davranışlar, dişiyi korumak, birleşmeden önce dişinin üreme sisteminde olabilecek başka spermleri yok etme ve çok fazla sperm üreterek kendi babalığının ihtimalini artırmaktır.

Babalığın kesinliğinin oranı, yumurtlama ve çiftleşmenin aynı anda meydana geldiği dış döllenmede daha yüksektir. Bu durum balıklar, amfibiler ve sucul böceklerdeki, yavru bakımının (tabi eğer varsa), anne kadar baba tarafından da

▼ Şekil 51.15 Eşleşme sistemleri arasındaki ilişkiler ile erkek ve dişi biçimleri.



(a) Monogam türlerde, örneğin martılarda erkek ve dişileri, sadece dış görünüşlerinden ayırt etmek zordur.



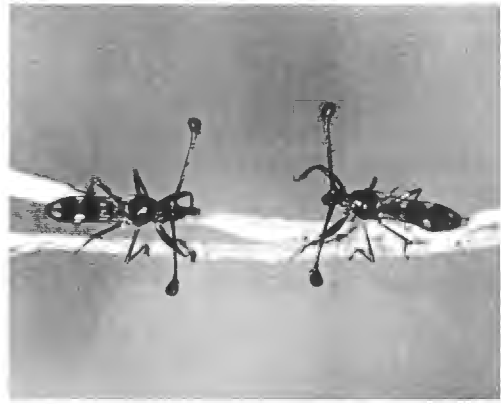
(b) Poligin türlerde, örneğin dev boynuzlu geyiklerde genelde erkek (sağda) daha süslüdür.



(c) Poliandrik türlerde, örneğin kum kuşlarında genelde dişiler (üstte) daha süslüdür.



▲ **Şekil 51.16 Erkek çenebalığında ebeveyn bakımı.** Tropik okyanus habitatında yaşayan bir erkek çenebalığı, kendi döllediği yumurtaları, açılana dek ağzında tutarak, onarı hem avcılardan koruyor hem de havalandırıyor.



▲ **Şekil 51.17 Saplı- gözlü sinek erkekleri.** Erkeklerde göz mesafesi, dişilerin eş seçiminde ve bu resimde belirtildiği gibi erkekler arası mücadelenin sürdürülmesinde bir rolü vardır. Bu tip mücadelelerde, iki erkek yüz yüze gelir ve daha küçük göz mesafesi olan erkek herhangi bir kavgaya girişmeden mücadeleden çekilir.

yapılmasının nedenini açıklamaktadır (**Şekil 51.16**; ayrıca bakınız Şekil 46.7). Balık ve amfibiler arasında iç döllenme yapanlarda ebeveyn bakımı %7'lerdeyken, dış döllenme yapanlarda bu oran %69'dur.

Şunu belirtmekte fayda var ki, hayvanlar babalığın kesinliği gibi durumların farkında değillerdir; yani bu etmeni değerlendirerek davranış sergilemezler. Babalığın kesinliği ile ilişkili olan ebeveyn davranışlarının gelişimi nesiller boyunca süregelen doğal seçilimin bir sonucudur. Yine de, bu konu halen tartışmaya ve yapılacak çalışmalara açıktır.

Eşeysel Seçilim ve Eş Tercihi

Bölüm 23'de okuduğunuz üzere, tür içinde gözlenen eşeysel dimorfizmin derecesi eşeysel seçilimin bir sonucudur. Eşeysel seçilim ise, eşleşme başarısındaki farklılıkların bir neticesi olarak bireyler arasında farklılaşan üreme başarısı olup bu haliyle doğal seçilimin bir biçimini teşkil eder. Yine o bölümden hatırlayacağınız üzere, eşeysel seçilim, bir eşeye ait bireyler arasında eşleşme için yapılan rekabeti barındıran *eşeyler arası seçilim* şekline dönüşebilir. Şimdi eşeysel seçilime kanıt teşkil eden bazı deneysel çalışmalara göz atalım.

Dişilerin Eş Seçimi Dişilerin eş tercihleri, erkek davranışlarının ve anatomisinin eşeyler arası seçilim yoluyla evrilmesinde merkezi bir rol oynar. Örnek olarak saplı- gözlü sineklerin kur davranışını ele alalım. Bu böceklerin gözleri sapların ucunda yer alır ve bu saplar erkeklerde, dişilere göre daha uzundur (**Şekil 51.17**). Kur sırasında, bir erkek dişiye önden yanaşır. Araştırmalara göre, dişilerin görece daha uzun saplı erkeklerle çiftleşme eğilimi vardır. Dişiler niçin görünürde keyfi olan bu özelliği kayırır? Bölüm 23'de tartıştığımız üzere, bu sineklerdeki saplı-gözler ve kuşlardaki canlı renkler gibi süsler, erkeğin sağlık ve yaşam gücünün bir göstergesidir. Sonuçta, sağlıklı bir erkeği eşi olarak seçen dişinin daha faza sayıda hayatta kalabilen yavru oluşturabileceği aşikardır.

Eş seçimi aynı zamanda basılanma olayından da etkilenebilir. Bu konuda zebra ispinozları üzerinde çeşitli deneyler yürütülmüştür. Bu kuşların her iki eşeyi de normalde başlarının üzerinde özel bir tüylenme barındırmaz (**Şekil 51.18**). Ebeveynlerin görünüşünün, yavruların eş seçiminde genetik faktörlerden bağımsız olarak etkisinin olup olmadığının anlaşılması için yapılan bir çalışmada ispinozlara yapay süseme yapılmıştır. Henüz daha yavrular 8 günlükken yani gözlerini açmalarına 2 gün kala, 2.5 cm uzunluğundaki kırmızı bir tüy, tek ya da her iki eşeyin alın tüylerinin arasına yerleştirilmiştir. Kontrol grubu olarak ise süssüz ebeveynler seçilmiştir. Yavrular olgunlaştığında karşılarına, yine yapay kırmızı tüylü

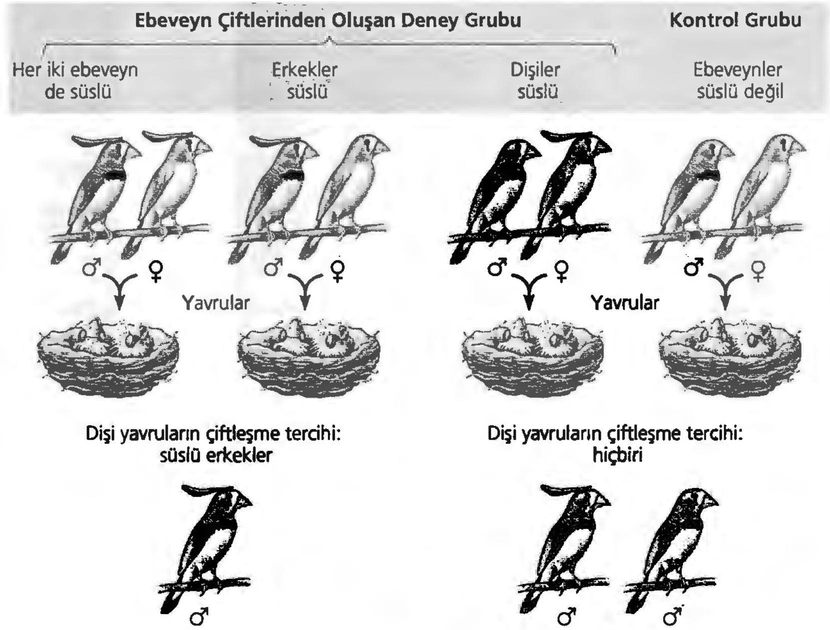


▲ **Şekil 51.18 Zebra ispinozlarının doğadaki görünümü.** Bir erkek ispinoz (solda) dişiye göre çok daha renkli ve desenlidir.

ve süssüz muhtemel eş adaylarını çıkarmışlardır (**Şekil 51.19**). Erkekler belirgin bir seçim sergilemezken, ebeveyni süssüz olan dişilerde de belirgin bir seçim gözlenmemiştir. Ancak babası süslü olan yavrular, eş olarak süslüleri tercih etmiştir. Muhtemelen dişi ispinozlar babalarında gördükleri işaret uyaranları kullanarak eşlerini seçmektedirler.

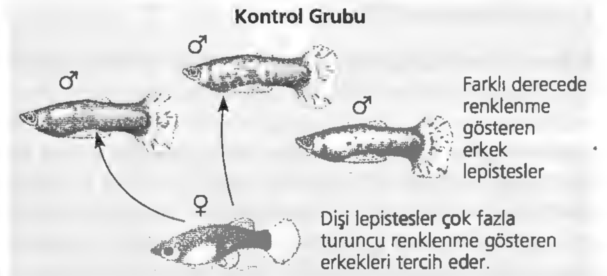
Eşey seçme kopyalaması, bir populasyondaki bireylerin eşey seçimi yaparken birbirlerinin tercihlerini kopyalamasıdır. Lepistes balıkları (*Poecilia reticulata*) üzerinde bu konuda çalışmalar yapılmaktadır. Bu canlılarda dişi eşleşmek için, ortamda başka dişi bulunmadığında daha turuncu renkteki erkekleri seçer. Dişilerin birbirlerinin tercihlerine etkisinin olup olmadığını anlamak için biraz önce anlattığımız gibi seçim yapan dişilerin yaşadığı ortama yapay dişi modelleri eklenerek bir deney yapıldı (**Şekil 51.20**). Model dişilerin "kur" esnasında daha az turuncu erkekleri tercih etmelerinin, normal dişiler tarafından kopyalandığı gözlendi. Böylelikle, normalde daha turuncu olan erkekleri tercih etmek yerine normal dişiler, model ile ilişkiye girmiş olan erkek tipini seçti. İstisnalar da bilgi sunar. Renklenme farklılığı, çok büyük olduğunda eş tercihi davranışı tipik olarak değişmedi. Yani eş seçme davranışının kopyalanması, dişinin genetik olarak kontrol edilen eş tercihlerini belirli bir eşiğin altına çekecek şekilde maskeledi.

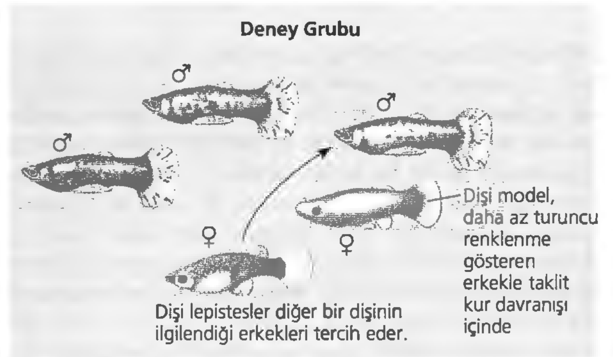
Sosyal öğrenmenin bir tipi olan eş seçme kopyalaması, başka birçok kuş ve balıkta da gözlenmiştir. Peki, böyle bir mekanizmadaki seçici baskı unsuru nedir? İhtimallerden biri, diğer dişilere çekici gelen erkekler ile eşleşmenin yüksek üreme başarısına sahip ve çekici yavru doğurma ihtimalini artırabilmesidir.



▲ **Şekil 51.19 Basılanma tarafından etkilenen eşeysel seçilim.** Yapılan deneyler sonucu, yapay olarak süslü babalara bağlanmış (basılanmış) zebra ispinozu yavrularının, ergin eşler olarak süslü erkekleri tercih ettikleri ispatlanmıştır. Tüm deney gruplarında erkek yavrular eşleşecekleri dişilerin süslü olup olmadığını önemsememişlerdir.

Eşleşme için Erkek Rekabeti Önceki örneklerde, dişinin belli bir durumda nasıl da en iyi erkek tipini seçtiği ve bunun da erkeklerde varyasyonu düşürdüğü gösterildi. Eşleşme için rekabetin olması da erkekler arasında varyasyonu düşürür. Böyle bir rekabet sıklıkla alıkoyucu bir yarışma olarak da belirtilebilecek *agnostik (bilinemezci) davranışları* içerir ki burada





▶ **Şekil 51.20 Lepistes balıkları (*Poecilia reticulata*) dişilerinde eşey seçme kopyalaması.** Lepistes dişileri genelde çok fazla turuncu renklenme gösteren erkekleri seçer. Fakat deney grubunda, model dişiyi izlemiş olan dişiler, turuncu ve değişken oranlarda (%12 ya da %24) turuncu renklenme taşıyan erkekler arasından daha az turuncu renklenme göstereni seçer. Dişiler, modelin görsel seçimini, ancak %40'ın üzerinde turuncu renklenmeye sahip bir erkek gördüklerinde dikkate almazlar.

hangi rakibin besin ya da eş gibi bir kaynağa ulaşabileceğini belirlenir (**Şekil 51.21**). Bu tip müsabakaların getirisi, genelde dayanıklılık ve boyut ile ölçülse de, sonuçlar yine de fiziksel olmaktan çok psikolojik olabilir (bakınız Şekil 51.17).

Erkek rekabetinin varyasyonu düşürücü etkisine rağmen, balıklar ve geyikler gibi pek çok omurgalı canlıda ve hatta geniş bir omurgasız canlı grubunda erkeklerde yüksek derecede davranışsal ve morfolojik varyasyon vardır. Bazı türlerde, eşeysel seçilim, erkeklerde alternatif eşleşme davranışlarının ve morfolojinin evrilmesine neden olabilir. Başarılı üreme ile neticelen birden çok eşleşme davranışı varsa bilim insanları bunları nasıl analiz edebilir? Bir yaklaşım, oyunlarda kullanılan kurallara dayanır.

Oyun Teorisinin Uygulanması

Populasyonda, belirli bir davranışın fenotipinin uyumu sıklıkla başka davranış fenotiplerinden etkilenir. Bu tür durumların çalışılmasında davranış ekologları, oyun teorisi de dahil bir dizi araç kullanır. Amerikalı matematikçi John Nash ve diğerleri tarafından insanın ekonomi ile ilgili davranışlarını modellemek için geliştirilen **oyun teorisi**, getirinin tüm bireylerin dahil olduğu stratejilere dayandığı durumları içeren alternatifleri değerlendirir.



▲ **Şekil 51.21 Agnostik (bilinemezci) etkileşimler.** Batı gri kangurusu (*Macropus giganteus*) erkekleri, uygun dişiler ile hangi erkeğin eşleşebileceğini belirlemek için sıklıkla "boks" müsabakalarına girer. Tipik olarak, kavgadan önce bir erkek ön üyelerini diğerinin boynunu sıkacak şekilde dolayarak yüksek sesle homurdanır. Ardından homurtu, tokatlama ve sıkma ile kavga devam eder. Saldırıya uğrayan erkek geri çekilmezse kavga, her iki erkeğin de kuyruklarının üzerinde dengede durarak keskin ayak tırnakları ile rakibe vurmaya çalıştığı bir hale dönebilir.



▲ **Şekil 51.22 Lekeli kertenkelelerde (*Uta stansburiana*) erkek polimorfizmi.** Turuncu boğazlı erkek, solda; mavi boğazlı erkek, ortada; sarı boğazlı erkek, sağda.

Oyun teorisinin eşleşme davranışına uygulanmasında, Kaliforniya'nın lekeli kertenkelesini (*Uta stansburiana*) örnek olarak verebiliriz. Bunların erkekleri turuncu, mavi ya da sarı boğaz rengine sahip olabilir (**Şekil 51.22**). Her bir boğaz rengi farklı bir davranış örüntüsü ile ilgilidir. Turuncu boğazlı erkekler, çok saldırgan olup birçok dişiyi içeren geniş bir savunağı korurlar. Mavi boğazlı erkekler de belli bir savunak edinirler; ancak bunlarınki daha az dişi ile daha küçük alanlardır. Sarı boğazlı erkekler ise kendilerine bir savunak belirlemez, dişileri taklit eder ve eşleşme şansını elde etmek için sinsi taktikler kullanırlar.

Elde edilen kanıtlara göre, her bir erkek kertenkele tipinin eşleşme başarısı, bir sıklığa-bağımlı seçilim örneği olarak, diğerinin görece bolluğuna bağlıdır. Bir çalışmada, boğaz renginin yıllar içindeki değişiminde en sık rastlanan sıranın, maviden turuncuya ondan sarıya ve sonra tekrar maviye doğru bir döngü şeklinde olduğunu bulunmuştur.

Lekeli kertenkelenin erkekleri arasındaki rekabeti, çocukların taş-kağıt-makas oyunu ile karşılaştıran bilim insanları kertenkele populasyonunda gözlenen bu döngüye bir açıklama geliştirdiler. Oyunda, kağıt taşı, taş makası, makas da kağıdı yener. Bu yüzden oyundaki bir el sembolü, bir turda kazanırken diğerinde kaybedebilir. Benzer şekilde her bir kertenkele tipinin de diğer ikisinden farklı bir avantajı vardır. Mavi boğazlı olanlar yaygınken, sarı boğazlıların sinsi oyunlarından küçük savunaklarında az sayıdaki dişiyi koruyabilirler. Ancak çok saldırgan olan turuncu boğazlılarla başa çıkamazlar. Turuncu boğazlılar yaygınlaştığında, dişilerin geniş bir alana yayılması, sarı boğazlı olanların da yüksek oranda çiftleşme şansı elde etmesine neden olur. Sarı boğazlı olanlar yaygınlaştığında ise mavi-boğazlı olanların küçük korunaklı grupları onlara yeniden en yüksek şansı vereceğinden seçilim yeniden maviler lehine kaymaya başlar.

Oyun teorisi, karmaşık evrimsel problemlerin, mutlak performansa göre değil de davranışların evriminin anlaşılmasında kilit değerdeki, göreceli performansa (diğer fenotiplere göre üreme başarısı) göre değerlendirilmesinin önünü açar. Bir fenotipin diğerlerine göre performansının kıyaslanması aslında Darwin uyumunun bir ölçüsüdür ve bu da oyun teorisini bu noktada önemli bir araç yapmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 51.3

1. Döllenme tipi, erkek ebeveyn bakımının olup olmaması ile niçin bağlantılıdır?
2. **BAĞLANTI KUR** Dengeleyici seçilim bir lokustaki varyasyonu devam ettirebilir (bakınız Bölüm 23.4, ss 483-484). Bu bölümde açıklanan yiyecek arama deneylerini baz alarak, for^R ve for^s alellerinin doğal sinek populasyonlarındaki varlığını açıklayacak basit bir hipotez ortaya koyun.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir enfeksiyon sonucunda lekeli kertenkele populasyonunda erkeklerin dişilerden daha fazla miktarda öldüğünü varsayın. Bunun, erkeklerin üreme başarısı rekabetine anında etkisi ne olabilirdi?

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 51.4

Kapsamlı uyum alturizm de dahil davranışların evrimini açıklayabilir

EVRİM Artık, Tinbergen'in dördüncü sorusuna, davranışların evrimsel geçmişine odaklanan konuları inceleyeceğiz. Öncelikle davranışın genetik temellerini ortaya çıkartan örneklere bir göz atacağız. Sonrasında, belirli davranışların evriminin altında yatan genetik varyasyonu inceleyeceğiz. Son olarak, uyum kavramının tanımını, bireysel hayatta kalma becerisi bağlamında ne kadar genişletebileceğimizi ve bunun, "özveri" davranışını açıklamada nasıl yardımcı olabileceğini göreceğiz.

Davranışın Genetik Temeli

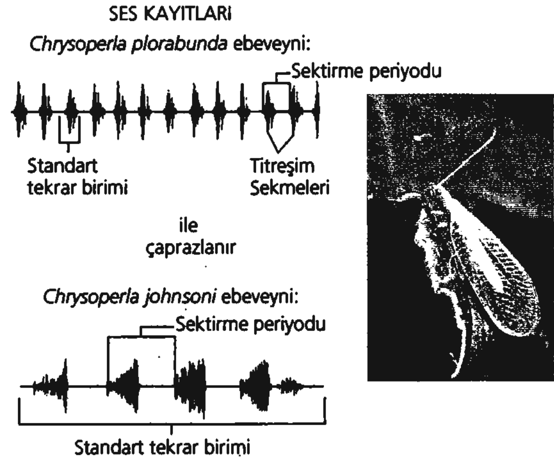
Davranışların genetik temellerini keşfe, Şekil 51.4'deki meyve sineği kur davranışı ile başlayacağız. Kur sırasında erkek, çoklu duyu uyarıcılara tepki olarak bir seri karmaşık eylem gerçekleştirir. Genetik çalışmalar bunlardaki kur davranışının tümünden *fru* adlı tek bir genin sorumlu olduğunu ortaya çıkartmıştır. *fru* geni mutasyona uğrayıp çalışmaz hale geldiğinde erkekler, dişiler ile ne çiftleşir ne de kur yapar. (*fru* ismi *fruitless*'den yani mutant erkeklerin verimsiz oluşundan kaynaklanmıştır.) Normal erkek ve dişiler bu genin çok farklı tiplerini ifade ederler. Dişiler genetik olarak değiştirilip, *fru* geninin erkek versiyonunu ifade etmeye başladığında, tıpkı erkeklerin yaptığı eylemler gibi diğer dişiler ile kur davranışı sergilemeye başlarlar. Basit bir gen, nasıl olur da bu kadar çok davranışı ve eylemi birden etkileyebilir? Pek çok laboratuvarda ortak yürütülen deneyler, *fru* geninin, altındaki pek çok başka genin ifade ve aktivitesini yöneten bir düzenleyici gen olduğunu ispatladı. Bu genlerin hepsi *fru* ile birlikte sineklerdeki eşeye-özgü sinir sisteminin gelişimini sağlıyorlar. Aslında *fru*, erkek kur davranışlarını, merkezi sinir sistemindeki erkeğe özgü bir sinir şebekesi ile denetleyerek tüm bu davranışları programlamaktadır.

Araştırıcılar ayrıca, böcek kur davranışlarını, davranışın altında yatan genetik varyasyonu açıklamak için kullanmaktadırlar. Neuroptera üyelerinden yeşil dantel-kanat böceklerinin kur şarkıları, bu konudaki en iyi çalışmalardan biridir (**Şekil 51.23**). Kuzey ve güney Avrasya'dan Kuzey Amerika'ya çok ge-

▼ **Şekil 51.23** **SORGULAMA**

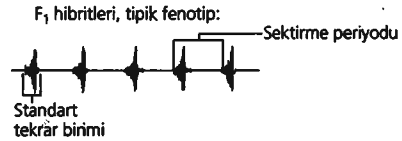
Yeşil dantel-kanat türlerinin şarkıları, çoklu genlerin kontrolünde mi?

DENEY Charles Henry, Lucia Martinez ve Kent Holsinger, morfolojik olarak birbirinin neredeyse aynısı fakat kur şarkıları farklı olan dantel-kanat türleri *Chrysoperla plorabunda* ve *Chrysoperla johnsoni* erkek ve dişilerini çaprazladı.



Araştırıcılar dişi ve erkek ebeveynlerin şarkılarını, diğer dantel-kanatlardan izole olarak yetiştirilmiş hibrit soyların şarkılarıyla karılaştırdı.

BULGULAR F_1 hibrit soyunun şarkısında, standart tekrar birimi uzunluğu *Chrysoperla plorabunda* ebeveynine; sektirme periyodu (titreşim sekmeleri arasındaki süreler) ise *Chrysoperla johnsoni* ebeveynine daha çok benzemektedir.



SONUÇ Hibrit soyların şarkıları, her iki türe ait özellikleri de taşıdığına göre, bu sonuçlar iki türe ait şarkıları söyleme eyleminin birden fazla gen tarafından kontrol edildiğini göstermektedir.

KAYNAK C. S. Henry et al., The inheritance of mating songs in two cryptic, sibling lacewing species, *Genetica* 116:269–289 (2002).

EĞER ÖYLE İSE? Bu deneyde oluşturulan hibritlerin doğurgan olduklarını farz edin. Şekilde görünen hibrit şarkı, yeni bir tür oluşumuna (türleşmeye) yol açabilir mi? Cevabınızı açıklayınız.

niş bir alanda yayılım gösteren bu böceklerin yaklaşık 15 türü, birbirlerinin tıpa tıp aynısı olmalarına rağmen sadece kur şarkıları açısından farklıdırlar. Connecticut Üniversitesi araştırıcıları, bu böcekleri laboratuvarda izole olarak yetiştirmeye başladıklarında her türün kendine özgü bir şarkısının olduğunu bulmuşlardır. Onlar, bu yüzden, bu kur şarkılarının mutlaka genetik olarak kontrol edildiği kanaatine varmıştır. Ardından farklı türdeki dantel-kanatları birbiriyle çaprazlayarak melez yavrular elde edip bunların ses kayıtlarını incelemişlerdir. Bu deneylere göre farklı bir gen, şarkıyı oluşturan her bir unsuru kontrol etmektedir. Dahası, farklı türlerdeki her farklı şarkı, bağımsız, çoklu lokuslardaki genetik farklılığı yansıtmaktadır.

Her ne kadar farklı davranışların ortaya çıkmasına çoklu genlerdeki varyasyonlar neden olsa da, dantel-kanatların kur şarkılarında olduğu gibi, bir lokustaki basit bir varyasyon da bazen davranıştaki çarpıcı değişimlere neden olabilir. Dikkat çekici bir diğer örnek, fare benzeri kemirgenlerden, yakın akraba iki tarla faresi türünün sergilediği davranışlardır. Çayır tarla faresi (*Microtus pennsylvanicus*) erkekleri soliter (tekil) yaşar ve eşleri ile uzun süreli ilişki kurmaz. Çiftleşme ardından yavrulara çok az ilgi gösterirler. Buna karşın, kır tarla faresi (*Microtus ochrogaster*) erkeği, bekar bir dişi ile çiftleşerek çok sıkı bağlı bir çift olurlar (**Şekil 51.24**). Kır tarla faresi, yavruları tepesinde gezdirir, taşır, yalar ve ayrıca yuvalarını da yabancıların girişine karşı saldırganca korur.

Araştırmalara göre, eşleşme sırasında salınan bir nörotransmitter maddenin erkek tarla farelerindeki eşleşme ve ebeveyn davranışları üzerinde kritik bir rolü vardır. ADH ya da vazopressin (bakınız Bölüm 44) olarak bilinen bu peptid, merkezi sinir sistemindeki özgül reseptörlere (almaçlara) bağlanmaktadır. Kır tarla faresi erkekleri, beyindeki vazopressin reseptörünü inhibe eden bir ilaca maruz bırakıldığında, çiftleşme ardından sıkı bağlı bir çift olamadıkları gözlenmiştir. Bilim insanları aynı zamanda, beyindeki vazopressin reseptörünü üreten genin kır tarla farelerinde yüksek oranda ifade olunduğunu, ancak çayır tarla farelerinde bunun üretilmediğini gözlemlemişlerdir.



◄ **Şekil 51.24 Yumaklanmış haldeki kır tarla faresi (*Microtus ochrogaster*) çifti.** Kuzey Amerika kır tarla faresi erkekleri, burada da gösterildi gibi eşleriyle çok sıkı ilişki halindedir ve yavru bakımına da katkı yaparlar.

Vazopressin reseptörünün, beyinde ne kadar bir miktarda olursa tarla farelerindeki çiftleşme sonrası davranışları düzenleyebildiğini test etmek amacıyla araştırıcılar, kır tarla faresi reseptör genini çayır tarla faresine transfer ettiler. Bu geni taşıyan çayır tarla farelerinin beynindeki reseptör üretimi yüksek seviyelere çıkmakla kalmadı aynı zamanda kır tarla farelerindeki gibi çiftleşme ve sıkı bağ kurma gibi davranışlar da gelişti. Böylece, her ne kadar sıkı bağ kurma ve ebeveynlik ile ilgili pek çok gen işin içinde olsa da, tarla farelerinde vazopressin reseptörü seviyesi tek başına bütün bu davranış örüntülerinin şekillenmesine yetmektedir.

Genetik Varyasyon ve Davranışın Evrimi

Çayır ve kır tarla farelerinde olduğu gibi yakın akraba türler arasında davranış farkları yaygındır. Tür içinde de anlamlı davranış farklılıkları olabilir ama bu durum genelde çok nadirdir. Bir türe ait populasyonlar arasındaki davranış varyasyonu, çevresel şartlardaki varyasyona karşılık geldiğinde bu, onun evrimsel geçmişinin bir kanıtı olabilir.

Vaka çalışması: Av Seçiminde Varyasyon

Batı küçük yılanının (*Thamnophis elegans*) av seçimi, bir türdeki genetik temelli davranış varyasyonuna bir örnek olarak verilebilir. Bu türün doğal diyeti Kaliforniya boyunca geniş bir alanda değişkenlik gösterir. Kıyı populasyonları, baskın olarak muz sümüklüböceği (*Ariolimus californicus*) ile beslenir (**Şekil 51.25**). Karasal populasyonlar ise kurbağa, balık ve sülükle beslenir, ama muz sümüklüböceği ile beslenmez. Zaten muz sümüklüböceği de karasal habitatlarda bulunmaz ya da çok nadir bulunur.



▲ **Şekil 51.25 Kıyı habitatındaki batı küçük yılanı bir muz sümüklüböceğini yiyor.** Yapılan deneylere göre bu yılanların sümüklüböceği tercih etmesi, çevreden çok genetik etkiler nedeniyle olmuş olabilir.

Araştırıcılar muz sümüklüböceğini her iki doğal populasyona sunduklarında, kıyı yılanları onları hemen tüketmiş fakat karasal yılanlar onları yemeyi reddetme eğilimi göstermiştir. Acaba genetik varyasyon ne dereceye kadar yılanın muz sümüklüböceğine olan düşkünlüğüne katkı sağlamaktadır? Bu soruya cevap bulmak için araştırıcılar, iki habitattaki doğal populasyonlardan hamile yılanları toplayıp onları laboratuvarda ayrı kafeslerde yetiştirmişler. Ardından, çıkan yavrular henüz daha çok gençken on günde bir muz sümüklüböceği parçaları ile beslenmiştir. Kıyı habitatı yavrularının %60'ı sekiz ya da on günden fazla bir süre sümüklüböceği yemişken, karasal habitat yavrularının %20'den azı, sadece bir kere sümüklüböcek parçası yiyebilmiştir. Bu sonuçlara göre, muz sümüklüböceğinin genetik olarak edinilen bir lezzet gibi görünmesi şaşırtıcı değildir.

Peki, genetik olarak belirlenen besin tercihindeki farklılık, yılanın habitatlarıyla bu denli nasıl eşleşmiştir? Kıyı ve karasal yılan populasyonların muz sümüklüböceğinin çıkarttığı kimyasal kokuları algılama ve buna tepki verme yetenekleri de farklılaşmıştır. Araştırıcıların hipotezine göre, 10.000 yıl önce karasal yılanlar kıyı habitatlarına doğru yayılmaya başladıklarında bunların bazıları koku yoluyla muz sümüklüböceğini fark etmiştir. Bu besine erişebilen yılanlar avantaj elde etmiş ve sümüklüböceği göz ardı edenlere nazaran populasyonda daha yüksek bir uyum kazanmıştır. Yüzlerce, hatta binlerce nesil ardından kıyı populasyonu içinde sümüklüböceği av olarak kabul edenlerin sayısı artmıştır. Bugün gözleyebildiğimiz kara ve kıyı populasyonları arasındaki bu belirgin davranış farkı, belki de burada belirtilen evrimsel değişimin bir kanıtı olabilir.

Vaka çalışması: Göç Örüntülerindeki Varyasyon

Davranış farklılaşmasına uyabilecek diğer bir örnek, küçük bir göçmen bülbül olan karabaşlı yalı bülbülü (*Sylvia atricapilla*) türüdür. Almanya'da üreyen bu bülbül, kışlamak için önce güney batı İspanya'ya sonra da güney Afrika'ya göç eder. 1950'lerde çok az bir karabaşlı yalı bülbülü, kışı İngiltere'de geçirmeye başladı. Zaman içinde bunların populasyonu binleri aştı. Markalamalar, bunlar içinden bazılarının orta Almanya'dan batı boyunca göç ederek geldiğini gösterdi. Peki, neden Almanya'dan çıkan iki farklı göç yolu var? Bu sorunun cevabını bulmak üzere Almanya'nın Radolfzell şehrindeki Max Planck Araştırma Enstitüsü araştırmacıları, laboratuvarda göç yönelimini araştırabilecekleri bir strateji geliştirdi (**Şekil 51.26**). Sonuçlar, iki farklı göç örüntüsünün, iki populasyondaki genetik farklardan kaynaklandığını ispatladı.

Batı Avrupa karabaşlı yalı bülbülü üzerine yapılan çalışma, göç davranışındaki değişimin çok yeni ve hızlıca gerçekleştiğini gösterdi. Almanya'da,1950'den önce, batı yönünde göç eden karabaşlı yalı bülbülü yoktu. 1990'larda ise batı yönlü göçmenlerin oranı Almanya'daki tüm populasyonun %7-11'ine ulaşmıştı. Bir kere batı yönlü göç başladıktan sonra, hem göç yolunun kısa olması hem de İngiltere'de kışın kuşları besleyenlerin yoğun bulunması sayesinde bu rotayı takip edenlerin sayısı sabitlenmekle kalmadı gittikçe arttı.

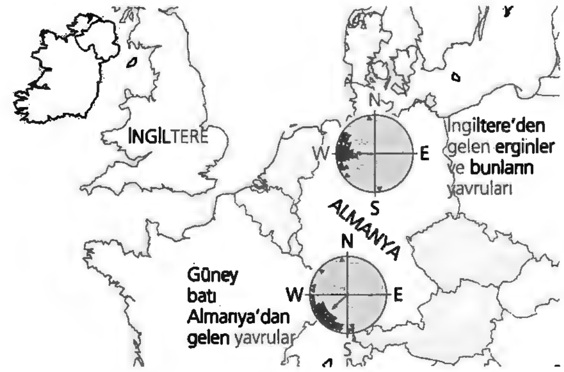
▼ Şekil 51.26 **SORGULAMA**

Bir türdeki göç yönelimindeki farklılıklar genetik olarak mı belirlenir?

DENEY Peter Berthold ve arkadaşları, güney Almanya'da iki set halinde genç kuşları yetiştirdi. Birinci grup, İngiltere'de kışlayan karabaşlı yalı bülbüllerinin yavrularından oluşmaktaydı ve bunlar Almanya'da bir dış kafeste beslendi. Diğer grup ise laboratuvarın yakınlarındaki yuvalardan toplanan yavrulardan toplanan kuşlardan oluştu ve bunlar da yine kafeslerde yetiştirildi. Sonbaharda Berthold'un ekibi, iki grup bülbülü de 1.5-2 saat süreyle, kenarları karbon kaplı kağıt ile sarılmış huni biçimindeki daha büyük bir cam kafese koydu. Huniler gece dışarı konduğunda kuşların hareketi karbon kaplı kağıtlarda izler meydana getirdi ve bu incelenerek kuşların gitmeye çalıştığı göç yönü belirlendi.



BULGULAR İngiltere'den yakalanmış olan kuşlar ve onların laboratuvar soyları her ikisi de batıya göç etmeye çalıştı. Buna karşı güney Almanya'dan yakalanmış olan kuşlar güney batıya uçmaya çalıştı.



SONUÇ İngiltere'deki genç bülbüller ve Almanya'dakiler (kontrol grubu) benzer koşullarda yetiştirilmelerine rağmen çok farklı göç yönlenmesi gösterdiler. Bu da göç yöneliminin genetik temellere dayandığını göstermektedir.

KAYNAK P. Berthold et al., Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species, *Nature* 360:668–690 (1992).

EĞER ÖYLE İSE? Deneyler sonucunda kuşların yöneliminde herhangi bir fark olmadığını farz edin. O zaman bu davranışın genetik temellere dayanmadığı sonucuna varabilir miydiniz? Açıklayın.

Alturizm

Davranışların evrimsel temelini yeniden inşa etmek, davranışların genetik temelini ve davranış ile sunulan seçici avantajları anlamayı gerektirir. Genellikle davranışların bencil olduğunu farz ederiz; yani davranış bireye, diğerlerine özellikle de rakiplere karşı fayda kazandırır. Örneğin, bir bireydeki üstün yiyecek arama kabiliyeti diğerlerine daha az besin anlamına gelir. Asıl problem "bencil olmayan" davranışlar ile ilgilidir. Böyle bir davranış doğal seçilim ile nasıl ortaya çıkmıştır? Bu soruya cevap vermek için, bencilce olmayan davranış örneklerinin bir kısmına daha yakından bakalım ve sonra da bu davranışların nasıl ortaya çıkmış olabileceğini düşünelim.

Bencil olmama durumunu tartışırken, **alturizm** terimini kullanacağız. Alturizm, bireyin uyumunu azaltmasına rağmen populasyondaki diğer bireylerin uyumunu arttıran davranışlar için kullanılan bir terimdir. Batı Amerika'nın bazı dağlık bölgelerinde yaşayan, şahin ve çakal gibi avcılara karşı korunmasız Belding'in yer sincaplarını düşünün. Bir avcının yaklaştığını gören sincap, sıklıkla yüksek sesli bir uyarı çağrısı yaparak durumdan habersiz bireyleri yuvalarına çekilmeleri için uyarır. Ancak, diğerlerini tehlikeden koruyan sincap, çıkardığı uyarı sesi ile avcıların dikkatini çekebileceğinden kendisini tehlikenin ortasına atmıştır.

Diğer bir örnek alturistik davranış, işçilerin kısır olduğu balarısı toplumunda görünür. İşçiler hiçbir zaman çiftleşmez ve doğurgan bir kraliçe uğruna köle gibi çalışırlar. Dahası, davetsiz misafirlere iğnelerini batıran (sokan) işçiler bu davranışları ile bir yandan kovanı korurken diğer yandan kendi ölümlerini hazırlarlar.

Kuzeydoğu ve güney Afrika'da toprak altındaki odacıklar ve tünellerde yaşayan, yüksek derecede sosyal yaşama sahip bir kemirgen olan çıplak köstebek sıçanlarında (*Heterocephalus glaber*) da alturizm gözlenir. Vücudu neredeyse tamamen kılsızdır ve neredeyse kördür. Bunların oluşturduğu koloniler 75 ile 250 arasında ya da daha fazla sayıda birey içerir (**Şekil 51.27**). Her koloninin yalnızca bir tane üreyebilen dişisi vardır. Buna kraliçe de denir. Kraliçe bir ya da üç erkek ile çiftleşebilir ve bu erkeklere de kral denir. Koloninin geriye kalanı üreyemeyen erkek ve dişilerden oluşur. Bu kısır bireyler toprak altındaki yumrular ve köklerden besin temin eder, krala, kraliçeye ve yavrulara bakar. Kısır bireyler aynı zamanda yuvayı istila etmeye çalışan yılan ve diğer avcılara karşı kendi canlarını feda ederek kral ve kraliçenin hayatlarını korurlar.



▲ **Şekil 51.27 Çıplak köstebek sıçanları, alturistik davranış sergileyen koloni oluşturan bir memeli türüdür.** Resimde yavruları emziren bir kraliçe ve onun etrafındaki diğer koloni üyelerini görüyoruz.

Kapsamlı Uyum

Bir yer sincabı, bir bal arısının işçi bireyi ya da bir çıplak köstebek sıçanı en yakın rakiplerini hayatta tutarak kendi uyumlarını nasıl artırabilirler? Kendini feda eden bireyin üreme ve hayatta kalma başarısını artırmadıktan sonra alturistik bir davranış evrim içinde kendini nasıl sürdürebilir?

Alturistik davranışın seçilimi, yavruları için kendini feda eden ebeveynler söz konusu olduğunda kısmen anlaşılabilir bir durumdur. Bir ebeveynin, yavrusu için kendini feda etmesi kendi iyiliğinedir; çünkü bu, populasyondaki genetik temsil oranı arttığından gerçekten ebeveynlerin uyumunu artırır. Ancak bireyler bazen yavruları dışında, başkalarına da yardım edebilir.

Biyolog William Hamilton, bir hayvanın bir sonraki nesildeki kendi genetik temsil oranını "alturistik" davranış çerçevesinde yakın akrabaya yardım etmekle, kendi yavrularına yardım etmekten daha fazla artırabileceğini ileri sürmüştür. Ebeveynler ile yavruları gibi, gerçek kardeşler arasında da genlerin yarısı ortaktır. Bu yüzden seçilim, kardeşlere ya da yeni kardeşler üretebilecekleri için ebeveynlere yardımdan yana olabilir. Bu fikir, Hamilton'un **kapsamlı uyum** fikrine yol açmıştır. Kapsamlı uyum, genlerini yeni yavrular üreterek çoğaltması üzerine ve genlerin çoğunu paylaştığı yeni nesiller üreten diğer yakın akrabalarına yardım sağlama noktasında bireyin sahip olduğu toplam etki olarak tanımlanabilir.

Hamilton Kuralı ve Akraba Seçilimi

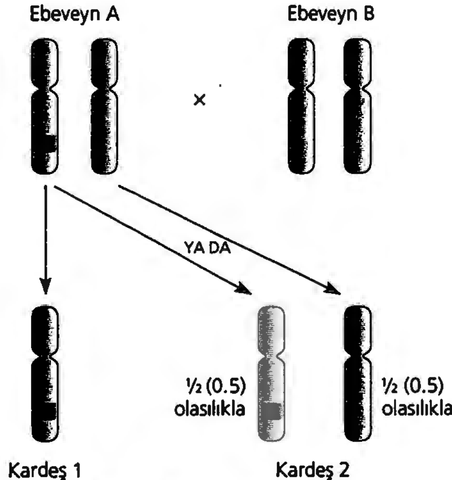
Hamilton'a göre, alturizmde rol oynayan üç anahtar değişken, alıcının faydası, fedakara maliyeti ve ilgi katsayısıdır. Fayda, B, alturistik eylemin faydalanıcısının ürettiği *ek* yavruların ortalama sayısıdır. Maliyet, C, fedakarın (alturizmi yapanın) ne kadar *daha az* yavru ürettiğidir. **Akrabalık katsayısı**, r, ortalama olarak paylaşılan gen kısmına eşittir. Alıcının faydası (B) akrabalık katsayısı (r) ile çarpıldığında bu fedakarın zararını (C) geçiyorsa yani diğer bir ifadeyle $rB > C$ ise, doğal seçilim alturizmi destekler. Bu ifade **Hamilton kuralı** olarak isimlendirilir.

Hamilton kuralını daha iyi anlamak için şimdi bunu insan populasyonuna uygulayalım (bireylerin sahip olduğu ortalama çocuk sayısını iki olarak hesaplayalım). Mesela, bir delikanlının sörf yaparken ciddi bir boğulma tehlikesi geçirdiğini düşünelim ve kız kardeşinin ise kendi hayatını tehlikeye atıp onu kurtarmak için suya atlamış olduğunu farz edelim. Eğer ki erkek kardeş boğulursa üreme başarısı sıfır olacaktı; ama ortalama rakamı dikkate alırsak potansiyel olarak iki çocuk babası olabilecekti. Bu durumda erkek kardeşin faydası iki yavrudur ($B = 2$). Kız kardeş tarafından göze alınan risk nedir?

Diyelim ki kızın, kardeşini boğulmadan kurtarmak için yaptığı hamle sonucu ölme ihtimali %25 idi. Bu yüzden alturistik davranışın maliyetini, kızın ölmezse sahip olabileceği her iki yavru ile de çarparak ($C = 0.25 \times 2 = 0.5$) hesaplayabiliriz. Son olarak iki kardeş, kural olarak genleri yan yanya paylaşmış olduğundan, ilgi katsayısı ($r = 0.5$) kolaylıkla hesaplanabilir. Genlerin nasıl ortak paylaşıldığını görmek için gametlerin mayozu sırasında homolog kromozomların ayrışımını hatırlayın (**Şekil 51.28**; ayrıca bakınız Bölüm 13).

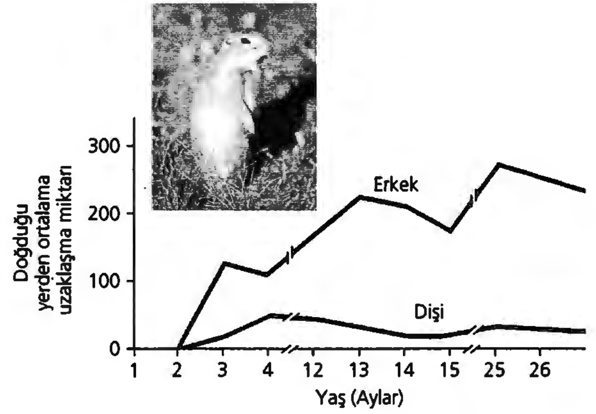
Şimdi *B*, *C* ve *r*'yi kullanarak doğal seçilimin bu kurtarma fedakarlığını destekleyip desteklemediğine bakalım. Sörfçünün kurtarımında $rB = 0.5 \times 2 = 1$, $C = 0.5$ olduğundan, *rB*, *C*'den büyük çıkmış, Hamilton kuralı yerine getirilmiştir. Bu nedenle doğal seçilim, kız kardeşin yaptığı bu alturistik eylemi desteklemektedir. Birçok nesil ve birey açısından düşündüğümüzde, böyle bir durumla karşılaşan kız kardeşteki bir gen, daha çok sayıda yavruya geçecektir. Daha ötesi, bu yolla çoğalan genler arasında belki de alturistik davranışa katkı sağlayanlar da olabilir. Akrabaların üreme başarısını artırarak alturistik davranışı destekleyen doğal seçilime **akraba (kin) seçilimi** denmektedir.

Akraba seçilimi, kalıtsal mesafe arttıkça zayıflar. Kardeşlerde *r*, 0.5 iken, hala ile yeğen arasında $r = 0.25$ (¼), birinci derece kuzenler arasında $r = 0.125$ (1/8)'dir. Akrabalık katsayısı azaldığında, Hamilton eşitsizliğinin *rB* kısmı da düşmektedir. Peki, doğal seçilim, bir kuzeni kurtarmayı destekliyor mu? Sörf daha az tehlikeli değilse, desteklemiyor. İlk durumdaki şartları baz alırsak, $rB = 0.125 \times 2 = 0.25$. Bu değer *C* (0.5)'nin sadece yarısı kadardır. İngiliz genetikçi J. B. S. Haldane tüm fikirlere binaen, şaka yollu bir ifadesinde, tek bir kardeşi için hayatını feda edemeyeceğini; ama iki kardeşi ya da sekiz kuzeni için bunu yapabileceğini belirtmiştir.



▲ **Şekil 51.28 Kardeşler arasındaki akrabalık katsayısı.** Kırmızı bant, A ebeveyninde homolog olmayan bir kromozomdaki belirli bir alleli gösteriyor. Kardeş 1, A ebeveynindeki bu alleli kalıtımla kazanıyor. Bu allelin Kardeş 2'ye de geçme olasılığı ½'dir. Bunun gibi tüm allellerin paylaşılma olasılığı aynıdır. Yani iki kardeşin akrabalık katsayısı ½ ya da 0.5'tir.

EĞER ÖYLE İSE? *Ebeveynler ile çocuklar arasındaki ve (ikiz olmayan) kardeşler arasındaki akrabalık katsayısı 0.5'tir. Peki poliandri ve poligini durumlarında sizce bu nasıl değişebilir?*



▲ **Şekil 51.29 Yer sincaplarında akraba seçilimi ve alturizm.** Şekildeki grafik, yer sincaplarındaki alturistik davranışın dişi ve erkek arasındaki farklılığını açıklamaya yardımcı olmaktadır. Sütten kesilen dişiler, erkeklere oranla yuvanın yani akrabalarının yakınlarında olmayı erkeklere göre daha fazla tercih eder. Bu sayede dişi fedakar, alarm çağrısı yaptığında kendi akrabalarını uyarmış olur ve kendi kapsamlı uyumunu artırır.

Araba seçilimi alturizmi açıklıyorsa, o zaman bizim pek çok hayvan türünde gözlemlediğimiz özveri davranışları yakın akrabalığı içermektedir. Elbette çoğu zaman durum böyle olsa da yapılan eylem bazen çok karmaşık olabilir. Örneğin yer sincabı örneğine tekrar baktığımızda, bunlarda dişilerin doğdukları yerlere yakın yuva yaptıklarını, ancak erkeklerin uzak alanlarda yuvaladıklarını söyleyebiliriz (**Şekil 51.29**). Neredeyse tüm uyarıların dişiler tarafından yapıldığı düşünülürse, aslında çoğunlukla kendi yakın akrabalarına yardım ettikleri söylenebilir. Bal arılarında kısır işçiler, kovana sağladıkları fayda ile aslında anneleri ve üreme açısından aktif olan kraliçeye yardım eder.

Çıplak köstebek sıçanlarında yapılan DNA çalışmaları, kolonideki tüm bireylerin birbiriyle yakın akraba olduğunu göstermiştir. Genetik olarak kraliçe, kralların annesi, kız kardeşi ya da kardeşi iken, kısır bireyler kraliçenin doğrudan torunları ya da kardeşleridir. Bu açıdan kısır bir birey, kraliçe ya da kralın üremesini artırıcı bir eylemde bulunduğunda fedakarlık yapan, kendindeki genlerin kopyalarının bir sonraki nesle geçme olasılığını artırır.

Karşılıklı Alturizm

Bazen hayvanlar, akrabası olmayanlar için de fedakarlık gösterebilirler. Habeş maymunu (babun, şebek), akrabası olmayan arkadaşına bir kavgada yardım edebilir; bir kurt, yakını olmayan başka bir kurtla yiyeceğini paylaşabilir. Yardım alan canlının gelecekte bu yardımın karşılığını verme ihtimali varsa ancak bu tip davranışlar uyumsal olabilir. Bu tipteki bir yardım değiş tokuşuna, **karşılıklı alturizm** denir; ve

çoğunlukla akraba olmayan insanlar arasındaki alturizmi açıklamada kullanılır. Karşılıklı alturizm, diğer hayvanlar arasında nadirdir: bireyler arasında yardım alış-verişi şansının yüksek olduğu, yeterince kararlı sosyal gruplar halindeki türler (örneğin şempanzeler) ile sınırlıdır. Genelde tekrar bir araya gelebilecek bireyler arasında gerçekleşir. Ancak geçmişte yardım edene yardımın geri dönmemesi gibi bir sonucun olması da muhtemeldir ve bu davranış örüntüsünü, davranış ekologları "hilekarlık" olarak tanımlar.

Hilekarlık, aldatıcıya büyük bir fayda sağlıyorsa, o zaman karşılıklı alturizm nasıl evrilmiş olabilir? Oyun teorisi bu konuda, *dişe diş* olarak isimlendirilen davranış stratejisi bağlamında muhtemel bir cevap sunmaktadır. Dişe-diş stratejisinde iki birey karşılaştığında biri diğerine, daha önceki karşılaşmada karşı tarafın ona davrandığı gibi davranır. Bunu kendilerine adapte eden bireyler, ilk karşılaşmada birbirlerine karşı fedakar ya da yardım sever olurlarsa bu davranış eninde sonunda karşılıklı alturizme doğru gelişir. Ama yardımlaşmaları karşılıklı olmazsa, bireyler dişe diş için en kısa sürede intikamını alır. Ancak diğeri bir şekilde yardıma yanaştığında, bu da hiç durmadan yeniden yardım sever olur. Dişe-diş stratejisi, kan paylaşan vampir yarasalardan toplu tımarlanan primatlara kadar bazı hayvanlardaki görünüşte karşılıklı alturizm olarak gözlenen etkileşimleri açıklamakta kullanılmıştır.

Evrim ve İnsan Kültürü

Sosyobiyoloji, evrim teorisinin insan kültürünü inceleyen disiplinidir. Sosyobiyolojinin ilk sözü: belli karakterlerin var olma nedeni, onları açığa çıkartan genlerin doğal seçilim tarafından ebedileştirilmiş olmasıdır. E. O. Wilson, 1975'de yeni ufuklar açan kitabı, *Sociobiology: The New Synthesis*'de bazı sosyal davranış tiplerinin evrimsel temellerine ilişkin tahminlerde bulundu. İnsan kültürüne ait verdiği birkaç örnek ile günümüzde halen sıcaklığını koruyan bazı tartışmaların fitilini ateşlemiş oldu.

İnsanın sosyal davranışlarının spektrumu genetik özyapı tarafından etkileniyor olsa da, bu, insan davranışlarının belirleyicisinin çok katı biçimde sadece genler olduğu anlamına gelmez. Bu fark, insan davranışlarına evrimsel bakış açıları ile ilgili tartışmaların merkezidir. Kuşkucular, insan davranışlarının evrimsel yorumlarının mevcut adaletsiz dünya düzenini rasyonelleştirecek (akla yatkın hale getirecek) şekilde insan toplumlarının statüsünü buna göre değerlendirmeye kalkacağından korkmaktadırlar. Evrimsel biyologlar ise buna karşı çıkarak insan biyolojisi hakkındaki verilerin yanlış anlaşıldığını ve fazlaca basite indirgendiğini belirtirler. İnsan davranışının evrimsel açıklamaları, bizleri katı bir genetik kalıptan çıkma robota indirgemiyor. Nasıl ki bireyler anatomik olarak oldukça farklı özellikler taşıyabiliyorsa, davranışların doğasında da bunun gibi varyasyonların olmasını beklemeliyiz. Çevresel faktörler, genotipten fenotipe giden yolsa nasıl ki araya girerek fiziksel özelliklerin ortaya çıkmasında etkin olabiliyor, aynı şekilde hatta belki daha da fazla davranışların şekillenmesinde rol alabilir. Ayrıca öğrenme kabiliyetimiz ve becerikliliğimiz nedeniyle insan davranışları, hiçbir hayvanda olmadığı kadar daha fazla esnektir. Çok yeni evrimsel geçmişimizin üzerine, değişik türden devletler, yasalar, kültürel değerler ve davranışlarımızın hangisinin kabul edilebilir, bir bireyin Darwin uyumunu artırıyor olsa bile hangisinin kabul edilemez oluğunu tanımlayan dinler ile yapılandırılmış toplumlar kurduk. Belki de bizleri farklı kılan, insanlar ile diğer hayvanlar arasındaki bütünlüğü azaltan nitelikleri sunan şeyler sosyal ve kültürel kurumlarımızdır.

KAVRAM KONTROLÜ 51.4

1. Küçük yılanın av seçimindeki coğrafi varyasyon neden bu davranışın doğal seçilimle evrildiğini gösteren bir kanıt olabilir? Açıklayın.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir hayvan yakın ya da uzak akrabalarını ayırt edemiyorsa, kapsamlı uyum kavramı burada uygulanabilir mi? Açıklayın.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Farz edin ki Hamilton'un mantığını üreme yaşı geçmiş bir bireye uyguluyorsunuz. Fedakarlık eylemi için seçim hala olur mu?

Önerilen yanıtları için Ek A'ya bakınız

51 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 51.1

Belirgin duyusal girdiler hem basit hem tümleşik davranışları uyarabilirler (s. 1118-1122)

- **Davranış**, iç ve dış uyaranlara karşı verilen tepkidir ve kas ile kas gücüne dayanmayan aktiviteleri de içerir. Tinbergen, iki bakış açısının tamamlayıcı doğasını öne çıkartan bir soru seti geliştirdi. En yakın ya da "nasıl" soruları, davranışı tetikleyen çevre uyaranlarına ve davranışın altında yatan genetik, fizyolojik ve anatomik mekanizmalara odaklanır. Nihai, ya da "nasıl" soruları ise davranışın evrimsel önemini ele almaktadır.
- **Tespit edilmiş davranış örüntüsü**, geniş çapta değişmeyen bir davranış olup, **işaret uyaran** olarak bilinen bir basit bir ipucuyla tetiklenir. Navigasyonu da içeren göç hareketleri, güneşe, yıldızlara ya da Dünya'daki manyetik alanlara göre yönelime dayanır. Davranışlar, bazen günlük, sirkadiyen döngüler ile bazen de mevsimsel döngüler halindeki çevresel ipuçlarıyla eş zamanlanır.

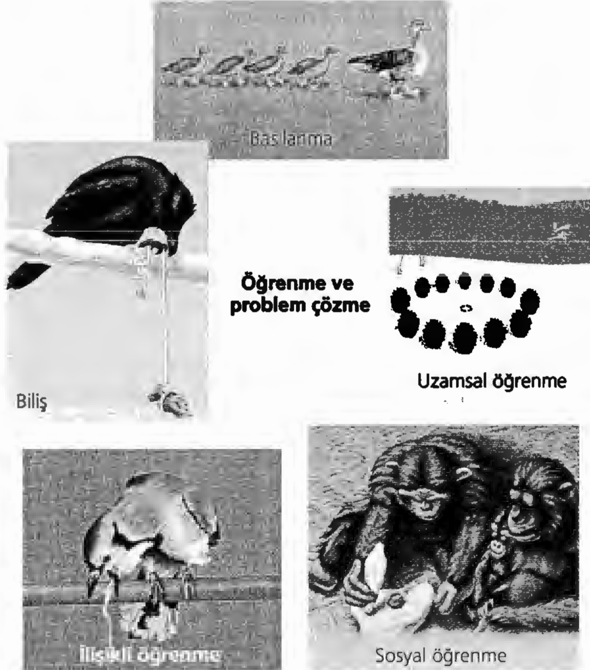
- Sinyal algılama ve iletme hayvanlardaki **iletişimin** temelini oluşturur. Hayvanlar görsel, işitsel, kimyasal (genelde koku) ve dokunsal sinyalleri kullanır. Feromonlar olarak adlandırılan kimyasal maddeler, beslenmeden kur yapmaya kadar bir seri davranışa ait bilgiyi taşır. Feromonlar türe özgüdür.

? *Yıllık ritimlere dayanan göçü küresel iklim değişiklikleri kapsamında yeniden değerlendirin.*

KAVRAM 51.2

Öğrenme, deneyim ile davranış arasında özel bir bağ kurar (s. 1123-1128)

- Anne-değişimi çalışmaları, sosyal çevrenin ve deneyimin davranış üzerindeki etkilerini ölçmede kullanılabilir
- Tecrübeye dayalı davranışların modifikasyonu olan **öğrenme**, birçok tipte olabilir:



? *Kazlardaki basılanma ile serçelerdeki şarkı gelişimi, davranışların sonuçlanması açısından birbirinden nasıl farklıdır?*

KAVRAM 51.3

Bireysel hayatta kalma ve üreme başarısı seçimleri pek çok davranışı açıklayabilir (s. 1128-1134)

- Bir **optimum yiyecek arama modeli,** doğal seçilimin maliyeti azaltıp faydayı en üst seviyeye çıkartan yiyecek arama davranışını destekleyeceği fikrine dayanır.
- Eşeysel dimorfizm, erkek ve dişi arasındaki eşleşme ilişkisi ile bağdaşıktır. Bunlar, **monogam** ve **poligam** eşleşme sistemleri içerir. Eşleşme sistemindeki ve döllenmedeki varyasyon, ebeveyn bakımı ve eşleşme davranışları üzerinde belirgin bir etkiye sahiptir.
- Oyun teorisi, belli bir davranış fenotipinin, populasyondaki başka bir davranış fenotipinden nasıl etkilendiğini anlamaya yarar.

? *Bazı örümcek türlerinde dişi, erkeği çiftleşme sonrasında hemen yer. Bu davranışı evrimsel bir bakış açısıyla nasıl açıklarsınız?*

KAVRAM 51.4

Kapsamlı uyum alturizm de dahil davranışların evrimini açıklayabilir (s. 1134-1139)

- Böceklerdeki genetik çalışmalar, karmaşık davranışları kontrol eden düzenleyici genlerin varlığını ortaya koymuştur. Çoklu genler kur şarkısı gibi özgün davranışları etkileyebilir. İki tarla faresi türü üzerine yapılan bir araştırmaya göre tek bir gendeki varyasyon çiftleşme ve ebeveyn olmak gibi karmaşık davranışlardaki farklılıkları belirler.
- Bir tür içindeki davranış varyasyonu çevresel koşullardan kaynaklanabilir ve bu da evrimsel geçmişin bir kanıtı sayılabilir. Laboratuvar ve saha çalışmaları, kuşlardaki göç davranışında gözlenen değişimin genetik temellerini belgelemiş, yılanlarda ise besin uygunluğunun coğrafi varyasyonu ile davranış değişimlerinin ilintili olduğunu göstermiştir.
- Hayvanlar ara sıra **alturizm** gösterirler. Bu davranış **kapsamlı uyum** kavramı ile açıklanabilir. Bu, bireyin gerek kendi yavrularıyla gerekse yakın akrabalarına sunduğu yardımla genlerini çoğaltmak için yaptığı tüm etkileri kapsar. **Akrabalık katsayısı** ve **Hamilton kuralı** seçici güçlerin alturizmi destekleyip desteklemediğini ölçmemizi sağlarlar. Akraba seçilimi, akrabaların ürem başarısının artmasını sağlayan alturistik davranışı destekler. Akraba olmayan bireyler arasındaki alturistik davranış, karşılıklı alturizm olarak bilinir ve yardım edenin yardım alandan gelecekte bir fayda görebilmesi dahilinde uyumsal bir özellik olarak görünür.

? *Dantel-kanatlardaki kur şarkılarının genetiği üzerine çalışıyor olduğunuzu farz edin. Ancak ne tarla faresindeki vazopressin geni varyasyonunun ne de sineklerdeki kur mutasyonlarının etkilerinden haberdarsınız. Davranışın genetik temelleri ile ilgili hangi kavrayışı kaçırdınız acaba?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdakilerden hangisi doğuştan gelen davranışlar için doğrudur?
   a. İfade edilmelerinde genlerin çok az etkisi vardır.
   b. Çevresel bir uyaran olmasa da meydana gelir.
   c. Omurgasız hayvanlar ile sınırlıdır.
   d. Bir populasyondaki pek çok bireyde ifade olunur.
   e. Omurgasızlarda, ve memeli dışındaki bazı omurgalılarda gözlenir.
2. Hamilton kuralına göre,
   a. fedakarın ölümü ile sonuçlanan bir alturizmi doğal seçilim desteklemez.
   b. faydalananın edindiği kar, fedakarın ettiği zararı sonuçta geçiyorsa doğal seçilim buradaki alturizmi destekler.
   c. doğal seçilim yavruların faydalanacağı bir alturizmi, kardeşlerin faydalanacağı alturizme tercih eder.
   d. akraba seçiliminin etkileri doğal seçilimin bireye etkisinden fazladır.
   e. alturizm her zaman karşılıklıdır.

3. Noktalı çulluk dişileri, saldırgan bir kur davranışı sergiler ve çiftleşme ardından yavruları babanın kuluçkasına bırakır. Bu döngü, dişi artık kuluçkaya yatacak erkek bulamayıncaya kadar farklı erkeklerle çok defa tekrarlanır, sonunda da dişi kendi kuluçka yatmak zorunda kalır. Bu davranışı aşağıdakilerden hangisi en iyi şekilde tanımlar?
   a. monogami
   b. poligini
   c. poliandri
   d. hafifmeşreplik
   e. babalığın belirliliği

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Kanarya ön beynindeki bir bölge, yavrulama dönemi haricinde küçülür, yavrulama döneminde ise büyür. Bu mevsimsel döngü aşağıdakilerden hangisi ile ilgili olabilir?
   a. kanaryanın şarkı repertuvarına yeni hecelerin eklenmesi.
   b. ara şarkının, olgun şarkıya kristalize olması.
   c. kanarya ebeveynlerinin yavrulara bağlandıkları (basılandıkları) duyarlı dönem.
   d. çiftleşme ve yeni yuva kurma davranışları.
   e. ezberlenmiş olan şarkı kalıplarının silinmesi için.

5. Her ne kadar pek çok şempanze palmiye fındığı ile aynı ortamda bulunsa da sadece kırmayı öğrenenler onla beslenebiliyor. Bunun açıklaması,
   a. populasyonlar arasında davranış farkları genetik farklardan kaynaklanır.
   b. farklı populasyonlarda farklı beslenme gereksinimleri olur.
   c. palmiye fındıklarını kırma becerisi kültürel bir gelenek olarak sadece bazı populasyonlarda ortaya çıkmıştır.
   d. populasyonun farklı bireyleri farklı öğrenme kabiliyetine sahiptir.
   e. populasyonun farklı bireyleri farklı bireysel becerilere sahip olur.

6. Aşağıdakilerden hangisi bir davranış özelliğinin doğal seçilim ile evrilebilmesi için gerekli değildir?
   a. Her bir bireyde, davranış tipleri sadece genler ile belirlenir.
   b. Davranış bireyler arasında değişkenlik gösterir.
   c. Bir bireyin üreme başarısı, kısmen davranışın nasıl yapıldığına bağlıdır.
   d. Davranışın bazı ögeleri genetik olarak kalıtılır.
   e. Bireyin genotipi, davranış fenotipini etkiler.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

7. **ÇİZİNİZ** Midyelerle beslenen bir sahil kuşu olan deniz saksağanının (istiridye avcısı) beslenme davranışı için iki farklı optimum yiyecek arama modeli düşünün. Birinci modelde (model A) enerji ödülü doğrudan midyenin boyutu ile artsın. İkinci modelde (model B) daha büyük midyelerin daha zor açıldığını düşünün. Midyenin sağladığı enerjiye (enerji eldesi skalasını 0-10 arası yapın) karşın midye boyutunu (0-70 mm arasında) gösteren bir grafiği her iki durum için de çizin. 10 mm'nin altındaki midyelerin kazanç sağlamadığını ve kuş tarafından görmezden gelindiğini varsayın. Ayrıca 40 mm'den büyük midyelerin açılmasının zor, 70 mm'nin ise imkansız olduğunu farz edin. Çizdiğiniz bu grafikleri düşünerek modelleri saksağanın habitatında ölçüm ve gözlem ile nasıl ayırt edersiniz?

8. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

   Her ne kadar bizler davranışlarımızı çeşitli etmenlere göre sübjektif olarak açıklamaya çalışsak de evrimsel açıklamalar üreme başarısına endekslidir. Bu iki açıklamanın bağlantısı nedir? Örneğin, insana göre "aşık olmak" tanımı evrimsel açıklamalara ters mi düşer?

9. **BİLİMSEL SORGULAMA**

   Alakargalar üzerine çalışan bilim insanları, bazı "yardımcıların" çiftlerin yavru yetiştirmesine yardımcı olduklarını buldular. Bu yardımcılar belli bir savunağa sahip değildirler ve kendi aralarında çiftleşirler. Bununla birlikte, yavru bakımı için besin bulma da sağlanan yardıma dahildir. Tüm bunları göz önüne aldığınızda, yardımcıların kendi yuvalarını ve savunaklarını kurmayıp böyle bir davranışı tercih etmelerinin avantajları ne olabilir? Bunla ilgili bir hipotez kurun ve bu hipotezi nasıl test edersiniz, belirtin. Eğer hipoteziniz doğruysa, verimi test etmek için ne gibi sonuçları almayı umarsınız?

10. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

   Araştırmacılar genelde doğum ile birbirinden ayrılmış ve ayrı ayrı yetiştirilmiş tek yumurta ikizlerini incelemeye ilgi duyar. Bugüne değin elde edilmiş bilgilere göre, bu tip ikizlerin hep benzer kişiliklere, tarzlara, davranışlara ve ilgi alanlarına sahip oldukları gözlenmiştir. Bu araştırmalar ile bilim insanları ne gibi cevaplar elde etmek istemiş olabilir? Bu tip çalışmalar için ikizleri kullanmak neden avantajlıdır? Bu tip çalışmalardaki tuzaklar nelerdir?

11. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

   Yaşamın Genetik Temelleri Öğrenme, deneyime bağlı davranıştaki değişim olarak ifade edilmişti. Kısa bir kompozisyon ile (100-150 kelime) kalıtsal bilginin öğrenmedeki etkisini, basılanma ve ilişkili öğrenme gibi örnekleri de dikkate alarak tanımlayanız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. **Temel Biyoloji® Ev Ödevleri**

Özel Ders Hayvan Davranışı ve Öğrenme

Aktiviteler Balarısı Sallama Dansı Videosu • Kazıcı Eşekarılarında Ev Yapma Davranışı

Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. **eTekst**

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. **Çalışma Alanı**

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

ÜNİTE

Ekoloji

Camille Parmesan

ile söyleşi



Camille Parmesan, Austin'deki Teksas Üniversitesinde 1979'da öğrenciyken doktor olmayı planladı. Ancak onun yerine dünyadaki kelebekleri çalışmaya verdiği karardan otuz yıl sonra hiç pişman olmadı. Dr. Parmeasan'ın uzmanlık araştırma alanı, ekoloji, evrim üzerine olup kelebeklerin davranışı ve onların konak olduğu bitkiler üzerinde çalışmaktadır; özellikle iklimsel değişikliklerin onları günümüzde nasıl etkilediğini araştırmaktır. O, iklim değişikliği üzerinde bir uzman olarak ABD Kongresinden önce görüş sundu ve Birleşmiş Milletler İklim Değişikliği Hükümetler Arası Panelinin lider bilim insanı oldu O, aynı zamanda, Doğayı Koruma, Dünya Doğal Hayatı Koruma Vakfı ve Ulusal Yaban Hayatı Federasyonu gibi doğanın korunmasıyla ilgili birçok gruba tavsiyelerde bulundu. Lisans ve doktora derecelerinin her ikisini de Austin'deki Teksas Üniversitesinden aldı; O, şu anda aynı üniversitede bulunan Biyoloji Bölümünde Doçent olarak çalışmaktadır.

Sizin özellikle ekoloji olmak üzere bilim içine girmenize ne neden oldu?

Annem, jeoloji ve botanik çalışmıştı; o, ormanda ya da dağlarda yürüyüşe başlarken mümkün olduğu kadar beni yanına alır, bana her kayanın, her bitkinin ve her kuşun ne olduğunu anlatırdı. O, yanında alan kılavuzlarının hepsini bulundururdu ve eğer bazı şeyleri bilmezse birlikte kılavuzlara bakardık. Bu yüzden doğa beni büyüleyecek bir şeydi. Evin dışarısında doğada olmayı sevdim; kamp yapmayı sevdim; yürüyüş yapmayı sevdim.

Buna karşın, lisedeyken, toplum için yararlı bir şeyler yapmayı gerçekten istediğimi hissettim; böylece tıp doktoru olmaya karar verdim. Lisan öğrenimim boyunca son sömestre kadar tıp-öncesi öğrencisiydim; ve bazı bağımsız araştırma projelerinden dolayı fikrimi değiştirdim. Bir tane bal arıları üzerine ve bir tane de primatlar üzerine proje yaptım. Ondan sonra, mezuniyet öncesindeki yaz mevsiminde Kaliforniya dağlarına gittim ve yazın kelebeklerle çalıştım. Bu noktada kendi kendime sordum, "bunu yapmak için para alabilir miyim? Yılın üç ayında dışanda, yani burada olmak, varken tüm gün ya da her gün ofiste ya da hastanede oturmak istemiyordum." Bundan dolayı son sömestre için planımı değiştirdim. Yaşamımın geri kalan kısmında dağlarda araştırma yapmak istedim.

Kolej hakkını ne yaptınız?

Ara verdim ve araştırma teknisyeni olarak çalıştım. Birkaç yıl sonra -yeterince ferahlandıktan sonra- mezun olacağım okula girmeye hazırdım. Ben bir üniversite öğrencisi olarak yaptığımız araştırmayı takip edip kelebeklerin ekolojisi ve evrimi üzerinde çalışmaya teknisyen olarak devam ettim. Fakat bu araştırmayı yapmak ve onun kendi projeniz olmadığını bilmek sinir bozucu olabiliyordu; en çok ilgilendiğiniz şeyin peşinden gerçektende koşamıyorsunuz. Sadece maaş için değil, heyecan ve memnuniyet duyarak çalışma yapmak istedim.

Yüksek lisans sırasında araştırma konunuz neydi?

Ekoloji, evrim ve davranış. Kosta Rika'da, yani tropiklerde, çalışmaya başladım ve halen daha kelebeklerle onların konak bitkileri arasındaki etkileşimleri çalışıyorum. Böylece tema hala oradaydı. Fakat, yeni sistemi öğrenmeye hazırdım; ve tropikler, bir biyolog için kesinlikle inanılmazdır. Kaliforniya dağlarında çalıştığınız zaman, kelebek türlerini yaklaşık 15 dakika içerisinde tanırsınız; zira onlardan sadece bir düzine vardır. Kosta Rika'ya gittiğiniz zaman, gördüğünüz her şey, yeni bir türdür; gün içerisinde düzinelerce görürsünüz. Bu inanılmaz bir şeydir. Ben orada bir proje başlattım ve bunu Teksas'ta geliştirdiğim kelebek kolonisi çalışmasıyla birleştirdim. Laboratuvarda küçük bir tropikal seraya ve nemlendiriciye sahiptik.

Fakat siz, çalışmanızı ılıman bölgelerdeki kelebeklere döndürdünüz?

Kesinlikle tropiklere aşıktım; fakat, orada çok hasta oldum. Onun için geri dönerek ılıman bölgedeki araştırmayı yapmaya başladım. İklim değişikliğini çalışmaya başladığım zaman, gerçekten iyi tutulmuş olan tarihsel kayıt gereksinimi beni Avrupa'daki bölgeleri çalışmaya sevk etti. Şimdi Avrupa Alplerini ve Pireneleri çalışmaktayım; İsveç ve Finlandiya'yı da bilmek istiyorum. Alplerdeki benim çalışma istasyonum, Fransa Bisiklet Turu yolundan sadece birkaç yüz metre uzaklıktadır.

Kelebekler, iklim değişikliği çalışması için niçin kullanışlıdır?

Kişisel olarak kelebekleri inanılmaz derecede güzel bulmama ve bu konuda insanların çoğu benimle aynı fikirde olmasına karşın, onları çalışmamın ana nedeni bu değildir. Özellikle iklim değişikliği çalışılırken onların böylesine çok önemli olmasının nedeni, onların iklimdeki çok küçük değişikliklere son derece duyarlı olmalarıdır. İklim, hem böceklerin ve hem de onların konak bitkilerinin gelişim zamanlarını etkiler; ve iklimdeki değişiklikler, etkileşen türler arasındaki senkronizasyonu değiştirebilir. Türler, belirli iklimsel aralıkta kalmak için kendi yayılış alanlarını ayarlarlar; ve böylece değişikliğin belirteçleri olarak işlev görürler.

Onlar yayılış alanlarını değiştirdiklerinde buna hangi populasyonların cevap verdiğini tam olarak bilmeyiz. Bu sadece yıllık sıcaklık demek değildir. Bazı şeyler çok daha karmaşıktır; muhtemelen kar yağışının, ani sıcaklık artışlarının ve diğer beklenmedik olayların zamanlaması, herhangi bir yıl içerisindeki kelebek populasyonunun nasıl iyi olacağını etkiler. Eğer bu ekstrem olaylar birkaç yıl sıralanacak olursa, bunlar iyi yöndeyse populasyonlar patlarcasına artış gösterirken eğer tersiyse ortadan kalkacaktır. Biz şimdi, belirli bir eşik değerin üstünde sıcaklığa sahip, birbirini izleyen günlerin sayısında çok küçük değişikliklerin olmasının, onların yaşamını nasıl etkileyebildiğini anlamaya başlamış durumdayız.

Bir yıl çalışma istasyonumuza vardığımızda, kar yığınının gerçektende hafif olduğunu saptadık. İstasyon, 8000 feet yükseklikte olmasına rağmen, kar, Nisan ayının başında –gerçektende erken- erimişti ve sıcaklıklar alışılmadık şekilde sıcaktı. Bizim üzerinde çalıştığımız kelebekler (*Euphydryas editha*), ilk uçuş sezonunu Haziran yerine Nisan olmak üzere iki ay erken başlattı. Fakat bitkiler bu alışılmadık hava koşullarına cevap vermemişti ve halen uykudaydı. Onun için kelebekler geldiğinde onların kullanabileceği nektar yoktu ve onlar öldü. Ben yamaç ve tepe üzerinde turuncu lekeler belirdiğini gördüğümü hatırlıyorum. Daha yakına gittiğim zaman, lekelerin ölmüş kelebekler olduğunu saptadım. Onlar kokonlarından çıkmıştı, fakat beslenmeleri için hiçbir şey yoktu.

Böylece, kelebekler iklim değişikliği için ilk uyarı sinyali midir?

Kesinlikle doğru; fakat sinyali anlamak için uzun yıllar boyunca kayıtlar tutmanız gerekir. Örneğin, İsveç'te, Finlandiya'da ve Britanya'da 140 yıldan beri her yıl izlenen istasyonlar vardır. Ben size, kendim ya da başka kelebek araştırmacılarının yaklaşık son 40 yıldır her yıl çalıştığından bahsettim. Paul Ehrlich, *Euphydryas editha* kelebeği ile ilk kez 1950'li yılların sonunda çalışmaya başladı; o, bu türün yıllık iklim değişkenliğine, sıcaklık ve yağış miktarındaki değişikliklere nasıl duyarlı olduğunu kaydetti. Benim kocam olan Mike Singer, 1960'lı yıllarda Ehrlich'in denetimi altında doktora tezinde *Euphydryas editha* kelebeğini çalıştı ve iklim değişikliğine karşı duyarlılık hakkında daha fazla kanıt buldu. Bu, küresel ısınmanın farkına varılmadan çok uzun süre önceydi. Ben 1980'li yıllarda kelebeklerle çalışmaya başladığım zaman, aynı şeyleri buldum; en dramatik örnek korkunç bir yalancı baharda tüm kelebeklerin ölmesiydi. Böylece bu kelebeklerin iklim değişikliklerine karşı duyarlılığı, 50 yıl devam eden araştırma süresince belgelenmiştir. Tüm kelebekler, iklim değişikliğine karşı duyarlıdır; fakat *Euphydryas editha*, özellikle duyarlıdır.

Sizin kelebek verilerinizin iklimsel değişikliğin zaten meydana gelmiş olduğunu gösterdiğini ilk nasıl anladınız?

İklimsel değişikliğin benim kelebeğimi etkileyebildiğini göstermek için, benim verilerimin çok kompleks analizini yapmam gerektiğini bekledim; yani, farklı tüm kelebeklerin ve onların yayıldıkları yerlerin ayrımının yapılması ve iklimin hangi bakımlardan her yıl kelebekleri etkilediğinin ortaya çıkartılması gibi. Örneğin, kıyı kelebeklerinin dinamikleri, onların konak bitkileri gelişsin diye kış yağışları tarafından tahrik edilebilir. Fakat ben verileri bir araya getirdiğim zaman kocama dedim ki "Benim burada gerçektende basit olan bazı şeyler elde ettiğimi biliyorsun. Bana öyle geliyor ki güneydeki kelebeklerin soyu tükeniyor ve kuzeydekiler gerçekten iyiler. Aynı zamanda düşük yükseltidekiler yok oluyorlar ve yüksek yükseltilerdekiler ise daha iyi durumdalar. Ben, kelebeğin yayılış aralığını değiştirdiğini düşünüyorum."

İklimsel değişiklikten ve diğer çevresel problemlerden dolayı ne çeşit türler daha fazla risk altındalar?

Her yerde yaşayan yaygın türler hakkında çok fazla endişeli değiliz. Daha küçük alanlarda yayılış gösteren nadir türler en fazla risk altındadır. Bizim koruma programlarımızın kaç tanesinin bir alanı habitat olarak koruyabilmeye dayandırıldığını düşünün. İstilacı türler mevcut olduğu sürece ve diğer tehlikeler nedeniyle, ekseriyetle korumak amacıyla oluşturulmuş alanın devamlılığını sağlayabilirsiniz. İklimsel değişiklik, bunların tümünü değiştirir. Sizin korumanız, birdenbire, iklimsel olarak uygun olmayabilir. Böylece, korumanızdaki bir tür yok olabilir; ve koruma alanının dışında sahip olduklarınız mısır tarlaları ve düzensiz kentleşmiş alanlardır. Gelecekte türü nereye koyacaksınız?

"Bu kelebeklerin iklim değişikliklerine karşı duyarlılığı, 50 yıl devam eden araştırma süresince belgelenmiştir ."

Dünyadaki canlı çeşitliliğini çalışmak ve korumak niçin önemlidir?

Canlı çeşitliliğinin önemli olmasının benim için iki nedeni vardır. Birincisi, bunun bir manevi yönü vardır. Türler önemlidir; çünkü bize bu dünyada yaşayacağımız zemini vermektedirler; onlar bizi, hayatın geri kalanına bağlar. Fakat canlı çeşitliliği, farklı türlerin sağladığı hizmetlerden dolayı da önemlidir. Bitkiler ve mikroorganizmalar, solunabilir hava üretirler, göllerimizi ve akarsuları temizlerler; yabanıl hayvanlar ve bitkiler, besin sağlar ve sağlıklı ürünler için yeni genler tedarik eder. Biz bu şeylerin bize sağlanması için şehirlerin dışındaki alanlara güveniyoruz.

İklim değişikliği üzerine yapılan araştırmalar için ekolojide cevaplanmamış bazı önemli sorular nelerdir?

Genellnde iklim değişikliği konusu, olayların nereye gittiğini yeterince iyi cevaplayacak kadar tamı tamına bilemediğimiz bir alandır. Arktik'te meydana gelen süreçlerden oldukça eminiz –örneğin, denizdeki buzlar eriyor. Ancak tropiklerde gerçektende ne olduğunu anlamıyoruz. Dünya ısındıkça tropik yağmur ormanları genişleyecek mi, ya da birkaç modelin öngördüğü gibi ekvatorda ekstrem iklimler mi ortaya çıkacak, ya da Amazon yağmur ormanları kuruyacak mı? Başka yüz yıllarda mercan resiflerine sahip olacak mıyız? Ya da onlar, tüm bir ekosistem olarak gözden kaybolacak mı? Böyle süreçlerin hangi noktada ortaya çıkabileceğini ve durdurulması mümkün olduğunu bilmiyoruz.

Ekolojide kariyer yapmayı düşünen bir öğrenciye ne söylemek istersiniz?

Üniversiteye giren birçok biyoloji öğrencisi, tıp ya da biyoteknoloji ile ilgilenir. Çoğunlukla son sınıfa gelinceye kadar ekolojinin böylesine ilginç olduğunu anlamazlar. Sınıfa kariyer dersini verdiğimde öğrencilere tüm kariyerler hakkında bilgi veririm, ekolojide ve çevre bilimlerinde kariyer yapabileceklerini söylerim. Çoğu öğrenci, ne kadar seçme şansı olduğunu anlamaz. Ziraat Bölümü, Çevre Koruma Birimi, Balıkçılık ve Yaban Hayatı Servisleri gibi devlet kuruluşlarında çalışabilirsiniz. Her eyalet, iyi yetişmiş biyologa gereksinim duyan farklı doğal kaynak kuruluşlarına sahiptir. Dünya Sağlık Örgütü gibi uluslar arası gruplarla da çalışabilirsiniz. Fakülte öğretim üyesi olmanın ötesinde birçok yararlı fırsat vardır.

Ekoloji, genel toplum için niçin önemlidir?

Benim laboratuvarımda yürütülen tıp öncesi bir lisans çalışması, Barton akarsuyundaki semender üzerine bu yaz döneminde gerçekleştirilen ekoloji projesidir. Ben çalışmayı yapan öğrenciye, insan sağlığı ile ekoloji arasında bağlantı görebildin mi diye sordum; ve o dedi ki "Evet, insanlar temiz suya gereksinim duyar, bu semender de öyle; onun için semenderi doğada sağlıklı tutmak bizi de sağlıklı kılar." Sağlık bilimlerinde birilerine verilmiş olan yaz dönemi arazi çalışması beni heyecanlandırdı; sağlıklı olmamız için sağlıklı çevreye sahip olmamız gerekir. Ekologlar, çevre sağlığının iklim değişikliğiyle, arabalardan gelen azot kirliliği ile ve insanların yapması sonucunda çevreyi etkileyen diğer şeylerle ilişkisini çalışan insan gruplarından sadece biridir. Bu değişiklikler, hangi özgül etkilere sahiptir? Ekologlar, bu önemli sorulara cevap veren bilim insanlarıdır.



Camille Parmesan (ortada) Rob Jackson (solda) ve Jane Reece ile birlikte

52

Ekolojiye Giriş ve Biyosfer



▲ **Şekil 52.1 Bu kurbağanın yaşam sürmesini neler tehdit ediyor?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

52.1 Dünyanın iklimi, enleme ve mevsime bağlı olarak değişir ve hızlıca değişiyor

52.2 Karasal biyomların yapısı ve dağılımı, iklim ve bozunum tarafından kontrol edilir

52.3 Sucul biyomlar, çeşitlilik gösteren dinamik sistemler olup yeryüzünün çoğunu kaplar

52.4 Canlılar ve çevre arasındaki etkileşimler, türlerin dağılımını sınırlar

GENEL BAKIŞ

Ekolojiyi Keşfetmek

Justin Yeager, Delaware Üniversitesinde lisans öğrencisiyken yaz tatilini Kostarika'da geçirdi; O, her zaman, tropikal yağmur ormanlarını görmek ve İspanyolcasını denemek istemişti. Karşılık olarak, O, alaca kurbağayı (*Atelopus varius*) yeniden keşfetti; bu türün, bir zamanlar yaşadığı Kostarika ve Panama'nın dağlarındaki yamaçlarda ortadan kalkmış olduğu düşünülmekteydi (**Şekil 52.1**). 1980'li ve 1990'lı yıllar boyunca, bilinen 82 alaca kurbağa türünün kabaca üçte ikisi ortadan kalktı. Bilim insanları bu ortadan kalkma olaylarının büyük çoğunluğuna, *Batrachochytrium dendrobatidis* (bakınız Şekil 31.26) isimli bir chytrid mantar türünün yol açtığı hastalığın katkı yaptığını düşündüler. Bu mantar, yağmur ormanında, kısa sürede çok iyi bir şekilde niçin gelişti? Küresel ısınmayla birlikte ortaya çıkan bulutlu günler ve sıcak geceler, görünüşte, bu mantarın başarısı için ideal çevresel koşullar yaratmıştır. Yeager tarafından 2009 yılında bulunan türün, 100'den daha az sayıda bireyden oluşmuş yaşayan tek bir populasyonu vardı.

Alaca kurbağaların coğrafik yayılışını, hangi çevresel faktörler sınırlar? Onlara yiyecek sağlanmasındaki değişiklikler ya da patojenler gibi diğer türler ile etkileşimler, onların populasyon büyüklüklerini nasıl etkiler? Bunlara benzer sorular, canlılar ve çevreleri arasındaki etkileşimlerin bilimsel olarak çalışıldığı **ekolojinin** (Yunancadan *oikos*, ev, ve *logos*, çalışma demek) konusudur. Ekolojik etkileşimler, hiyerarşik ölçekte olur; onun için, ekologların çalışma konusu, tek bir organizmadan küresel boyuta kadar değişkenlik gösterir (**Şekil 52.2**).

Ekolojinin kökleri, bizlerin insan olarak diğer organizmalar hakkında yapmış olduğumuz gözlemlere uzanır. Aristo ve Darwin'in de aralarında yer aldığı doğa bilimciler, canlılar dünyası üzerinde uzun süre çalışmışlar ve gözlemlerini kaydetmişlerdir. Bununla birlikte, modern ekoloji, gözlemden daha çok şey içerir. Ekoloji, geniş biyoloji bilgisine gereksinim duyan, ciddi deneysel yönü olan bir bilim dalıdır. Ekologlar hipotezler kurarlar, çevresel değişkenler üzerinde oynarlar ve sonuçları gözlemlerler. Bu ünitede, birçok ekolojik deney örneği ile karşılaşacaksınız; bu deneylerin karmaşık sorunları, ekologları, deney dizaynlarında ve istatistiksel verilerin yorumlanmasında yenilikler yapmaya zorlamıştır.

Ekoloji alanının anlaşılması için kavramsal bir çerçeve sağlamasına ilave olarak, Şekil 52.2, bizim son ünitemiz için organizasyonla ilgili bir çerçeve sağlar. Bu bölümde, ilk olarak Dünya'nın iklimini, iklimin önemini, karalarda ve okyanuslardaki ana yaşam kuşaklarının yerleşimini belirleyen diğer fiziksel faktörleri inceleyeceğiz. Daha sonra, bireysel türlerin dağılımını ve yoğunluğunu kontrol eden faktörleri ekologların nasıl belirlediklerini gözden geçireceğiz. Gelecek üç bölümde, bozulmuş ekosistemleri restore etmek için uygulanan yaklaşımlar dahil olmak üzere populasyon, komünite ve ekosistem ekolojileri ayrıntılı olarak incelemektedir. Son bölümde, koruma biyolojisi ve küresel ekoloji incelenmektedir; bu bölümlerde ekologlar, biyolojik bilgi birikimini, insan aktivitelerinin küresel sonuçlarını tahmin etmede ve Dünya'daki biyoçeşitliliğin korunmasında nasıl uyguladıklarını göreceğiz.

KAVRAM **52.1**

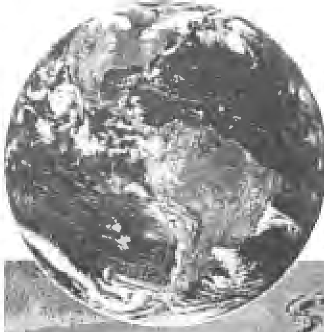
Dünyanın iklimi, enleme ve mevsime bağlı olarak değişir ve hızlıca değişiyor

Canlıların karalarda ve okyanuslardaki yayılışını etkileyen en önemli şey **iklimdir**; iklim, bir alanda uzun süre hüküm

▼ **Şekil 52.2**

İnceleme Ekolojik Araştırmanın Amacı

Ekologlar, bireysel organizmalardan gezegene kadar uzanan biyolojik hiyerarşinin farklı düzeylerinde çalışırlar. Biz burada, hiyerarşinin her bir düzeyi için basit araştırma soruları sunmaktayız.



Küresel Ekoloji

Biyosfer, küresel ekosistemdir- gezegenin tüm ekosistemleri ve çoklu karasal ekosistemlerin toplamıdır. **Küresel ekoloji**, bölgesel enerji ve madde alış-verişlerinin organizmaların biyosferdeki yayılışını ve işlevlerini nasıl etkilediğini inceler.

◄ Okyanuslardaki sirkülasyon, kabukluların küresel boyuttaki dağılımlarını nasıl etkiler?



Çoklu Karasal Ekosistemler Ekolojisi

Çoklu karasal ekosistemler (ya da çoklu denizel ekosistemler), birbirleriyle bağlantılı ekosistemlerin bir mozaiğidir. Çoklu karasal ekosistemler üzerindeki araştırmalar, çoklu ekosistemler arasındaki enerji, materyal ve organizma alışverişini kontrol eden faktörler üzerinde durur.

◄ Irmağın kenarında yer alan ağaçlar, hayvanlar için yayılma koridoru olarak hangi boyutta hizmet eder?



Ekosistem Ekolojisi

Ekosistem, bir ortamdaki canlı komüniteleri ve bu canlılara etkileşim içerisinde olan fiziksel faktörlerdir. **Ekosistem ekolojisi**, canlılar ve çevre arasındaki enerji akışı ve kimyasal döngü üzerinde durur.

◄ Ilıman kuşak çayır ekosistemlerinde fotosentetik verimliliği, hangi faktörler kontrol eder?



Komünite Ekolojisi

Komünite, bir alandaki farklı türlerin populasyonlarının oluşturduğu gruptur. **Komünite ekolojisi**, komünite yapısını ve organizasyonunu etkileyen avlanma ve rekabet gibi türler arasındaki etkileşimlerin nasıl olduğunu inceler.

◄ Bir ormanı meydana getiren türlerin çeşitliliğini hangi faktörler etkiler?



Populasyon Ekolojisi

Populasyon, bir alanda yaşayan aynı türün bireylerinin oluşturduğu bir gruptur. **Populasyon ekolojisi**, populasyon büyüklüğünü etkileyen faktörleri analiz eder ve populasyonun zaman içerisinde nasıl ve niçin değiştiğini inceler.

◄ Çekirgelerin üreme hızını hangi çevresel faktörler etkiler?

Organizma Ekolojisi

Fizyolojik, evrimsel ve davranışsal ekoloji alt disiplinlerini kapsayan **organizma ekolojisi**, organizmaların yapısının, fizyolojisinin ve davranışının organizmanın çevresi tarafından yaratılan zorlukları nasıl karşıladığıyla ilgilidir.

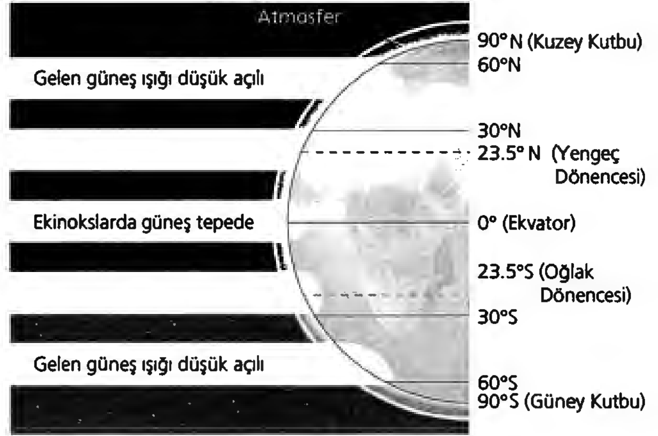
◄ Çekiç başlı köpekbalığı çiftleşeceği eşini nasıl seçer?

▼ **Şekil 52.3**

İnceleme Küresel İklim Modelleri

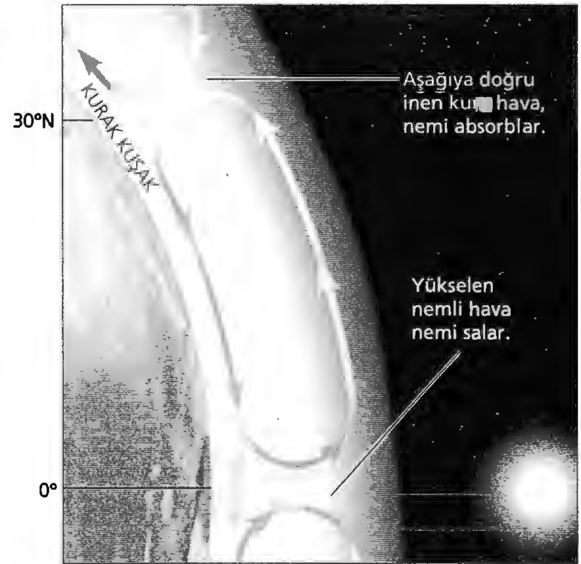
Güneş Işığı Yoğunluğunda Enlemsel Varyasyonlar

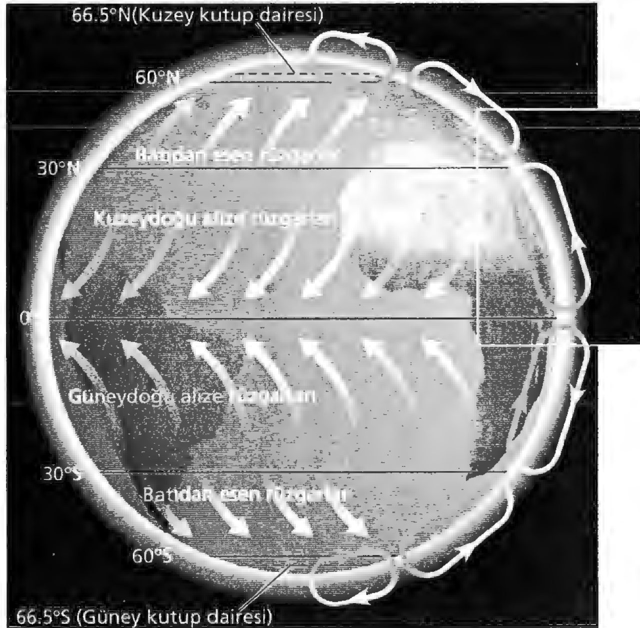
Dünya'nın kavisli biçimi, güneş ışığı yoğunluğunda enlemsel varyasyonlara neden olur. Güneş ışığı **tropiklere** (23.5° kuzey enlemi ve 23.5° güney enlemi arasındaki bölgeler), daha doğrudan (dik) çarptığından birim yüzey alan başına daha fazla ısı ve ışık bırakır. Daha yüksek enlemlerde güneş ışığı Dünya'ya eğik açıyla çarpar; böylece, ışık enerjisi Dünya'nın yüzeyine daha fazla nüfuz eder.



Küresel Ölçekte Hava Sirkülasyonu ve Yağış Modelleri

Ekvatorun yakınındaki yoğun güneş radyasyonu, hava sirkülasyonu ve yağışın küresel modellerinin ortaya çıkmasına önayak olur. Tropiklerdeki yüksek sıcaklıklar Dünya'nın yüzeyinden suyun buharlaşmasına ve hava kütlelerinin ısınıp nemlenmesine ve yükselerek (mavi oklar) kutuplara doğru akmasına neden olur. Yükselen hava kütleleri, içerdiği suyun çoğunu salarak tropikal bölgelerde yoğun yağışlar meydana getirir. Yüksek irtifalardaki artık kuru olan hava kütlesi, 30° kuzey ve güney enlemleri civarında yeryüzüne doğru inerken karalardan nem absorblar ve bu enlemlerde yaygın olan çöllerin gelişmesine yol açan kurak iklimi yaratır. Aşağı doğru inen havanın bir kısmı, daha sonra kutuplara doğru akar. 60° kuzey ve güney enlemleri civarında hava kütleleri tekrar yükselir ve yoğun yağış bırakır (tropiklerdekinden daha az olmasına karşın). Daha sonra soğuk ve kuru olan havanın bir kısmı yükselerek kutuplara doğru akar ve kutuplarda bu hava aşağıya doğru iner ve geriye ekvatora doğru akarken nemi absorblar. Sonuçta, kutup bölgelerinin nispeten yağmursuz ve çok sert soğuk iklimleri ortaya çıkar.





Dünya'nın yüzeyine yakın olan hava akımı, tahmin edilebilen küresel rüzgar modellerini yaratır. Dünya, kendi ekseni etrafında döndüğünde ekvatora yakın olan karalar, kutuplardakinden daha hızlı hareket eder ve yukarıda görüldüğü gibi rüzgarları dikey yollarından saptırarak sol tarafta görüldüğü gibi daha doğuya ve daha batıya doğru akış yaratır. Soğuk alize rüzgarları, tropiklerde doğudan batıya doğru eser; egemen olan batı rüzgarları ılıman kuşakta batıdan doğuya doğru eser. Ilıman kuşak bölgeleri, Yengeç Dönencesi ve Kuzey Kutup Dairesi arasında kalan bölge ve Oğlak Dönencesi ve Kuzey Kutup Dairesi arasında kalan bölgedir.

süren hava koşulları demektir. Sıcaklık, düşen yağış miktarı, güneş ve rüzgar gibi dört fiziksel faktör, iklimin özellikle önemli ögeleridir. Bu bölümde, iklim modellerini iki ölçekte inceleyeceğiz: küresel, **makroklima** denen bölgesel ve çoklu karasal ekosistemlerde hüküm süren iklim ve **mikroklima** denen, yere düşmüş ağaç gövdeleri altındaki mikrohabitatta yaşayan organizma komünitelerinin karşılaştığı çok özel lokal iklim. İlk önce Dünyanın makroklimasını gözden geçirelim.

Küresel İklim Modelleri

Küresel boyuttaki iklim modelleri, büyük ölçüde, güneş enerjisi girdisi ve Dünya'nın uzaydaki hareketi tarafından belirlenir. Güneş, atmosferi, karasal ortamları ve suyu ısıtır. Bu ısınma olayının oluşturduğu sıcaklık değişiklikleri, hava ve su hareketi döngüleri ve suyun buharlaşması, iklimde enleme bağlı olarak ortaya çıkan çarpıcı değişikliklerden sorumludur. **Şekil 52.3**, Dünya'nın iklim modellerini ve onların nasıl oluştuklarını özetlemektedir.

İklim Üzerindeki Bölgesel ve Yöresel Etkiler

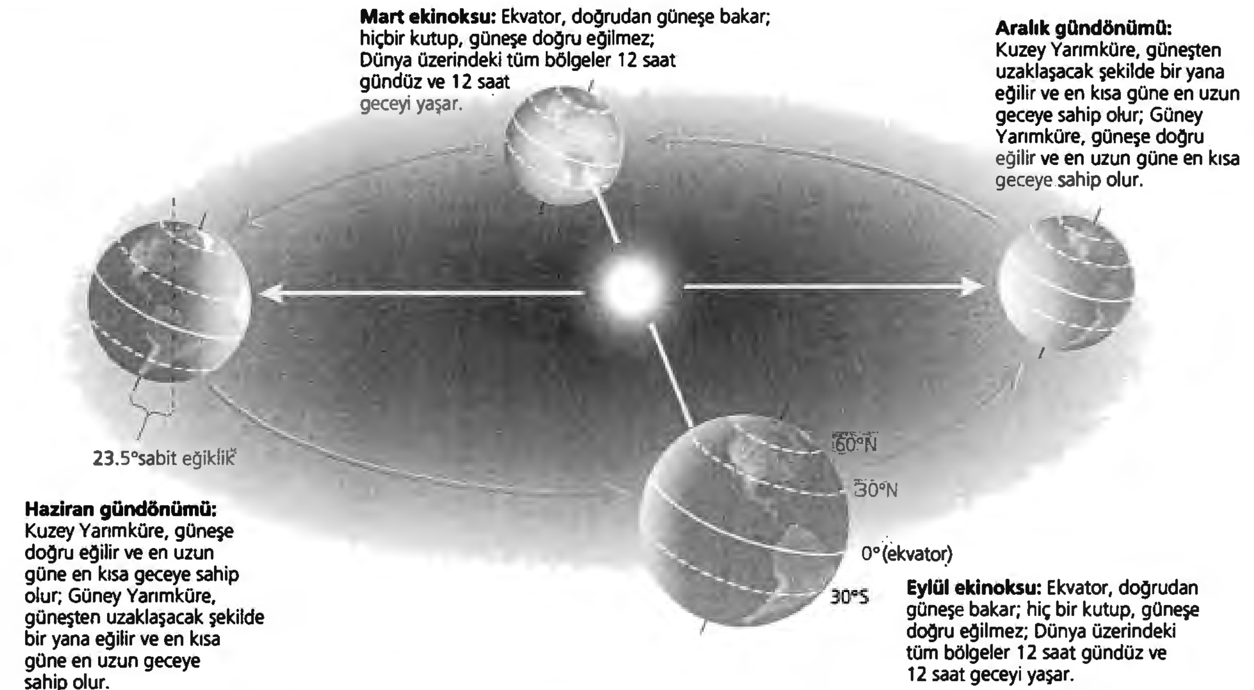
İklimsel modeller, aralarında iklimdeki mevsimsel varyasyon, büyük su kütleleri ve dağ sıraları gibi faktörlerin bulunduğu birçok faktör tarafından değiştirilebilir. Bu faktörlerin her birini daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

Mevsimsellik

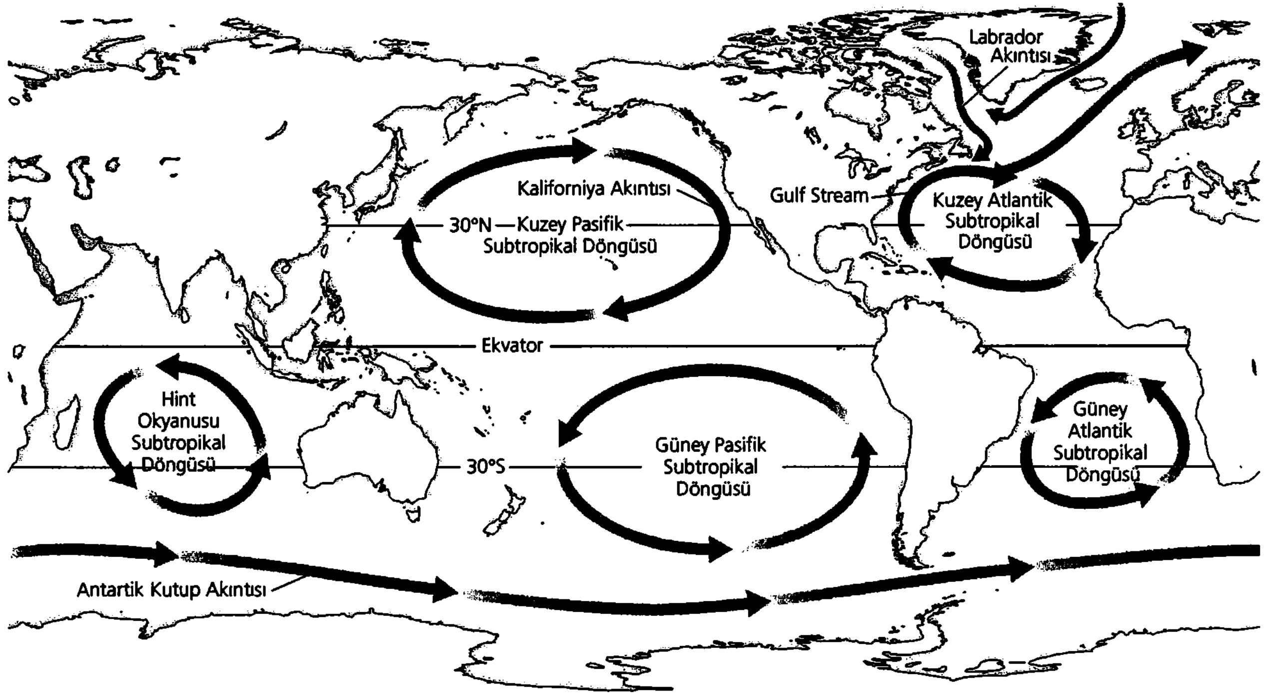
Şekil 52.4'de açıklandığı gibi, Dünyanın eğik olan dönme ekseni ve güneşin çevresindeki yıllık hareketi, yüksek enlemlerin orta bölgelerinde kuvvetli mevsimsel döngülere neden olur. Gün uzunluğunda, güneş radyasyonunda ve sıcaklıktaki bu küresel değişikliklere ilave olarak güneşin yıl boyunca değişen açısı, lokal çevreleri etkiler. Ekvatorun her bir yanındaki yağmurlu ve kurak hava kuşakları, güneşin değişen açısı ile hafif kuzeye doğru ve güneye doğru yer değiştirir; bu olay, yaprak döken tropikal ormanların geliştiği yerler olan 20° kuzey ve 20° güney enlemleri etrafında, belirgin olarak yağmurlu ve kurak mevsimleri meydana getirir. Ayrıca rüzgar tarzlarındaki mevsimsel değişiklikler, okyanus akıntılarını değiştirir; bu, bazen derin okyanus tabakalarındaki soğuk suyun yukarıya doğru çıkmasına yol açar. Böylece, besin maddeleri bakımından zengin olan bu su, yüzeye yakın olarak yaşayan fitoplanktonların ve onlarla beslenen organizmaların gelişimini uyarır.

Su Kütleleri

Okyanus akıntıları, karalardan geçen hava kütlelerini ısıtmak ya da soğutmak suretiyle kıtaların kıyıları boyunca, iklimi etkiler. Kıyı bölgeleri, aynı enlemde yer alan iç kesimlerdeki alanlardan genellikle daha nemlidir. Kuzey Amerika'nın batı sınırları boyunca güneye doğru akan soğuk Kaliforniya akın-



▲ **Şekil 52.4 Güneş ışığının şiddetindeki mevsimsel varyasyonlar.** Dünya'nın, kendi ekseni üzerinde, bir yana doğru kalıcı olarak eğik olması, gezegen, güneşin etrafında dolanırken solar radyasyonunun şiddeti mevsimsel olarak değişir. Bu değişiklik, tropiklerde en küçüktür ve kutuplara doğru artış gösterir.



▲ **Şekil 52.5 Okyanuslarda yüzey suyunun küresel boyuttaki akıntıları.** Su, ekvatorda ısınır ve kutuplara doğru olacak şekilde kuzeye ve güneye doğru akar ve orada soğur. Şekil 52.3'deki alize rüzgarlarının yönü ve döngülerdeki suyun yönü arasındaki benzerliklere dikkat ediniz.

tısı tarafından meydana getirilen soğuk ve sisli iklim, kıtanın Pasifik kıyısının çoğu kısmı boyunca yer alan kozalaklı yağmur orman ekosistemini ve daha güneydeki büyük kırmızıağaç ormanını destekler. Buna zıt olarak, kuzey Avrupa'nın batı kıyısı, ekvatordan Kuzey Atlantik'e akan Gulf Stream sıcak su akıntısından dolayı ılıman iklime sahiptir (**Şekil 52.5**). Sonuç olarak kuzeybatı Avrupa, kış boyunca, daha güneyde yer alan fakat Grönland kıyılarından güneye doğru akan Labrador Akıntısı tarafından soğutulan güneydoğu Kanada'dan daha sıcaktır.

Suyun özgül ısısı yüksek olduğundan (bakınız Bölüm 3), okyanuslar ve büyük göller, yakınındaki karaların iklimine göre daha ılıman olma eğilimindedir. Sıcak bir günde, karalar sudan daha sıcak olduğunda, karaların üzerindeki hava ısınır ve yükselir ve sudan karaların üzerine doğru serin meltem rüzgarının gelmesine yol açar (**Şekil 52.6**).Bunun tersine, geceleyin, karalar üzerindeki havanın sıcaklığı suyun üzerindeki havanın sıcaklığından çok daha çabuk düştüğünden, şimdi karadakine göre daha sıcak olan suyun üzerindeki hava yükselir ve karalar üzerindeki daha soğuk havayı su üzerine doğru çekerek bu havayı açık denizden gelen daha sıcak hava ile değiştirir. Bununla birlikte, iklimin bu şekilde lokal olarak ılımanlaştırılması, kıyılarla sınırlı kalabilir. Güney Kaliforniya ve güneybatı Avustralya gibi bölgelerde, yaz mevsimindeki soğuk ve kuru okyanus esintileri, karalarla temas ettiği zaman hemen birkaç kilometre iç kesimlerde nem absorblayarak sıcak ve kurak iklim yaratmaktadır (bakınız Şekil 3.5). Bu iklim tarzı, Akdeniz çevresinde de görülür ve bu nedenle *Akdeniz iklimi* adı verilir.

Dağlar

Büyük su kütleleri gibi dağlar havanın karalar üzerinden akışını etkiler. Sıcak ve nemli olan hava bir dağa yaklaştığı zaman yükselir ve soğur, nemini, alanın rüzgar yönündeki tarafında bırakır (bakınız Şekil 52.6). Dağın rüzgar altı tarafı üzerine daha soğuk ve kuru hava iner; bu hava ortamdaki nemi absorblar ve "yağmurun maskelenmesine yol açar". Bu rüzgar altı yağmur maskelenmesi olayı, birçok çölün bulunduğu yerleri saptar; bu çöller arasında, Great Havzası ve Kuzey Amerika'nın batısındaki Mojave Çölü, Asya'nın Gobi Çölü, bazı Karayıp adalarının güney batı köşelerinde bulunan küçük çöller yer alır.

Dağlar, aynı zamanda, bir alana ulaşan güneş ışığı miktarını ve böylece lokal sıcaklığı ve yağış miktarını da etkiler. Kuzey Yarımküre'deki güneye bakan yamaçlar, kuzeye bakan yamaçlardan daha fazla güneş ışığı alır, onun için daha sıcak ve kuraktır. Bu fiziksel farklılıklar, lokal olarak türlerin dağılışlarını etkiler. Kuzey Amerika'nın batısındaki dağların çoğunda kuzey bakan yamaçları, ladin ağaçları ve diğer kozalaklı ağaçlar kaplar; oysa, güneye bakan yamaçların çoğunda çalılar ve kuraklığa dayanıklı bitkiler yaşam sürdürür. Ayrıca, yükseklikteki her 1000 m.lik artışta sıcaklık ortalama olarak yaklaşık 6 °C düşer; sıcaklığın bu şekilde düşmesi, enlemden



◄ **Şekil 52.6 Büyük su kütleleri ve dağların iklimi nasıl etkilediği.** Bu resim, sıcak bir yaz gününde ne olabileceğini göstermektedir.

880 km. uzaklaşıldığında meydana gelen sıcaklık değişimine eşittir. Bu, bir enlemdeki yüksek yüksekliklerdeki komünitelerin, ekvatordan çok uzakta ancak düşük yükseltilerde bulunan komünitelere benzer olabilmesinin bir nedenidir.

Mikroklima

Çevredeki birçok özellik, gölge yaratarak, topraktan buharlaşmayı değiştirerek ya da rüzgar şeklini değiştirerek mikroklimayı etkiler. Orman ağaçları, genellikle, altında kalan mikroklimayı ılımanlaştırır. Onun için, açık alanlar, tipik olarak ormanların iç kesimlerine göre sıcaklık bakımından daha büyük uç değerler yaşarlar. Çünkü, açık alanlar, güneş radyasyonunun büyük olması ve rüzgar akımları nedeniyle hızlı olarak ısınmakta ve soğumaktadır. Orman içerisinde, düşük yatak zemini yüksek zeminden ekseriyetle daha nemlidir ve farklı ağaç türleri tarafından işgal edilme eğilimindedir. Bir kütük ya da büyük bir taş, ekstrem sıcaklık ve nem değerlerini tamponlayarak semenderler, solucanlar ve böcekler gibi canlılara sığınak oluşturabilir. Yeryüzündeki her çevre, organizmaların lokal yayılışlarını etkileyen **abiyotik** faktörlerdeki küçük-ölçekli farklılıkların bir mozaiği tarafından karakterize edilir; cansız olan bu faktörler, sıcaklık, ışık, su, ve canlıların dağılışlarını ve bolluklarını etkileyen besin maddeleri gibi faktörlerdir. Bu bölümde daha sonra, **biyotik** faktörler denen tüm canlı faktörlerin –bir bireyin bulunduğu çevrenin bir parçası olan diğer canlılar- yeryüzündeki canlıların dağılışını ve bolluklarını nasıl etkilediklerini inceleyeceğiz.

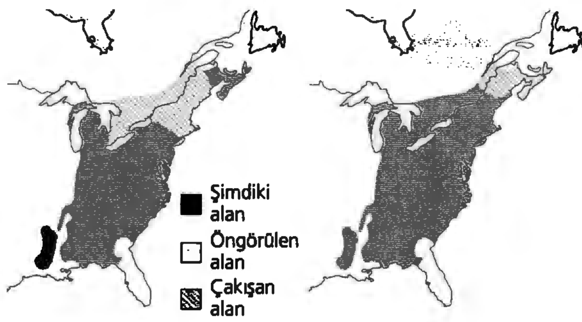
Küresel İklim Değişikliği

İklimsel değişkenlikler, çoğu bitkinin ve hayvanın coğrafik yayılış alanını etkilediğinden, Dünyanın iklimindeki büyük ölçekli herhangi bir değişiklik, biyosferi büyük ölçüde etkiler. Gerçi, böyle büyük ölçekli iklim "deneyi", halihazırda sürdürülmektedir; bu konuyu, Bölüm 56'da daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz. Fosil yakıtların yakılması, ormanların yok edilmesi, atmosferde karbon dioksit konsantrasyonunu ve diğer sera gazlarını artırmaktadır. Sonuç olarak, Dünya, 1900 yılından beri ortalama 0.8°C (1.4°F) ısınmıştır ve 2100 yılına kadar 1-6°C (2-11°F) kadar daha ısınacağı öngörülmektedir.

Gelecekteki iklimsel değişikliklerin coğrafik alanlar üzerindeki olası etkilerini tahmin etmenin bir yolu, son buzul çağının sona ermesinden beri ılıman bölgelerde meydana gelmiş olan değişikliklere bakmaktır. 16.000 yıl öncesine kadar, kıtasal buzullar, Kuzey Amerika ve Eurasia'nın çoğunu kapladı. İklim ısınıp buzullar geri çekilince, ağaçların yayılımları kuzeye doğru genişledi. Bu değişikliklerin ayrıntılı kaydı, göllerde ve gölcüklerdeki tortullar içerisinde yer alan fosil polenlerden elde edilmiştir. (Bölüm 38'den hatırlanacağı gibi rüzgar ve hayvanlar, bitki tohumlarını ve polenleri bazen çok uzak mesafelere yayabilir). Eğer araştırmacılar, canlıların günümüzdeki dağılımlarının iklimsel sınırlarını saptayabilirse, devam eden iklimsel ısınma ile bu dağılımların nasıl değişebileceğinin tahminini yapabilirler.

Temel soru, bu yaklaşım bitkilere uygulandığında iklim değişiklikleri ile birlikte her türün yayılış alanını kaydırmayı sürdürmek için tohumların yeterince hızlı yayılıp yayılamayacağıdır. Fosil polenler, ana bitkiden nispeten uzağa yayılan kanatlı tohuma sahip şeker akçaağacı (*Acer saccharum*) gibi türlerin son buzul çağı sonlandıktan sonra Birleşik Devletlerin kuzeydoğusuna ve Kanada'ya hızla yayıldığını göstermektedir. Buna zıt olarak, tohumları kanatlı olmayan *Tsuga canadensis* türünün yayılış alanının kuzeye doğru genişlemesi, uygun habitatlardaki kayma ile karşılaştırıldığında, yaklaşık olarak 2500 yıl ertelenmiştir.

Bitkiler ve diğer türler, bu yüzyıl için öngörülen çok daha hızlı ısınmaya ayak uydurabilecek mi? Ekologlar, bu soruyu, Amerikan kayını (*Fagus grandifolia*) için cevaplama girişiminde bulunmuştur. Onların modelleri, kayın ağacının yayılış alanının potansiyel kuzey sınırının, gelecek yüzyılda, 700-900 km kuzeye kayabileceğini ve güneydeki yayılış sınırının daha da kayacağını ileri sürmektedir. İki farklı iklim

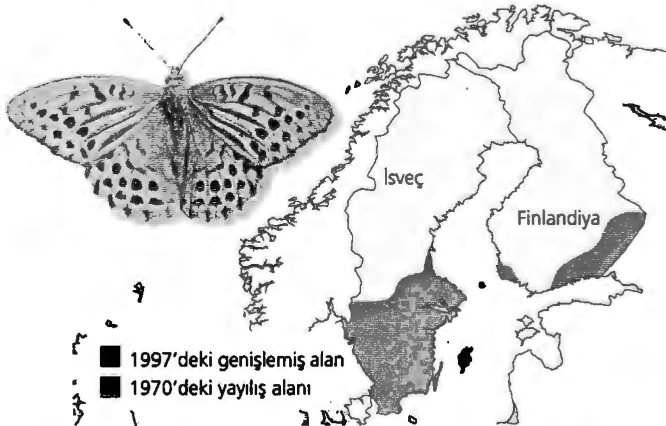


▲ **Şekil 52.7 Amerikan kayını için iki iklim değişim senaryosuna göre, şimdiki yayılış alanı ve öngörülen yayılış alanı.**

Her bir senaryodaki öngörülen alan, sadece iklimsel faktörlere dayandırılmıştır. Bu türün dağılımını başka hangi faktörler değiştirebilir?

değişikliği senaryosunda, bu türün şimdiki ve tahmin edilen coğrafik yayılış alanları **Şekil 52.7**'de gösterilmiştir. Eğer bu tahminler, yaklaşık olarak doğru olsa bile, kayın ağacının yayılış alanı, ısınan iklime ayak uydurarak her yıl 7-9 km kuzeye doğru kaymalıdır. Ancak, son buzul çağının sonundan beri kayın ağacı, her yıl sadece 0.2 km'lik bir hızla göç etmiştir. Yeni habitatlara gitmek için insan yardımı olmaksızın, Amerikan kayını gibi türler, çok daha küçük yayılış alanlarına sahip olacak ya da hatta yok olabilecektir.

Isınan dünya ile uyumlu tür dağılımındaki değişiklikler, çok iyi çalışılmış birçok karasal, denizel ve tatlısu organizma gruplarında şimdiden bellidir. Ekolog Camille Parmesan (bakınız ss. 1142-1143'deki röportaj), aralarında gümüş benekli kelebek (*Argynnis paphia*; bakınız **Şekil 52.8**) türünün de bulunduğu Avrupa kelebek türlerinin yayılış alanlarındaki değişiklikleri çalışmıştır. Parmesan ve arkadaşları, çalışılan 35 kelebek türünden 22'sinin kuzey yayılış sınırının, bazıları 1900 yılında tutulmaya başlamış kayıtlara göre, uzun bir zaman periyodu içerisinde, 35-240 km daha kuzeye kaymış olduğunu saptamışlardır. Ayrıca, diğer bilim insanları, *Neodenticula seminae* adı verilen Pasifik diyatom türünün, son zamanlarda, 800.000 yıllık süre içerisinde ilk kez Atlas Okyanusuna yerleşmiş olduğunu kaydetmiştir. Son on yılda, Arktik deniz buzları geri çekilince, Pasifikten gelen su akışındaki artış, bu diyatomları, çabucak yerleşmiş oldukları yer olan Kanada çevresine ve Atlantik içerisine sürüklemiştir. İklimsel değişiklikle karşı karşıya kalan birçok türün yer değiştirmesiyle ilgili gözlemler, türlerin dağılımını belirlemede iklimin önemini göstermektedir; bu konuyu sonraki bölümde inceleyeceğiz.



▲ **Şekil 52.8 İsveç ve Finlandiya'da bu gümüş benekli kelebeğin yayılış alanının kuzeye doğru genişlemesi.** Birçok Avrupa kelebeğinden biri olan bu kelebeğin kuzeydeki yayılış sınırları, son on yıl içerisinde daha kuzeye kaymıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 52.1

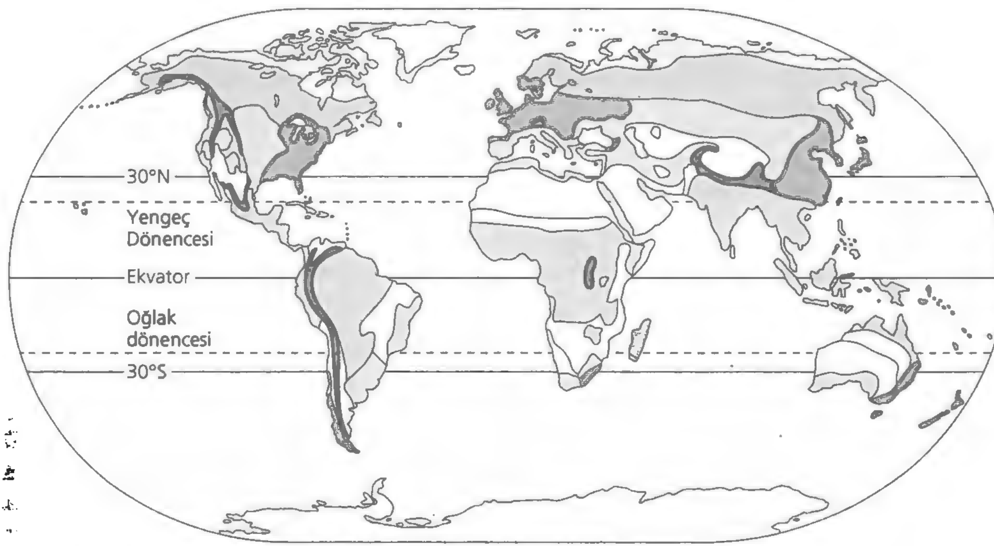
1. Güneşin Dünya'nın yüzeyini eşit olmayacak şekilde ısıtması, ekvatorun 30° kuzey ve güneyinde çöllerin gelişmesine nasıl yol açtığını açıklayınız.
2. Bitki dikilmemiş tarım alanı ve yakınındaki ağaçlık akarsu koridoru arasındaki mikroklimadaki bazı farklılıklar nelerdir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Son buzul çağının sonundaki Dünya'nın iklimindeki değişiklikler yüzlerce binlerce yıl içerisinde yavaş yavaş olmuştur. Eğer günümüzdeki küresel ısınma, tahmin edildiği gibi, çok çabuk olursa, bu hızlı iklimsel değişiklik, uzun yaşayan ağaçların evrimleşme yeteneğini tek yıllık ve daha kısa döl verme süresine sahip olan bitkilerinkiyle karşılaştıracak olursa, nasıl etkileyecektir?
4. **BAĞLANTI KUR** Kavram 10.4'de (ss. 199-201), C_3 ve C_4 bitkileri arasındaki önemli farklılıkları öğrendiniz. Sadece sıcaklığın üzerine odaklanarak, Dünya daha sıcak olursa C4 bitkilerinin küresel dağılımının genişleyeceğini mi yoksa daralacağını mı tahmin edersiniz? Niçin?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 52.2

Karasal biyomların yapısı ve dağılımı, iklim ve bozunum tarafından kontrol edilir

Bu kitap boyunca, iklimin ve diğer faktörlerin bireysel türlerin Dünya üzerinde bulundukları yerleri nasıl etkilediğine ilişkin birçok örneği gördünüz (örneğin, bakınız Şekil 30.5). Şimdi, iklimin, Dünya'nın **biyomlarının** özelliğini ve konumunu saptamadaki rolüne döneceğiz; biyomlar, vejetasyon tipi tarafından (karasal biyomlarda) ya da fiziksel ortam tarafından (sucul biyomlarda) karakterize edilen büyük yaşam kuşaklarıdır. İlk olarak, karasal biyomlar üzerine iklimin etkisini inceleyeceğiz; daha sonra sucul sistemleri inceleyeceğiz.

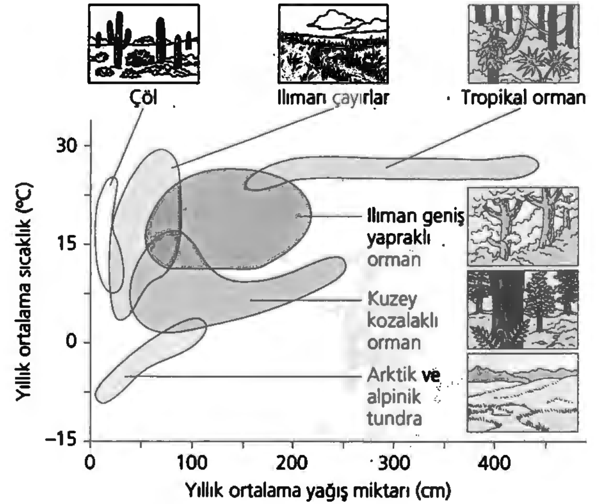


▲ **Şekil 52.9 Belli başlı karasal biyomların dağılımı.** Biyomlar, burada, keskin sınırlar ile haritalanmış olmasına karşın, biyomlar bazen, birbirlerinin içerisine büyük alanlar şeklinde girmiştir.

İklim ve Karasal Biyomlar

Şekil 52.3'de açıklandığı gibi iklimin enlemlere göre dağılış modellerinden dolayı, karasal biyomlar da içinde bulundukları yerlerde enlemlere son derece bağlı modeller sergilerler (**Şekil 52.9**). Biyomların dağılımı üzerinde iklimin önemini vurgulamanın bir yolu, **klimograf** oluşturmaktır. Klimograf, belirli bir bölgedeki yıllık ortalama sıcaklık ve yağış miktarının grafiğini çizmektir. **Şekil 52.10**, Kuzey Amerika'da bulunan bazı biyomlar için klimograftır. Örneğin, kuzeydeki kozalaklı ormanlara düşen yağış miktarı sınırlarının ılıman kuşaktaki ormanlarınkine benzer olduğuna fakat, ılıman kuşak ormanlarının genellikle daha sıcak olduğuna dikkat ediniz. Çayırlık alanlar, tipik olarak, her iki orman çeşidinden daha kuraktır ve çöller, daha da kuraktır.

Biyomların bulunacağı yeri belirlemede, ortalama sıcaklık ve yağış miktarından başka faktörler de rol oynar. Örneğin, Kuzey Amerika'da belirli sıcaklığa ve yağış miktarına sahip olan bazı alanlar, ılıman bölge geniş yapraklı ormanlarını destekler; fakat, bu değişkenler bakımından benzer değerlere sahip olan başka alanlar, kozalaklı ormanları destekler (Şekil 52.10'daki üst üste binen kısma bakınız). Bu değişiklikleri nasıl açıklarız? Birincisi, klimografın yıllık *ortalamalar* üzerine dayandırıldığını hatırlayın. Genellikle, yalnız ortalama iklim değil, aynı zamanda iklimsel değişikliklerin *modeli* de önemlidir. Örneğin, bazı alanlar yıl boyunca düzenli yağış alabilir; oysa diğer alanlar, birbirinden ayrı kurak ve yağışlı dönemlere sahip olabilir. Benzer durum sıcaklık için de olabilir. Ayrıca bir alandaki ana kaya gibi diğer abiyotik özellikler, hazır durumdaki mineral besin maddesi miktarını ve toprak yapısını büyük ölçüde etkileyebilir; bu da, gelişecek olan vejetasyon çeşidini etkiler.



▲ **Şekil 52.10 Kuzey Amerika'daki bazı büyük biyom tipleri için bir klimograf.** Burada işaretlenmiş olan alanlar, biyomlardaki yıllık ortalama sıcaklık ve yağış miktarı dağılım aralıklarını kapsamaktadır.

Karasal Biyomların Genel Özellikleri

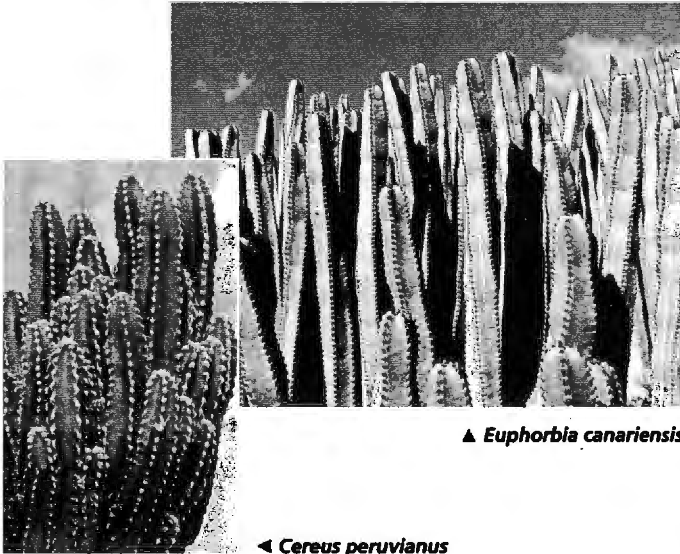
Karasal biyomlar, sıklıkla, temel fiziksel ya da iklimsel özelliklere göre ve sahip oldukları baskın bitki örtüsüne göre isimlendirilirler. Örneğin, ılıman kuşak çayırları, genellikle, iklimin tropiklerdekine ya da kutup bölgelerdekine göre daha ılıman olduğu orta enlemlerde bulunurlar; ve çeşitli çimen türleri baskın durumdadır (bakınız Şekil 52.9). Her biyom, aynı zamanda, belirli bir çevreye uyum sağlamış mikroorganizmalar, mantarlar ve hayvanlarla tanınır. Ilıman

kuşak çayırlarında ekseriyetle, ılıman kuşak ormanlardakine göre, daha iri otçul memeli hayvanlar yayılır ve arbüsküler mikorizal funguslar yer alır (bakınız Şekil 37.13).

Şekil 52.9, biyomlar arasındaki çok belirgin sınırları göstermesine karşın, karasal biyomlar, genellikle, keskin sınırlar olmaksızın biri diğerinin içerisinde derecelenmiştir. Birbirinin içerisine geçmiş olan alan, dar ya da geniş olabilir ve **ekoton** olarak adlandırılır.

Dikey tabakalaşma, karasal biyomların önemli özelliğidir ve bitkilerin biçimi ve büyüklüğü tabakalaşmayı büyük ölçüde belirler. Birçok ormanda, tepeden tabana doğru, tabakalar üst **kanopi**, alttaki ağaç tabakaları, çalı bitki örtüsü, zemindeki otsu bitki tabakası, orman tabanı (döküntü tabakası) ve kök tabakasından oluşur. Orman olmayan biyomlar, ekseriyetle pek belirgin olmayan benzer tabakalara sahiptir. Çayırlar, otlar ve geniş yapraklı küçük bitkilerden oluşan otsu tabakaya, döküntü tabakasına ve kök tabakasına sahiptir. Vejetasyonun tabakalaşması, hayvanlar için birçok farklı habitat sağlar. Biyomun bitki örtüsünün dikey yönde tabakalaşması, hayvanlar için çok farklı habitatlar sağlar. Bu hayvanlar, sıklıkla, çok iyi tanımlanmış beslenme grupları olarak bulunurlar; bunlar arasında yukarıda kanopide beslenen böcekçil kuşlar ve yarasalardan başlayarak, yiyecek için alttaki döküntü ve kök tabakalarını araştıran küçük memeli hayvanlar, birçok solucan ve eklembacaklılar yer alır.

Biyomun herhangi bir çeşidinin tür kompozisyonu, bir yerden diğerine değişir. Örneğin, Kuzey Amerika'nın kuzey kozalaklı ormanında (tayga), doğuda kırmızı ladin yaygındır; fakat bu tür, kara ladin ve beyaz ladinin yoğun olarak bulunduğu diğer birçok alanda bulunmaz. **Şekil 52.11**'de görüldüğü gibi, Kuzey ve Güney Amerika'nın çöllerinde yaşayan kaktüsler, Afrika çöllerinde bulunan sütleğen bitkilerine yüzeysel olarak büyük benzerlik göstermektedir. Fakat, kaktüsler ve sütleğenler evrimsel olarak farklı soy hatlarına ait olduğundan onların benzerlikleri konvergent evrime (bakınız Kavram 22.3) uygun olarak ortaya çıkmıştır.



▲ *Euphorbia canariensis*

◀ *Cereus peruvianus*

▲ **Şekil 52.11 Bir kaktüs ve sütleğen bitkisinde konvergent evrim.** Bir kaktüs olan *Cereus peruvianus*, Amerika kıtasında bulunur; bir sütleğen olan *Euphorbia canariensis*, Afrika'nın kuzeybatı kıyılarında yer alan Kanarya Adaları için yerli bir türdür.

Bozunum ve Karasal Biyomlar

Biyomlar dinamik sistemlerdir ve kararlılıktan daha çok dalgalanmaların olması kuraldır. Ekolojik açıdan **bozunum**, fırtına, yangın ya da komüniteyi değiştiren insan aktiviteleri gibi canlıların uzaklaştırılmasına ve kaynak kullanımının değiştirilmesine neden olan olaylardır. Örneğin sık sık ortaya çıkan yangınlar, odunsu bitkileri öldürebilir ve savanın, iklimi tek başına destekleyecek olan orman haline gelmesini önler. Kasırgalar ve diğer fırtınalar, birçok tropik ve ılıman kuşak ormanlarında yeni türler için açıklıklar yaratır. Çam kınkanatlısı ve kızılçam tomurcuk tırtılı gibi zararlı salgınları ve yangınlar, kuzeydeki kozalaklı ormanlarda boşluklar açarak kavak ve huş ağacı gibi yaprak döken ağaç türlerinin gelişmesine izin verir.

Bozunumun sonucu olarak biyomlar, sıklıkla, tek bir alanda birkaç farklı komünitenin temsil edildiği büyük düzensizlikler gösterir. Kuzey Amerika'da büyük ovaların çoğunda yangınlar artık yaygın değildir; çünkü uzun otsu bitkilerin oluşturduğu bozkır ekosistemleri, nadiren yakılan, tarım alanlarına dönüştürülmüştür. Tarımsal ve kentsel gelişimden önce, Birleşik Devletlerin güneydoğusunun çoğu kısmında, uzun ibreli çam denen tek bir kozalaklı ağaç türü baskındı. Periyodik yaygınlar olmaksızın, yaprak döken ağaçlar çamların yerini alma eğilimindeydi. Ormanları düzenlemekle görevli kişiler, şimdi, kozalaklı birçok ormanın korunmasına yardım etmek için yangını bir araç olarak kullanmaktadır.

Sonraki dört sayfada yer alan **Şekil 52.12**, karasal biyomların temel özelliklerini özetlemektedir. Her bir biyomun özelliğini okuduğunuzda, insanların yeryüzünün pek çok yerini değiştirmiş olduğunu ve doğal komünitelerin yerini kentsel ve tarımsal olanların aldığını hatırlayınız. Örneğin, Birleşik Devletlerin doğusu, ılıman geniş yapraklı ormanlar olarak sınıflandırılmıştır; fakat, orijinal ormanlardan geriye çok az şey kalmıştır.

KAVRAM KONTROLÜ 52.2

1. Şekil 52.10'daki klimografa göre, ılıman bölge çayırlarının ılıman bölge geniş yapraklı ormanlarından ana farklılıkları nelerdir?
2. Yaşadığınız doğal biyomu tanımlayarak abiyotik ve biyotik özelliklerini özetleyiniz. Bunlar sizin şu andaki çevrenizi yansıtmakta mıdır? Açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bu yüzyılda, eğer küresel ısınma Dünya'nın sıcaklığını ortalama 4°C artıracak olursa, sonuçta hangi biyomun bazı bölgelerde tundranın yerini alacak en olası biyom olacağını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

▼ **Şekil 52.12**

İnceleme Karasal Biyomlar

Tropikal orman

Dağılım Ekvatoriyal ve ekvatora yakın bölgeler.

Yağış **Tropikal yağmur ormanlarında** düşen yağış miktarı göreceli olarak sabit olup yıllık 200-400 cm'dir. **Tropikal kurak ormanlarda**, yıllık yağış miktarı 150-200cm olup oldukça mevsimsellik göstermektedir ve altı yedi ay kurak sezon vardır.

Sıcaklık Yıl boyunca sıcaklık yüksek olup ortalama sıcaklık 25-29°C'dir; sıcaklıktaki mevsimsel değişiklik çok düşüktür.

Bitkiler Tropikal orman, dikey olarak tabakalaşma gösterir ve ışık için rekabet yoğundur. Yağmur ormanındaki tabakalar, kapalı kanopi üzerinde büyüyen ağaçları, kanopi tabakasının ağaçlarını, kanopinin altındaki bir ya da iki ağaç tabakasını, çalı ve ot (odunsu olmayan küçük bitkiler) tabakalarını içerir. Tropikal kurak ormanında genellikle daha az tabaka vardır. Tropikal yağmur ormanlarında geniş yapraklı her dem yeşil ağaçlar baskındır; oysa, tropikal birçok kurak orman ağacı, kurak sezonda yapraklarını döker., Orkideler ve *Bromelia* cinsine ait epifitik bitkiler, genellikle tropik yağmur ormanı ağaçlarının üzerini kaplar; fakat, kurak ormanlarda daha az yoğundur. Dikenli çalılar ve sukulent bitkiler, bazı tropik kurak ormanlarında yaygındır.

Hayvanlar Dünyanın tropikal ormanları, henüz tanımlanmamış 5-30 milyon böcek, örümcek ve diğer eklembacaklı türünün var olduğu tahmin edilen milyonlarca türe ev sahipliği yapmaktadır. Gerçektende tropikal ormanlardaki hayvan çeşitliliği, herhangi bir karasal biyomdakinden daha yüksektir. Amfibiler, kuşlar ve diğer sürüngenler, memeliler ve eklembacaklıların yer aldığı hayvanlar, dikey olarak tabakalanmış ortama uyum sağlamıştır ve çoğunlukla fark edilmezler.

İnsan Etkisi İnsanlar uzun süre önce, tropikal ormanlardaki gelişen komüniteleri tesis etti. Tarıma ve gelişime yol açan hızlı nüfusun artışı, şimdi, birçok tropikal ormanı ortadan kaldırmaktadır.



Borneo'da bir tropikal yağmur ormanı

Çöl



Birleşik Devletlerin güneybatısında bir çöl

Dağılım **Çöller**, 30° kuzey ve güney enlemlerinin yakın şeritlerde ya da kıtaların iç kısımlarındaki diğer enlemlerde (örneğin, kuzey-orta Asya'nın Gobi Çölü) bulunur.

Yağış Düşen yağış miktarı, düşük ve yüksek düzeyde değişebilir, genellikle yıllık yağış miktarı 30 cm'den düşüktür.

Sıcaklık Sıcaklık, mevsimsel ve günlük olarak değişkendir. Sıcak çöllerde maksimum hava sıcaklığı 50°C'yi aşabilir; soğuk çöllerde hava sıcaklığı -30°C'nin altına düşebilir.

Bitkiler Çöllerin çoklu ekosistemlerinde, az miktarlarda olan ancak geniş olarak serpiştirilmiş vejetasyon baskındır; diğer karasal biyomlarınkiyle karşılaştırıldığında çıplak zemin alanları çok fazladır. Bitkiler arasında kaktüsler ya da sütleğenler gibi sukulentler, derine kök salan çalılar, nadir görülen nemli periyotlarda gelişen otsu bitkiler yer alır. Çöl bitkisi adaptasyonları arasında ısıya ve kurumaya karşı hoşgörü, su depolama ve yaprak yüzey alanının indirgenmiş olması yer alır. Dikenlerin işlev gördüğü fiziksel koruma, çalıların yapraklarında bulunan toksinler sayesinde kimyasal savunma yaygındır. Bitkilerin çoğu C_4 ya da CAM fotosentezi yapar (bakınız Bölüm 10).

Hayvanlar yaygın çöl hayvanları arasında, yılanlar ve kertenkeleler, akrepler, karıncalar, kınkanatlılar, göçmen ve yerli kuşlar, ve tohum yiyen kemirgenler bulunur. Birçok tür gececidir (nokturnal). Suyun korunması, yaygın adaptasyondur; bazı türler suyu, sadece bitki tohumlarındaki karbonhidratların yıkımından elde ederler.

İnsan Etkisi Suyun uzun mesafelere taşınması ve derin yer altı kuyu suları, çöllerde önemli miktarda insan populasyonlarının barınmasına izin vermiştir. Kentleşme ve sulu tarıma dönüşüm, bazı çöllerin doğal biyoçeşitliliğini indirgemiştir.

İnceleme Karasal Biyomlar

Savanna


Kenya'da bir savana



Dağılım Ekvatoriyal ve ekvatora yakın bölgeler.

Yağış Yağışlar mevsimsel olup yıllık ortalama 30-50 cm'dir. Kurak sezon sekiz ya da dokuz ay sürebilir.

Sıcaklık **Savanada** yıl boyunca sıcaklık yüksek olup ortalama sıcaklık 24-29°C'dir; fakat, sıcaklıktaki mevsimsel değişiklikler tropikal ormanlardakinden biraz daha fazladır.

Bitkiler Savanada farklı yoğunluklarda ve dağınık olarak bulunan ağaçlar, çoğunlukla dikenlidir ve nispeten kurak koşullara uyum olarak küçük yapraklara sahiptir. Kurak sezonda yangınlar yaygındır ve baskın bitki türleri yangına uyum sağlamış, mevsimsel kuraklığa hoşgörülü türlerdir. Çimenler ve odunsu olamayan küçük bitkiler, yani otlar, zemindeki örtünün büyük bir kısmını meydana getirir. Bu bitkiler, mevsimsel yağmurlara cevap olarak çabuk gelişir ve büyük memelilerin ve diğer otçul hayvanların otlamasına hoşgörülüdürler.

Hayvanlar Afrika antilopları ve zebralar gibi bitki yiyen iri vücutlu memeliler, aslanlar ve sırtlanlar gibi predatörler yaygın sakinlerdir. Bununla birlikte baskın herbivorlar, aslında, termitler gibi böceklerdir. Kurak sezonlar boyunca, otlayan memeliler sıklıkla, savananın daha fazla yiyecek ve su kaynağı içeren kısımlarına göç eder.

İnsan Etkisi İlkin insanların savanada yaşadıklarına ilişkin kanıtlar vardır. İnsanlar tarafından çıkartılan yangınlar, bu biyomun bu şekilde kalmasına yardım etmiştir; zira sıkça ortaya çıkan yangınlar, fidanları ve tohumları öldürerek ağaçların yeniden oluşmasını indirger. Aşırı avlanma, iri vücutlu memeli populasyonlarında azalmaya yol açmıştır.

Maki

Dağılım Bu biyom, birçok kıtada orta enlemlerdeki kıyı bölgelerinde bulunur; ve onun geniş yayılımı sahip olduğu pek çok isimde yansır: Kuzey Amerika'da **şaparal**, İspanya ve Şili'de *matorral*, güney Fransa'da *garigue* ve *maki* ve Güney Afrika'da *fynbos* adı verilir.

Yağış Yağışlar, oldukça mevsimsel olup yazlar kurak ve kışlar yağışlıdır. Yıllık yağış ortalaması genellikle 30-50 cm'dir.

Sıcaklık Sonbahar, kış ve ilkbahar soğuk olup ortalama sıcaklık 10-12°C'dir. Yazın ortalama sıcaklık 30°C'dir ve gündüzleyin maksimum sıcaklık 40°C'yi aşabilir.

Bitkiler Makide, küçük ağaçlar ve çalılar baskındır; ayrıca birçok çeşit yabani ot ve çimen vardır. Bitki çeşitliliği yüksektir; birçok tür özgül, nispeten küçük coğrafik alanla sınırlanmıştır. Susuzluğa karşı adaptasyonlar olarak, odunsu bitkilerin herdem yeşil ve su kaybını azaltıcı dayanıklı yapraklar yer alır. Yangına karşı adaptasyonlar da belirgindir. Çalıların bazıları, sadece yangından sonra çimlenecek olan tohumlar üretir; onların yangına dayanıklı köklerinde depolanmış olan besin rezervleri, onlara, yangın nedeniyle ortama salınan besinleri kullanıp çabucak yeniden filizlenme yeteneği verir.

Hayvanlar Yerli hayvan olarak, odunsu bitkilerin filizlerini ve tomurcuklarını yiyen geyik ve keçi gibi hayvanlar bulunur; küçük vücutlu memeli hayvanların çeşitliliği fazladır. Makilik alanlar, amfibi, kuş ve diğer sürüngenler ve böceklerin birçok türünü içerir.

İnsan Etkisi Makilik alanlar, çok yoğun olarak yerleşime açılmıştır; ve tarımsal alanlara dönüştürme ve kentleşme nedeniyle indirgenmiştir. İnsanlar, makilikleri baştan başa yakan yangınlara da katkı yaparlar.


Kaliforniya'da bir makilik alan



Ilıman Bölge Otlakları

Dağılım Güney Afrika'nın bozkırları, Macaristan'ın *pusztası*, Arjantin ve Uruguay'ın pampaları, Rusya'nın stepleri, orta Kuzey Amerika'nın düzlükleri ve ağaçsız geniş bozkırları, **ılıman bölge otlaklarıdır**.

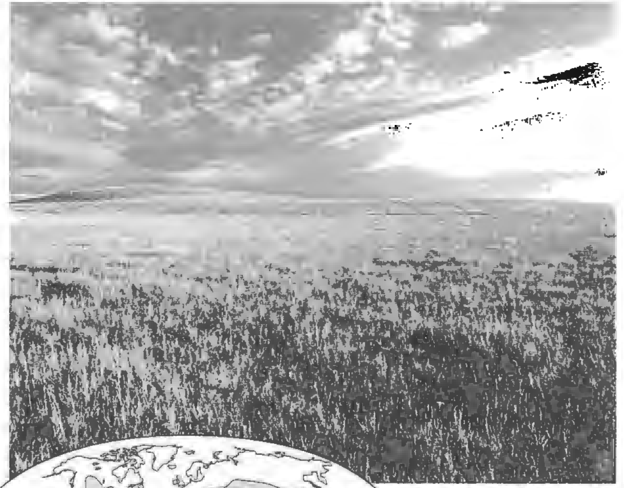
Yağış Yağışlar, oldukça mevsimsel olup nispeten kışlar kurak ve yazlar yağışlıdır. Yıllık yağış ortalaması genellikle 30-100 cm'dir. Periyodik kuraklıklar yaygındır.

Sıcaklık Kışlar soğuktur; ortalama sıcaklık sıklıkla -10°C'nin altına düşmektedir. Yazlar sıcaktır, ortalama sıcaklık genellikle 30°C'ye yaklaşmaktadır.

Bitkiler Baskın bitkiler, çimler ve otsu bitkilerdir; bunların uzunlukları birkaç santimetreden 2 metreye kadar değişir. Otlaklara özgü bitkilerin birçoğu, periyodik olarak gerçekleşen yangınlara ve uzun süren kuraklığa karşı yaşamlarını sürdürmesine izin veren adaptasyonlara sahiptir. Örneğin çimler, yangından sonra çabucak filizlenirler. İri vücutlu memeli hayvanların otlaması, odunsu çalıların ve ağaçların yerleşmesini önlemeye yardım eder.

Hayvanlar Yerli hayvan olarak, bizonlar ve yaban atları gibi otlayan büyük hayvanlar bulunur. Ilıman bölge otlaklarında, Kuzey Amerika'daki çayırköpekleri gibi zeminde tünel açan çok çeşitli memeliler de yaşamaktadır.

İnsan Etkisi Derin ve verimli olan topraklar, ılıman bölge otlaklarını tarım için, özellikle buğdaygilleri üretmek için, çok elverişli kılmaktadır. Sonuç olarak, Kuzey Amerika ve Eurasia'da yer alan ılıman bölge otlaklarının çoğu, tarımsal alana dönüştürülmüştür. Bazı kurak otlaklarda, sığırlar ve otla beslenen diğer hayvanlar, biyomun bir kısmını çöle döndürmüştür.



Grasslands Ulusal Parkı, Saskatchewan

Kuzeydeki Kozalaklı Ormanlar



Norveç'te bir orman

Dağılım Kuzey Amerika'nın kuzeyinde ve Eurasia'da geniş bir bant şeklinde arktik tundranın güney sınırına kadar uzanan **kuzey kozalaklı ormanı** ya da *taiga* yer yüzündeki en geniş karasal biyomdur.

Yağış Yıllık yağış miktarı genellikle 30-70 cm arasında değişir ve periyodik kuraklıklar yaygındır. Bununla birlikte ABD'nin Pasifik kısmının kuzeybatısında kıyıda yer alan kozalaklı bazı ormanlar, ılıman bölge yağmur ormanıdır ve yıllık yağış miktarı 300 cm'yi aşabilir.

Sıcaklık Kışlar ekseriyetle soğuktur; yazlar sıcak olabilir. Sibirya'daki kozalaklı ormanların bazı alanlarında, sıcaklık tipik olarak, kışın -50°C ve yazın 20°C olacak şekilde değişmektedir.

Bitkiler Kuzey kozalaklı ormanlarında çam, ladin, köknar ve *Tsuga* gibi kozalak taşıyan ağaçlar, baskın ağaçlardır; bunlardan bazıları, yangına bağlı olarak kendini yenileyebilir. Kozalaklı ağaçların çoğunun şekillerinin konik olması, yağan karın bu ağaçların dallarında birikmesini ve dallarının bu nedenle kırılmasını önler; bu ağaçların iğne ya da pul şeklindeki yaprakları, su kaybını indirger. Bu ormanların çalı ve otsu bitki tabakalarındaki bitki çeşitliliği, ılıman bölgenin geniş yapraklı bitki ormanlarındakinden daha düşüktür.

Hayvanlar Birçok göçmen kuş, kuzey kozalaklı ormanlarında yuvalanırken, diğer türler yıl boyunca yerli olarak bu ormanlarda kalırlar. Bu biyomun hayvanları oldukça çeşitli olup geyik, boz ayı ve Sibirya kaplanı gibi memeliler bulunur. Baskın ağaç türleri üzerinde beslenen böceklerin ortaya çıkardığı periyodik salgınlar, çok sayıda ağacı öldürebilir.

İnsan Etkisi İnsan populasyonları tarafından yoğun bir yerleşim olmamasına rağmen, kuzey kozalaklı ormanları, korku verici bir hızlı kesilmektedir ve bu ağaçların eskiden gelişirken durdukları yerler, çok geçmeden, gözden kaybolabilir.

İnceleme Karasal Biyomlar

Ilıman Bölge Geniş Yapraklı Ormanları



Sonbaharda Kuzey Carolina'daki Büyük Smoky Dağları Ulusal Parkı

Dağılım Ilıman bölge geniş yapraklı ormanları, temel olarak Kuzey Yarımküredeki orta enlemler boyunca görülmekle birlikte, Şili, Güney Afrika, Avustralya ve Yeni Zelanda'da daha küçük alanlarda bulunur.

Yağış Yıllık yağış miktarı ortalama olarak 70-200 cm arasında değişir. Yaz yağmurları dahil tüm mevsimlerde önemli miktarlarda yağış düşebilir ve bazı ormanlarda kışın kar yağar.

Sıcaklık Kış mevsiminde sıcaklık ortalama 0°C civarındadır. Maksimum sıcaklığın 35°C olduğu Yaz mevsimi, sıcak ve nemlidir.

Bitkiler Bir olgun **ılıman bölge geniş yapraklı ormanı,** belirgin olarak ayırt edilen dikey tabakalara sahiptir; bir ya da iki ağaç tabakasına, altta bir çalı tabakasına ve otsu bitkilerin oluşturduğu tabakaya rastlanır. Az miktarda epifitler vardır. Kuzey Yarımküredeki baskın bitkiler, yaprak döken ağaçlardır. Bu ağaçlar kış mevsiminden önce yapraklarını dökerler; çünkü, düşük sıcaklık, fotosentezi indirger ve donmuş topraktan suyun alınması zordur. Avustralya'da her dem yeşil olan okaliptüs ağaçları, bu ormanlarda hakim durumdadır.

Hayvanlar Kuzey Yarımkürede birçok memeli, kış uykusuna yatarken birçok kuş türü, sıcak iklimlere göç eder. Memeliler, kuşlar ve böcekler, ormanın dikey tabakalarının hepsini kullanır.

İnsan Etkisi Ilıman bölge geniş yapraklı ormanları, tüm kıtalarda yoğun bir biçimde yerleşime açılmıştır. Tarım ve kentsel gelişim için ağaçların kesilmesi ve alanların temizlenmesi, Kuzey Amerika'daki yaprak döken orijinal ormanların hemen hemen tümünü bozmuştur. Bununla birlikte, ormanların kendilerini iyileştirme kapasitesine uygun olarak, bu ormanlar daha önceki yayılış alanlarının çoğuna hakim olmaktadır.

Tundra

Dağılım **Tundra,** yeryüzündeki karasal alanların %20'sini oluşturan Arktik bölgedeki geniş bir alanı kaplar. Kuvvetli rüzgarlar ve çok düşük olan sıcaklık, tropikler dahil tüm enlemlerde yer alan çok yüksek dağ tepelerinde bulunan *alpin tundra* denen benzer bitki komünitelerinin ortaya çıkmasına neden olur.

Yağış Yıllık yağış miktarı aktik tundrada ortalama olarak 20-60 cm arasında değişir; fakat, alpinik tundrada 100 cm'yi aşabilir.

Sıcaklık Kışlar soğuktur, bazı alanlarda sıcaklık ortalaması -30°C'nin altına düşebilir. Yaz mevsimi sıcaklık ortalamaları, genellikle 10°C'den düşüktür.

Bitkiler Tundra vejetasyonuna, çoğunlukla otsu bitkiler hakimdir; vejetasyon karayosunları, çimenler, uzun otsu bitkiler, bazı bodur çalılar, ağaçlar ve liken gibi canlı gruplarının karışımından oluşmuştur. Sürekli olarak donmuş durumdaki toprak tabakası, bitki köklerinin büyümesini sınırlar.

Hayvanlar İri gövdeli olan ve otlayan misk öküzleri, alanın yerli hayvanlarıdır; karibular ve ren geyikleri ise göç ederler. Ayı, kurt ve tilki, predatör hayvanlardır. Bazı kuş türleri, yazın yuva yapmak için tundraya göç ederler.

İnsan Etkisi Tundraya seyrek bir yerleşim söz konusudur; fakat son yıllarda önemli mineraller ve petrol çıkartılması nedeniyle gözde yerler olmaya başlamıştır.



Sonbaharda Denali Ulusal Parkı, Alaska

Sucul biyomlar, çeşitlilik gösteren dinamik sistemler olup yeryüzünün çoğunu kaplar

Artık karasal biyomları incelemiş bulunuyoruz; şimdi sucul biyomlara dönelim. Karasal biyomların aksine, sucul biyomlar, öncelikle kendilerinin fiziksel ortamları tarafından karakterize edilirler. Onlar da enlemlere göre çok az varyasyonlar gösterir; dünya genelinde tüm tipleri bulunur. Ekologlar, fiziksel ve kimyasal farklılıkları esas alarak tatlısu biyomlarını ve deniz biyomlarını birbirinden ayırır. Deniz biyomları genellikle, ortalama olarak %3 tuz derişimine sahiptir; oysa, tatlısu biyomları ekseriyetle %0,1'den daha düşük tuz derişimine sahip olmalarıyla tanınırlar.

Okyanuslar, Dünya'nın yüzeyinin yaklaşık olarak %75'ini kaplayan en büyük denizel biyomdur. Büyüklüklerinden dolayı okyanuslar biyosfer üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Okyanus yüzeyinden buharlaşan su, gezegenimizdeki yağışların çoğunu sağlar ve okyanus sıcaklıkları, dünya iklimi ve rüzgar şekilleri üzerinde büyük bir etkiye sahiptir (bakınız Şekil 52.3). Deniz algleri ve fotosentez yapan bakteriler, dünyadaki oksijenin önemli bir kısmını sağlar ve atmosferdeki karbon dioksitin büyük bir miktarını tüketirler.

Tatlısu biyomları, toprakla ve çevrelerindeki karasal ekosistemlerin biyotik elemanlarıyla çok yakından bağlantılıdırlar. Bir tatlısu biyomunun belirli özellikleri, aynı zamanda, su akış hızı ve tarzından ve biyomun maruz kaldığı iklimden etkilenir.

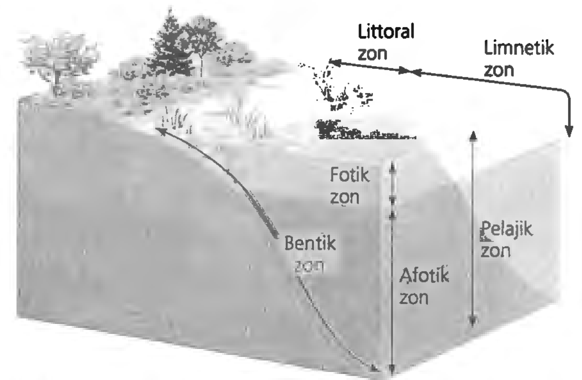
Sucul Biyomlardaki Zonasyon

Birçok sucul biyom, fiziksel ve kimyasal değişkenler bakımından belirgin bir dikey tabakalaşmıştır; bir gölde ve denizel ortamdaki dikey ve yatay tabakalaşma **Şekil 52.13**'de gösterilmiştir. Işık, hem suyun kendisi tarafından ve hem de su içerisinde fotosentez yapan organizmalar tarafından absorblanır; böylece, ışık şiddeti, derinlere gidildikçe hızla azalır. Ekologlar, fotosentez için yeterli ışığın olduğu üstteki tabakayı **fotik zon** ve çok az ışığın sızdığı daha aşağıdaki kısmı **afotik zon** olarak ayırt ederler. Fotik ve afotik zon, birlikte **pelajik zonu** meydana getirir. Afotik zonun derinlerinde **abissal zon** uzanır; abissal zon okyanusun yüzeyinden 2000-6000 m aşağıdaki kısmını oluşturur. Derin ya da sığ olmasına bakılmaksızın tüm sucul biyomların tabanı, **bentik zondur**. Kum, organik ve inorganik sedimentlerden oluşmuş olan bentik zon, topluca **bentoz** denen organizma komüniteleri tarafından işgal edilmiştir. Birçok bentik tür için temel besin kaynağı, **detritus** denen ölü organik maddedir; detritus, fotik zonun üretken yüzey suyundan aşağıya doğru "yağmaktadır".

Güneş ışığından gelen ısı enerjisi, güneş ışıklarının sızdığı tüm derinliğe kadar yüzey sularını ısıtır; fakat, daha derindeki sular tamamen soğuk kalır. Okyanuslarda ve birçok gölde, sıcaklığın hızlı değişim gösterdiği **termoklin** adı verilen tabaka, tekdüze olarak daha sıcak üstteki tabakayı tekdüze olarak daha soğuk olan daha derindeki su tabakasından ayırır. Göller, özellikle kış ve yaz mevsimleri boyunca sıcaklığa göre belirgin şekilde tabakalaşma eğilimindedir; fakat birçok ılıman kuşak gölünün suları, sıcaklık profilinin değişiminin sonucu

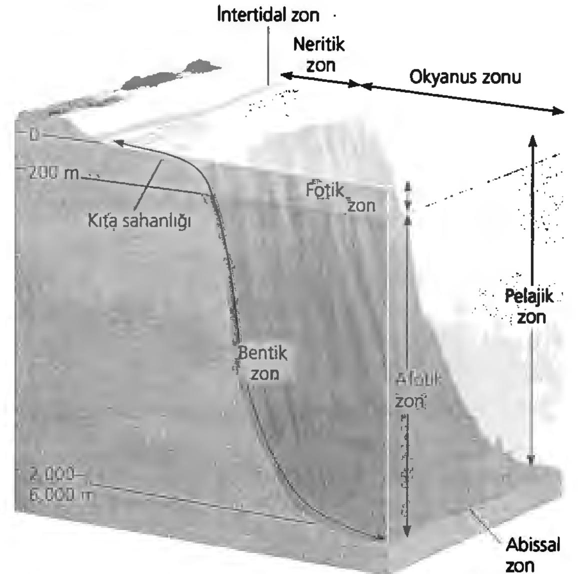
Şekil 52.13 Sucul ortamda zonasyon.

(a) Bir gölde zonlar



Göl ortamı genellikle üç fiziksel kriter esas alınarak sınıflandırılır: ışık geçirgenliği (fotik ve afotik zonlar), kıyıdan uzaklık ve su derinliği (littoral ve limnetik zonlar) ve ortamın açık su alanı (pelajik zon) ya da dip (bentik zon) olup olmadığı.

(b) Denizel ortamdaki zonlar



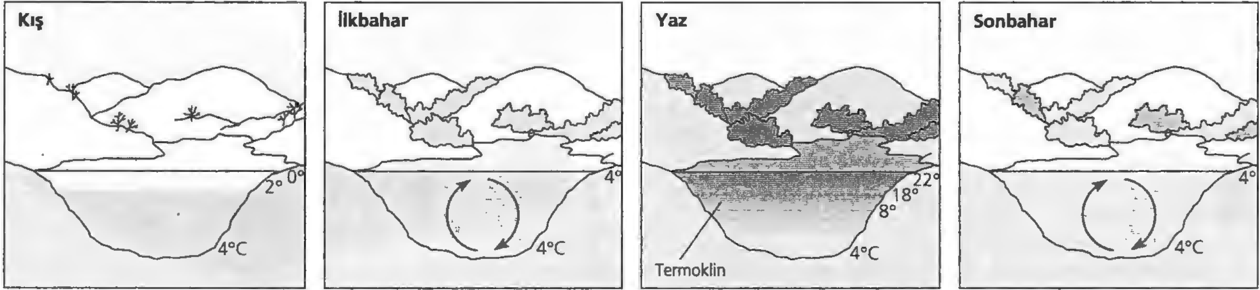
Göller gibi denizel ortamlar da genellikle üç fiziksel kriter esas alınarak sınıflandırılır: ışık geçirgenliği (fotik ve afotik zonlar), kıyıdan uzaklık ve su derinliği (İntertidal, neritik ve okyanus zonları) ve ortamın açık su alanı (pelajik zon) ya da dip (bentik ve abissal zonlar) olup olmadığı.

❶ Kış mevsiminde, göldeki en soğuk su (0°C), yüzeydeki buzun hemen altında yer alır; su, gölün daha derinlerine inildikçe daha sıcaktır ve tipik olarak dipteki su 4°C sıcaklığa sahiptir.

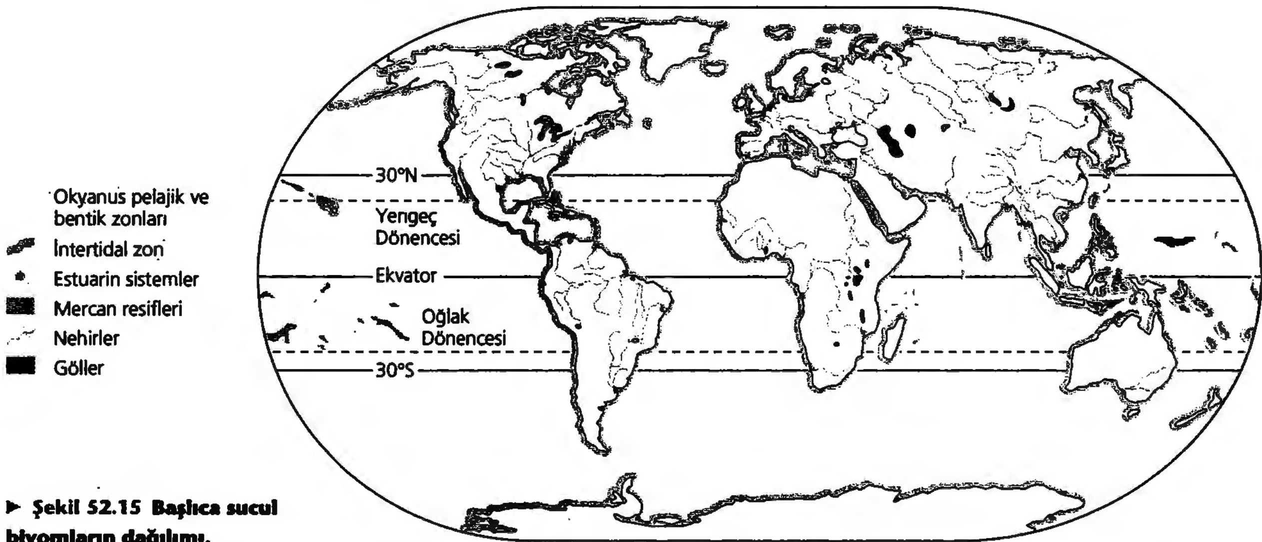
❷ İlkbaharda, buzlar eriyip yüzey suyu 4°C'ye kadar ısındığında alttaki daha önce var olan daha soğuk su tabakalarıyla karışır ve sıcaklık tabakalaşması ortadan kalkar. İlkbahar rüzgarları, suyun karışmasına yardım eder ve oksijeni dip sularına götürür ve besin maddelerini yüzey sularına getirir.

❸ Yaz mevsiminde, göl tekrar farklı bir sıcaklık profili kazanır; yüzeydeki sıcak su dipteki soğuk sudan, termoklin denen sıcaklığın dikey yönde çok hızlı bir şekilde değiştiği dar bir tabaka ile ayrılır.

❹ Sonbaharda, yüzey suları hızla soğuduğunda, soğuyan sular alttaki tabakalara doğru çöker ve yüzey donmaya başlayıncaya kadar göl suları tekrar birbirine karışır; kış sıcak profili yeniden tesis edilir.



▲ **Şekil 52.14 Kışın buzla kaplı olan göllerde mevsimsel turnover (alt-üst olma).** Burada gösterilmiş olan mevsimsel turnover olayından dolayı, göl suları, ilkbahar ve sonbahar mevsimlerinde tüm derinliklerde çok iyi bir şekilde oksijenlendirilir. Gölde kış ve yaz mevsimlerinde sıcaklık tabakalaşması oluğunda, daha derindeki sularda oksijen konsantrasyonu daha düşük, gölün yüzeyine yakın sularda ise daha yüksektir.



▶ **Şekil 52.15 Başlıca sucul biyomların dağılımı.**

olarak altı ayda bir birbiriyle karışır (**Şekil 52.14**).**Turnover** adı verilen bu olayda, göllerin oksijence zengin olan yüzey suyu dibe ve besince zengin olan dip suyu yüzeye gelir ve bu olay hem ilkbaharda hem de sonbaharda tekrarlanır. Göllerin abiyotik özelliklerindeki bu döngüsel değişiklikler, bu ekosistem içerisindeki tüm seviyelerde yer alan organizmaların yaşamını sürdürmesi ve gelişmesi için gereklidir.

Tatlısu ve denizel ortamların her ikisinde de komüniteler, su derinliğine, ışık geçirgenlik derecesine, kıyıdan uzaklığa göre ve açık su alanında ya da dipte bulunup bulunmadıklarına göre dağılırlar. Özellikle denizel komüniteler, bu abiyotik faktörlerden kaynaklanan sonuçlar nedeniyle tür dağılımında sınırlamalar gösterirler. Plankton ve birçok balık türü, görece sığ olan fotik zonda bulunur (bakınız Şekil 52.13b). Su, ışığı çok iyi absorbladığından ve okyanus çok derin olduğundan, okyanus hacminin büyük çoğunluğu hemen hemen ışıktan yoksundur (afotik zon) ve mikroorganizmaları, görece seyrek olan balık populasyonlarını ve omurgasızları saymazsak çok az sayıda canlıya ev sahipliği yapar. Benzer faktörler, derin göllerdeki tür dağılımını aynı şekilde sınırlar

Şekil 52.15, Dünya'nın belli başlı biyomlarının yerlerini göstermektedir. **Şekil 52.16**, gelecek olan dört sayfada, onların temel özelliklerini incelemektedir.

▼ Şekil 52.16

İnceleme Sucul Biyomlar

Göller

Fiziksel Ortam Durgun su kütleleri, bir alandaki birkaç metre karelik gölcüklerden binlerce kilometrelik bir alanı kaplayan göllere kadar değişir. Derinliğe uygun olarak ışık azalır ve tabakalaşma yaratır (bakınız Şekil 52.13a). Ilıman göller, mevsimsel termokline sahip olabilir (bakınız Şekil 52.14); alçaklarda bulunan tropikal göller, yıl boyunca termokline sahiptir.

Kimyasal Ortam Tuzluluk, oksijen konsantrasyonu ve besin maddelerinin içeriği göller arasında ve mevsimsel olarak büyük ölçüde değişebilir. **Oligotrofik göller**, besince fakir ve genellikle oksijence zengindir; **ötrofik göller**, besin maddeleri bakımından zengindir ve hem yaz mevsiminde ve hem de eğer kış mevsiminde yüzeyi buzla kaplanırsa, derin zonlardaki oksijen içeriği, sıklıkla düşmektedir. Dip sedimentlerindeki ayrıştırılabilir organik maddenin miktarı, oligotrofik göllerde düşük, ötrofik göllerde yüksektir; ötrofik göllerin daha derin tabakalarında ayrıştırma hızının yüksek olması, oksijenin periyodik olarak tükenmesine neden olabilir.

Jeolojik Özellikler Su akıntılarının getirdiği sedimentler ve besin maddelerinin göle ilave edilmesiyle oligotrofik göller, zamanla daha ötrofik olabilir. Oligotrofik göller, ötrofik göllerle kıyasla, derinliklerine göre daha küçük yüzey alanına sahiptirler.

Fotosentez Yapan Organizmalar Köklü ve yüzücü sucul bitkiler, **littoral zonda** yaşarlar; bu zon, sığ olup suları iyi ışık alır ve kıyıya yakındır. Kıyıdan uzakta yer alan ve köklü sucul bitkileri desteklemek için çok fazla derin olan **limnetik zon**, içinde siyanobakterilerin de yer aldığı çeşitli fitoplanktonik organizmalara ev sahipliği yapar.

Heterotroflar Limnetik zonda, sürüklenen küçük heterotroflar ya da zooplanktonik organizmalar, fitoplanktonik canlılar üzerinde beslenirler. Bentik zonda, tür kompozisyonu kısmen oksijen düzeylerine göre belirlenmiş olan omurgasız grupları yaşamaktadır. Balıklar, yeterli oksijen bulunan tüm zonlarda yaşarlar.

İnsan Etkisi Gübrelenmiş karasal alanlardan ve atılan atıklardan akarsularla gelen maddeler, göl sularının besince zenginleşmesine yol açar; bu, alglerin aşırı artışına (bloom), oksijen tükenmesine ve balıkların ölmesine neden olabilir.



Wyoming'deki Grand Teton Ulusal Parkında oligotrofik bir göl



Botswana'daki Okavango Deltasında ötrofik bir göl

Sulak Alanlar

Fiziksel Ortam **Sulak alan**, en azından bazen suyla kaplanan bir habitat olup suyla doymuş topraklara uyum sağlamış bitkileri destekler. Bazı sulak alanlar, her zaman suyla kaplıyken bazıları nadiren su altında kalır.



İngiltere'de bir sulak alan havzası

Kimyasal Ortam Mikropların ve diğer organizmaların ayrıştırma işlemi tarafından ve bitkiler tarafından organik madde üretiminin yüksek olması nedeniyle, hem suda ve hem de topraktaki oksijen miktarı periyodik olarak düşüktür. Sulak alanların, çözünmüş durumdaki besin maddelerini ve kimyasal kirleticileri filtre etme kapasitesi yüksektir.

Jeolojik Özellikler Sığ havzalarda gelişen *havza sulak alanları*, yüksek kesimlerdeki çöküntülerden içi su dolu gölcük ve göllere kadar değişir. *Nehir sulak alanları*, nehirlerin ve akarsuların kıyıları boyunca gelişen periyodik olarak su altında kalan sığ kısımlardır. *Kenar sulak alanları*, büyük göllerin ve denizlerin kıyıları boyunca, suların yükselmesi ve çekilmesi ya da gel-git olayı nedeniyle suyun ileriye ve geriye doğru aktığı yerlerde gelişen sulak alanlardır. Böylece kenar sulak alanları, tatlısu denizel biyomlarının her ikisini de kapsar.

Fotosentez Yapan Organizmalar Sulak alanlar, Dünya'daki en verimli biyomlar arasında yer alır. Sulak alanların suyla doymuş toprakları, yüzücü göl zambakları ve büyük su kamışları, hasırotları, *Larix* türlerini ve siyah ladinler gibi bitkilerin gelişmesini destekler. Bu bitkiler, havalandırılmamış suyun varlığı nedeniyle oksijensiz koşulların periyodik olarak ortaya çıktığı suda ya da toprakta gelişmeye izin veren adaptasyonlara sahiptir. Bataklıkların vejetasyonuna odunsu bitkiler hükmederken, turbalıklarda turba yosunu baskındır.

Heterotroflar Sulak alanlar, çeşitli omurgasız hayvan komünitelerinin, kuşların ve diğer birçok organizmanın yaşadığı yerdir. Kabuklular ve sucul böcek larvalarından misk farelerine kadar değişen çeşitli otçul hayvanlar, algleri, organik madde döküntülerini ve bitkileri tüketir. Karnivorlar da çeşitlilik gösterir; helikopter böcekleri, su samurları, kurbağalar, timsahlar ve balıkçıllar yer alır.

İnsan Etkisi Drenaj ve su tutma işlemleri, suyun temizlenmesine ve su taşkınlarının azaltılmasına yardım eden sulak alanların %90'nını yok etmiştir. Su tutma, zemini tarama ve akarsularla gelen kirlilik estuarin sistemleri bozmaktadır.

İnceleme: Sucul Biyomlar

Akarsular ve Nehirler

Fiziksel Ortam Akarsuların ve nehirlerin en belirgin fiziksel özellikleri, akıntılarıdır. Akarsuların kaynak kısmında sular genellikle soğuk ve çalkantılı olup akıntı hızı yüksektir. Aşağıya doğru gittikçe çok sayıda akarsu kolu birleşebilir ve nehir oluşur; bu kısımlarda su genellikle daha sıcak ve askıdaki sedimentler nedeniyle daha bulanıktır. Akarsular ve nehirler, dikey zonlar oluşturacak şeklide tabakalanma gösterirler.

Kimyasal Ortam Akarsuların ve nehirlerin besin maddesi ve tuz içeriği, kaynaktan döküldüğü yer (ağza) doğru artış gösterir. Kaynak suyu, genellikle oksijence zengindir. Akarsuyun aşağısındaki sular, organik maddelerce zenginleşmenin olduğu kısımlar dışında önemli miktarda oksijen içerebilir. Nehirlerdeki organik maddenin büyük bir bölümü, ağaçlık alanlardan gelen akarsulara karışan çözünmüş ya da küçük parçalara bölünmüş maddelerden oluşmaktadır.

Jeolojik Özellikler Kaynaktaki akarsu kanalları, çoğunlukla dardır ve taşlık zemine sahiptir; sığ ve derin kısımlar değişimli olarak birbirini izler. Nehirler aşağıya doğru gittikçe genellikle genişler, kıvrılır ve yayılır. Nehirlerin tabanı, çoğunlukla, uzun zaman periyodu boyunca biriktirilmiş sedimentlerden oluşan alüvyonla kaplıdır.

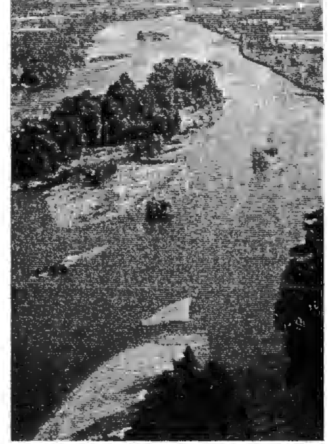
Fotosentez Yapan Organizmalar Otlaklardan ya da çöllerden akan akarsular, fitoplankton ya da köklü sucul bitkiler bakımından zengin olabilir.

Heterotroflar Kirletilmemiş nehirler ve akarsularda yaşayan omurgasızlar ve balıklarda büyük çeşitlilik görülür; bu hayvanlar, dikey zonlara göre yayılış göstermektedirler. Ilıman ya da tropikal ormanlarda akan akarsularda, karasal vejetasyondan gelen organik maddeler, sucul tüketiciler için birincil besin kaynağıdır.

İnsan Etkisi Kentsel, tarımsal ve endüstriyel kirlilik, su kalitesini bozar ve sucul canlıları öldürür. Baraj yapımı ve sel baskınlarını kontrol altına alma çabaları, akarsu ve nehir ekosistemlerinin doğal işlevine zarar vermekte ve alabalıklar gibi göç eden türleri tehlikeye sokmaktadır.



Büyük Smoky Dağlarında akan akarsuyun kaynak kısmı



Loire Nehrinin (Fransa'da) kaynak kısmından uzaktaki bir bölgesi

Estuari Alanlar



Birleşik Devletlerin güneydoğusunda yer alan bir estuari

Fiziksel Ortam **Estuari**, nehir ve deniz arasındaki geçiş alanıdır. Gel-git sırasında deniz suyu yükseldiğinde, su estuari kanalına girer; su alçaldığında ise kanaldan geriye denize çekilir. Yoğunluğu daha yüksek olan deniz suyu, sıklıkla, kanalın taban kısmını işgal eder ve yüzeyde yer alan yoğunluğu daha düşük olan nehir suyu ile karışımı az olur.

Kimyasal Ortam Estuari sistemler içerisindeki tuzluluk, uzaklığa göre, hemen hemen tatlısu tuzluluğundan deniz suyu tuzluluğuna doğru değişkenlik göstermektedir. Tuzluluk, aynı zamanda, gel-git sırasında suların alçalıp yükselmesine göre de değişir. Nehirlerden gelen besin maddeleri, estuari sistemlerini, sulak alanlar gibi en verimli biyomlar haline getirmektedir.

Jeolojik Özellikler Estuarin sistemdeki akış modeli, gel-git suları ve nehir suları tarafından getirilen sedimentler ile birlikte, gel-git kanalları, adalar, doğal su setleri ve çamur düzlüklerinden oluşan karmaşık bir ağ yaratmaktadır.

Fotosentez Yapan Organizmalar Tuzlu bataklık otları ve fitoplanktonik organizmaları kapsayan algler, estuarin sistemlerde temel üreticilerdir.

Heterotroflar Estuarin sistemler, insanların besin olarak tükettiği birçok balık türüne, bol miktarda solucana, istiridye ve yengece ev sahipliği yapar. Birçok denizel omurgasız ve balık, estuarin sistemleri üreme alanı olarak kullanır ya da bu sistemleri kullanarak daha yukarı kısımlarda yer alan tatlısu habitatlarına göç eder. Estuarin sistemler, aynı zamanda, su kuşları için ve bazı denizel memeliler için önemli beslenme alanlarıdır.

İnsan Etkisi Su tutma, zeminin taranması ve akarsularla gelen kirlilik, dünya genelinde estuari sistemleri bozmuştur.

İntertidal Zonlar

Fiziksel Ortam **İntertidal zon**, çoğu deniz kıyısında günde iki kez suların yükselmesiyle periyodik olarak sular altında kalan zondur. Daha yukarıda kalan kısımlar, havaya daha uzun süre maruz kalır, sıcaklık ve tuzluluk bakımından daha büyük varyasyon sergiler. İntertidal zonun daha yukarı kısımlarından daha aşağı kısımlarına doğru fiziksel koşullardaki değişiklikler, fotoğrafta görüldüğü gibi birçok organizmanın dağılımını belirli tabakalarla sınırlar.



Oregon kıyılarında kayalık intertidal zon

Kimyasal Ortam Oksijen ve besin maddelerinin düzeyi, genellikle daha yüksektir ve gel-git olayının her döngüsünde yenilenmektedir.

Jeolojik Özellikler İntertidal zonların genellikle ya taşlık ya da kumlu olan taban materyali, intertidal zonda yaşayan organizmalar arasında belirli bir davranışın ya da anatominin seçilmesine yol açar. Körfezlerin ya da kıyı çizgilerinin konfigürasyonu, gel-gitlerin büyüklüğünü ve intertidal zonda yaşayan organizmaların dalga hareketlerine maruz kalma süresini ve kapsamını etkiler.

Fotosentez Yapan Organizmalar Özellikle intertidal zonun aşağı kısımlarında, kayalara tutunarak yaşam süren denizel alglerin çeşitliliği ve biokütlesi yüksektir. Şiddetli dalgalara maruz kalan kumlu intertidal zonlar, genellikle, bağlı bitkilerden ya da alglerden yoksundur; oysa, korunmuş körfezlerdeki ya da lagünlerdeki kumlu intertidal zonlar, çoğunlukla deniz çimleri ve algleri bakımından zengindir.

Heterotroflar Kayalık intertidal ortamın hayvanlarının çoğu, onların sert zemine tutunmasını sağlayan yapısal adaptasyonlara sahiptir. Hayvanların kompozisyonu, bollukları ve çeşitliliği, intertidal zonun üst kısmından aşağı kısmına doğru değişkenlik gösterir. Çamurlu ya da kumlu intertidal zonda bulunan hayvanların çoğu, solucanlar, midyeler, avcı kabuklular gibi hayvanlar olup kendilerini zemine gömerler ve gel-git olayı sırasında suların getirdiği besin kaynaklarıyla beslenirler. Yaygın olarak bulunan diğer hayvanlar, süngerler, denizşakayıkları, derisidikenliler ve küçük balıklardır.

İnsan Etkisi Petrol kirliliği, intertidal alanların pek çoğunun yapısını bozmuştur. Su dalgalarından ve fırtınalardan kaynaklanan erozyonu indirgemek üzere kaya duvarlarının ve bariyerlerin inşa edilmesi, bazı yerlerde bu zonu bozmuştur.

Okyanus Pelajik Zonu

Fiziksel Ortam. **Okyanus pelajik zonu**, Rüzgarların yarattığı okyanus akıntıları sayesinde sürekli karıştırılan çok büyük hacme sahip açık mavi su bölgesidir. Suyun berraklığının yüksek olmasından dolayı, fotik zon, denizel kıyı sularındakinden daha derinlere kadar uzanır.

Kimyasal Ortam Oksijen düzeyi, genellikle yüksektir. Besin maddelerinin konsantrasyonu, genellikle, kıyı sularındakinden daha düşüktür. Yıl boyunca sıcaklık tabakalaşması meydana geldiğinden okyanus pelajik zonunun bazı tropikal alanları, ılıman okyanuslara göre besin maddelerinin konsantrasyonu daha düşüktür. Sonbahar ve ilkbahar mevsimleri arasında ortaya çıkan alt-üst olma olayı, ılıman ve yüksek enlemlerdeki okyanus alanlarının fotik zonlardaki besin maddelerini yeniler.

Jeolojik Özellikler Bu biyom, Dünya yüzeyinin yaklaşık %70'ini kapsar ve ortalama derinliği, hemen hemen 4000 metredir. Okyanustaki en derin nokta, yüzeyden 10.000 metreden daha fazla aşağıdadır.



Hawaii Adasında açık okyanus bölgesi

Fotosentez Yapan Organizmalar Baskın fotosentetik organizmalar, fotosentetik bakterileri de kapsayan fitoplanktonik organizmalardır; bu organizmalar, okyanus akıntılarıyla sürüklenir. İlkbaharda suyun alt-üst edilmesi, ılıman okyanuslardaki besin maddelerini yenileyerek fitoplanktonların artışını sağlar. Bu biyomun çok büyük kapsamından dolayı, fotosentetik planktonik organizmalar, Dünya'daki fotosentez faaliyetinin yaklaşık yarısından sorumludur.

Heterotroflar Bu biyomda en bol bulunan heterotroflar, zooplanktonik organizmalardır. Bu protistler, solucanlar, kopepodlar, karides benzeri kriller, denizanaları, omurgasızların küçük larvaları ve balıklar, fotosentez yapan planktonik organizmalar üzerinden beslenir. Okyanus pelajik zonu, aynı zamanda, büyük mürekkepbalıkları, balıklar, deniz kaplumbağaları ve denizel memeliler gibi serbest yüzen hayvanları içerir.

İnsan Etkisi. Balıkların aşırı avlanması, Dünya'daki tüm okyanuslarda balık stoklarını tüketmiştir; aynı zamanda atılan atıklar nedeniyle okyanuslar kirletilmiştir.

İnceleme Sucul Biyomlar

Mercan Resifleri

Fiziksel Ortam **Mercan resifleri**, büyük ölçüde, mercanların kalsiyum karbonat iskeletlerinden oluşmuştur. Sığ bölgelerde resif oluşturan mercanlar, özellikle adalarda ve bazı kıtaların kenar kısımları boyunca, berraklığı yüksek sulara sahip ve nispeten kararlı olan tropikal denizel ortamların fotik zonunda yaşarlar. Bu mercanlar, 18-20°C sıcaklığın altındaki ve 30°C sıcaklığın üstündeki sıcaklıklara duyarlıdır. Derin deniz mercanları, 200-1500 metre derinlikler arasında bulunurlar; sığ sularda bulunan mercanlara göre daha az bilinirler; fakat sığ alanlarda resif oluşturanlar mercanlar kadar çeşitlilikte canlı barındırırlar.

Kimyasal ortam Mercanlar, yüksek düzeyde oksijen ister; fazla miktarda tatlısu ve besin maddesi girişi bu canlıları saf dışı bırakır.

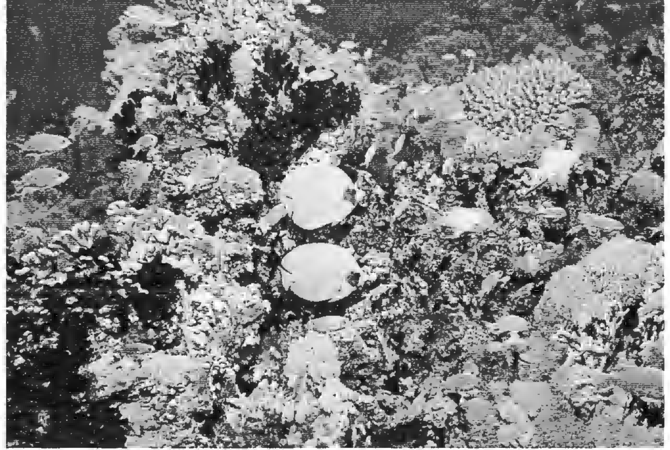
Jeolojik Özellikler Mercanlar, tutunmak için katı maddelere gereksinim duyar. Tipik bir mercan resifi, genç ve yüksek bir adada *kıyı resifi* olarak oluşmaya başlar, daha sonra adanın gelişim aşamalarında kıyıdan uzakta *bariyer resifini* oluşturur ve eski ada sular altında kalınca *mercan atolünü* meydana getirir.

Fotosentez Yapan Organizmalar Mercanların dokusu içerisinde yaşayan birhücreli alglerin oluşturduğu mutualistik ilişki, mercanlara organik moleküller sağlar. Resiflerin üzerinde gelişen çeşitlilik gösteren çok hücreli, kırmızı ve yeşil algler de fotosenteze önemli miktarda katkı yapar.

Heterotroflar

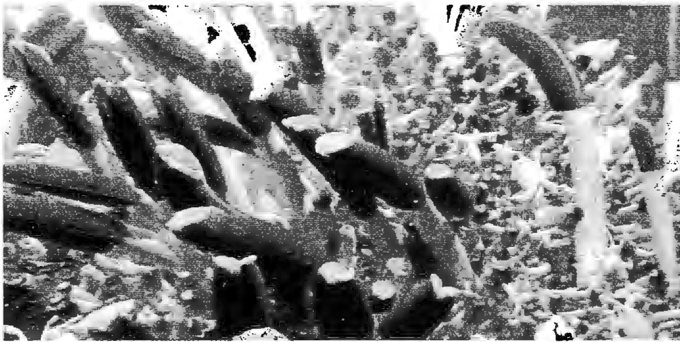
Cnidaria şubesinin (bakınız Bölüm 33) çeşitlilik gösteren bir grubu olan mercanların kendileri, mercan resiflerinin baskın hayvanlarıdır. Bununla birlikte, balık ve omurgasız hayvan çeşitliliği son derece yüksektir. Mercan resiflerindeki tüm hayvan çeşitliliği, tropikal ormanlarınkiyle boy ölçüşür.

İnsan Etkisi Aşırı balık avcılığı ve mercan iskeletlerinin toplanması, mercanların ve resif balıklarının populasyonlarını indirgemiştir. Küresel ısınma ve kirlilik, büyük boyutta mercan ölümlerine katkı yapabilir. Akuakültür için kıyılarda mangrov ağaçlarının yetiştirilmesi, resif balıklarının birçoğunun yumurta bırakma alanlarını indirgemiştir



Kızıldeniz'de bir mercan resifi.

Denizel Bentik Zon



Derin deniz sıcak su kaynağı ağzındaki bir komünite.

Fiziksel Ortam **Denizel bentik zon, neritik** zon denen kıyı bölgesinin ve pelajik zon denen açık su bölgesinin yüzey sularının altında kalan deniz tabanından oluşur (bakınız Şekil 52.13b). Sığ olan kıyıya yakın alanlar hariç denizel bentik zon, güneş ışığı almaz. Su sıcaklığı derinliğe bağlı olarak azalırken basınç artar. Sonuç olarak, çok derin bentik ya da abissal zonda yaşayan organizmalar, sürekli soğuğa (yaklaşık 3°C) ve çok yüksek su basıncına uyum sağlamıştır.

Kimyasal Ortam Oksijen, genellikle, organik maddeler bakımından zengin olan alanlar dışında, çeşitli hayvanların yaşamını desteklemeye yetecek kadar mevcuttur.

Jeolojik Özellikler Yumuşak sedimentler, bentik zonun çoğunu kaplar. Bununla birlikte, resifler, deniz altındaki dağlar ve yeni okyanus tabakaları üzerinde taşlık alanlar da vardır.

Fotosentez Yapan Organizmalar Fotosentez yapan canlılar olarak, su yosunları ve ipliksi algler, kendilerini destekleyecek kadar yeterli ışığı alan sığ bentik alanlarla sınırlanmıştır. Fotoğrafta görüldüğü gibi, özgün canlı toplulukları, **derin deniz sıcak su kaynaklarının ağız kısımlarının** yakınlarında bulunurlar. Karanlık ve sıcak olan bu ortamda besin üreticiler, çözünmüş sülfat (SO_4^{2-}) içeren sıcak su reaksiyonu ile oluşan H_2S'i oksitleyerek enerji elde eden kemoototrof prokaryotlardır (bakınız Bölüm 27).

Heterotroflar Neritik bölgedeki bentik komüniteler, birçok omurgasızı ve balıkları içerir. Fotik zonun ötesinde çoğu tüketici, tamamıyla yukarıdan gelecek olan organik maddelere bağımlıdır. Derin deniz sıcak su kaynaklarının ağız kısımlarında yer alan komünitenin hayvanları arasında, uzunlukları 1 metreden daha fazla olan dev tüp solucanları (soldaki resimde gösterilmiştir) yer alır. Bu solucanlar, bünyelerinde simbiyotik olarak yaşayan kemoototrof prokaryotlar tarafından beslenir. Aralarında eklembacaklıların ve derisidikenlilerin yer aldığı birçok diğer omurgasız da sıcak su kaynaklarının ağız kısmında bol miktarda yer alır.

İnsan Etkisi Aşırı balık avcılığı, batı Atlas Okyanusu kıyılarında (Grand Banks, Newfoundland) morina balığı gibi bentik balık populasyonlarını katletmiştir. Organik atıkların atılması, oksijenden yoksun bentik alanlar yaratmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 52.3

İlk iki soru, Şekil 52.16'ya gönderi yapmaktadır.

1. Okyanus pelajik zonunun fotosentez yapan baskın organizmaları, neden bentik lagler ya da köklü bitkiler değil de fitoplanktonik organizmalardır?
2. **BAĞLANTI KUR** Estuarin sistemde yaşayan birçok organizma, gel-git olayı sırasında suların yükselip alçalmasıyla her gün tatlısu ve tuzlu su koşullarıyla karşı karşıya kalır. Kavram 44.1 (ss. 953-958) öğrendiklerinize dayanarak bu koşulların değişmesinin bu organizmaların yaşamını sürdürürken karşılaştıkları sorunları açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir barajın arkasında biriken suyun bırakılması, çoğunlukla rezervuarın dip tabakalarından olmaktadır. Yaz mevsiminde barajın aşağısında kalan nehir bölgesinde bulunan balık türlerinin, baraj olmayan nehirlerde bulunan balıklara göre daha soğuk suyu mu ya da daha sıcak suyu mu tercih edecektir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 52.4

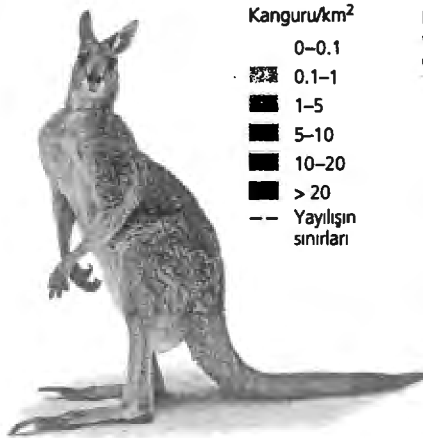
Canlılar ve çevre arasındaki etkileşimler, türlerin dağılımını sınırlar

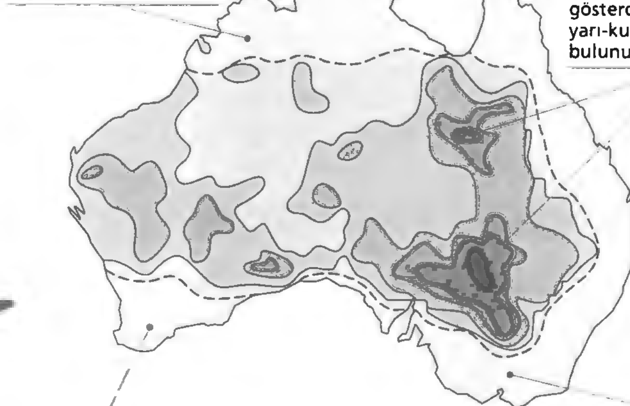
Bu bölümde şimdiye kadar, Dünyanın iklimini, karasal ve sucul biyomların özelliklerini gözden geçirdik. Aynı zamanda, ekologların üzerinde çalıştıkları biyolojik düzeylerin yelpazesini sunduk (bakınız Şekil 52.2). Bu bölümde, ekologların Şekil 52.1'de gösterilen alaca kurbağa gibi türlerin dağılımını kontrol eden faktörleri nasıl saptadığını inceleyeceğiz.

Türlerin dağılımları, zaman süreci içerisinde gerçekleşen hem ekolojik hem de evrimsel etkileşimlerin bir sonucudur. Bireylerin evrimleşmeye yol açan üreme yeteneklerindeki ve yaşamlarını sürdürmedeki farklılıklar, *ekolojik zaman* içerisinde meydana gelir; ekolojik zaman, canlılar ve çevreleri arasındaki etkileşimlerin dakika dakika zaman dilimidir. Canlılar, *evrimsel zaman* içerisinde, birçok kuşaklık zaman dilimi boyunca doğal seçme yoluyla çevrelerine uyum sağlarlar. Ekolojik zaman içerisinde olayların evrimleşmeye nasıl yol açtığının bir örneği, Galápagos ispinozlarının gaga derinliği için olan seçilimdir (bakınız Şekil 23.1 ve 23.2). Daphne Major Adasında, daha iri ve derin gagaya sahip ispinozlar, kurak dönemlerde ortamda mevcut olan daha iri ve sert kabuklu tohumları yiyebildiklerinden yaşamlarını daha iyi sürdürebilirler. Kurak dönemde yeterli miktarda bulunmayan ve hem daha küçük hem de daha yumuşak olan tohumlara gereksinim duyan sığ gagalı ispinozların yaşam sürdürme ve çoğalma olasılıkları daha azdır. Bu türde gaga derinliği kalıtsal bir özellik olduğundan, ispinozların kuraklığın arkasından meydana gelecek olan döllerinin sahip olduğu gagalar, önceki kuşaklardakinden daha derin olacaktır.

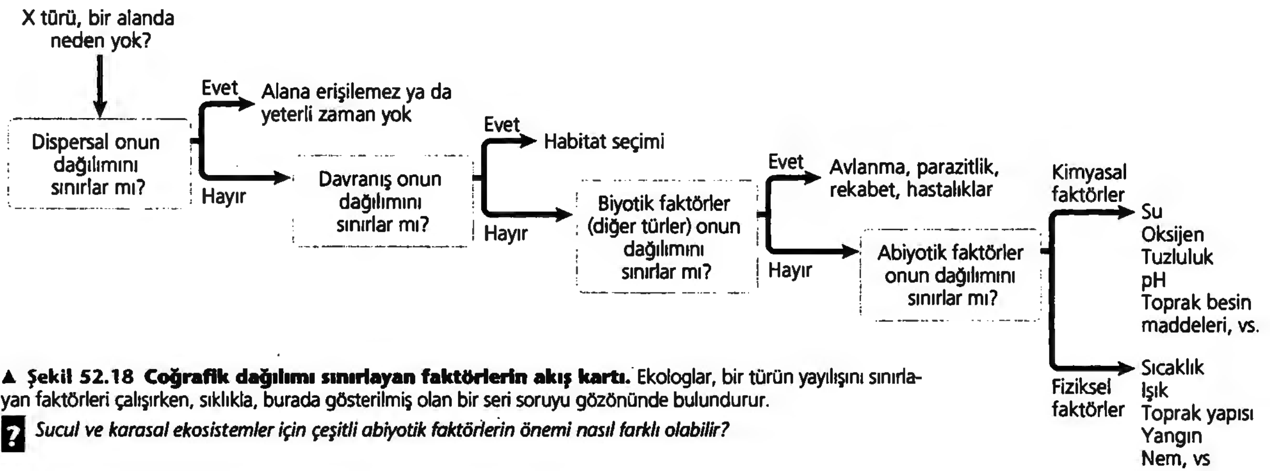
Biyologlar, canlıların küresel ve bölgesel dağılım modellerini uzun zaman önce tanımlamışlardır (Bölüm 22'deki biyocoğrafya konusuna bakınız). Örneğin, kangurular, Dünyada Avustralya dışında başka hiçbir yerde bulunmaz. Ekologlar, sadece, türler *nerede* bulunur sorusunu sormaz, aynı zamanda onların bulundukları yerde *niçin* bulunduklarını da sorarlar. Hangi faktörler, onların dağılımını etkiler? Ekologlar, bu sorulara cevap araştırırken canlıların yayılışını ve bolluğunu etkileyen biyotik ve abiyotik faktörler üzerine odaklanırlar.

Şekil 52.17'de, bir türün, yani bu örnekte kızıl kangurunun (*Macropus rufus*) dağılımını etkileyebilen iki çeşit faktör örneği gösterilmiştir. Şekilde görüldüğü gibi kızıl kanguru, Avustralya'nın iç kesimlerinde yer alan yağmurun nispeten seyrek yağdığı ve değişkenlik gösterdiği birkaç alanda daha bol olarak bulunmaktadır. Kangurular, kıtanın çevresinde yer alan iklimin daha nemli olduğu çoğu alanda bulunmaz.





▲ **Şekil 52.17 Havadan yapılan gözlemlere dayanarak, kızıl kangurunun Avustralya'daki yayılışı ve bolluğu.**



▲ **Şekil 52.18 Coğrafik dağılımı sınırlayan faktörlerin akış kartı.** Ekologlar, bir türün yayılışını sınırlayan faktörleri çalışırken, sıklıkla, burada gösterilmiş olan bir seri soruyu gözönünde bulundurur.

? *Sucul ve karasal ekosistemler için çeşitli abiyotik faktörlerin önemi nasıl farklı olabilir?*

İlk bakışta, bu dağılım bize, abiyotik faktörlerin -yağış miktarı ve değişkenliği- kızıl kangurunun yaşadığı yeri doğrudan belirlediğini çağrıştırabilir. Ancak iklim, kızıl kanguru populasyonunu, patojenler, parazitler, avcılar, rekabet eden türler ve besin durumu gibi biyotik faktörler yoluyla dolaylı olarak da etkileyebilir. Ekologlar, genellikle, türün dağılımını açıklamaya giriştiklerinde çok sayıda faktörü ve alternatif hipotezi düşünmeye gereksinim duyar.

Ekologların böyle bir açıklamaya nasıl ulaştıklarını görmek için **Şekil 52.18**'de verilmiş olan akış kartındaki bir seri soru üzerinde çalışalım.

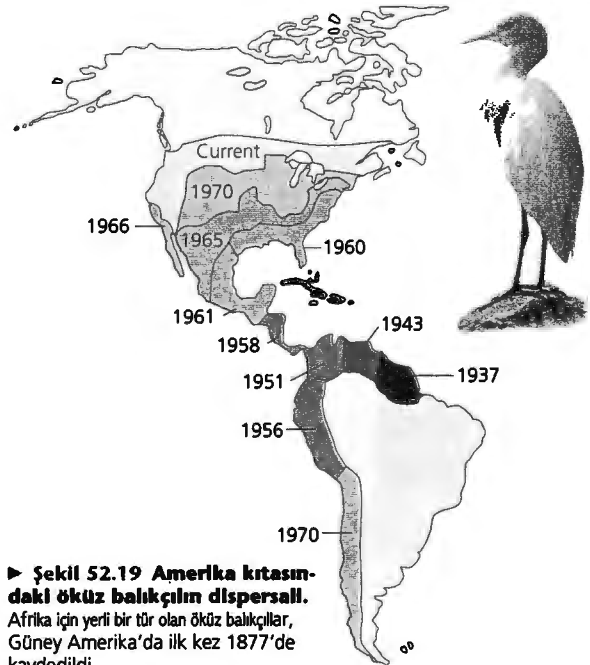
Dispersal ve Dağılım

Canlıların küresel dağılımına büyük ölçüde katkı yapan faktörlerden bir tanesi **dispersaldır**; dispersal, bireylerin ya da gametlerin, oluştukları alandan ya da populasyon yoğunluğunun yüksek olduğu merkezlerden uzaklaşacak şekilde hareketidir. Evrim teorisi bağlamında türlerin dağılımı üzerinde çalışan bir biyocoğrafyacı, kangurunun Kuzey Amerika'da neden bulunmadığına ilişkin bir hipotez kurarken dispersali kullanabilir: Bir bariyer, onların kıtaya ulaşmasını engellemiş olabilir. Karaya bağımlı olan kangurular, kendi güçleriyle Kuzey Amerika'ya ulaşamazken, bazı kuş türleri gibi daha kolay yayılış gösteren diğer canlılar bunu başarmıştır. Canlıların dispersali, evrimde coğrafik yalıtımın rolünü anlamada (bakınız Bölüm 24) önemli olduğu gibi, günümüzde gördüğümüz türlerin genişçe dağılım şekillerini -bu bölümde daha önce tartıştığımız Pasifik diyatomlarınınki gibi-anlamada da çok önemlidir.

Doğal Yayılış Alanının Genişlemesi ve Uyumsal Açılım

EVRİM Dispersalin önemi, canlılar daha önce bulunmadıkları bir alana ulaştıkları zaman, en belirgin şekilde ortaya çıkar. Örneğin, 200 yıl önce, öküz balıkçıl (*Bubulcus ibis*) sadece Afrika'da ve güneybatı Avrupa'da bulunmaktaydı. Fakat, 1800'lü yılların sonlarına doğru, bu kuşlardan bazıları Atlas okyanusunu geçmeyi başardı ve kuzeydoğu Güney Amerika'ya yerleşti. Öküz balıkçıl buradan kademe kademe hem güneye doğru hem de kuzeye doğru yayılarak Orta Amerika'ya ve Kuzey Amerika'ya ulaştı ve 1960'da Florida'ya vardı (**Şekil 52.19**). Günümüzde, öküz balıkçıllar, Birleşik Devletlerin Pasifik kıyıları kadar batıda ve güney Kanada kadar kuzeyde olacak şekilde yayılmış kuluçkaya yatan populasyonlara sahiptir.

Nadiren, böyle uzun mesafeli dispersal, uyumsal açılıma yol açabilir; uyumsal açılım, bir atasal türün, birçok ekolojik nişi dolduran yeni türlere hızla evrimleşmesi olayıdır (bakınız Bölüm 25). Hawaii gümüşi kılıç bitkilerindeki inanılmaz çeşitlilik, sadece Kuzey Amerika kökenli *Madia* cinsine ait atasal bitkilerin uzun mesafeli dispersali ile mümkün olan bir uyumsal açılım bir örneğidir (bakınız Şekil 25.20).



▶ **Şekil 52.19 Amerika kıtasındaki öküz balıkçılın dispersali.** Afrika için yerli bir tür olan öküz balıkçıllar, Güney Amerika'da ilk kez 1877'de kaydedildi.

Doğal yayılış alanının genişlemesi, açıkça, dispersalin dağılma üzerindeki etkisini göstermektedir. Bununla birlikte, böyle dispersal olaylarını doğrudan gözlemek için fırsatlar nadirdir. Bu nedenle ekologlar, genellikle, türlerin dağılımlarını sınırlamada dispersalin rolünü daha iyi anlamak için deneysel metotlara dönerler.

Tür Nakilleri

Ekologlar, dispersalin yayılışı sınırlayan anahtar faktör olup olmadığını saptamak için, bir türün daha önce bulunmadığı alana tesadüfen ya da isteyerek sokulmasının ortaya çıkardığı sonuçları gözlemleyebilir. Nakledilme işleminin başarılı olduğunu düşünmek için, bazı organizmalar, bu yeni alanda sadece yaşamlarını sürdürmekle kalmayıp aynı zamanda üremelerini de gerçekleştirebilmelidir. Eğer nakledilen başarılıysa, o zaman, bu türün *potansiyel* yayılış alanının, *gerçek* yayılış alanından daha geniş olduğunu söyleyebiliriz; başka bir değişle, bu türün halihazırda bulunmadığı belirli bazı alanlarda *yaşayabildiği* sonucuna varırız.

Yeni coğrafik alanlara sokulan türler, çoğunlukla, sokulmuş oldukları alandan çok daha uzaklara yayılmak suretiyle komüniteleri ve ekosistemleri bozarlar (bakınız Bölüm 56). Sonuç olarak, ekologlar, türleri nadiren yeni coğrafik bölgelere sokarlar. Bunun yerine, ekologlar, bir tür başka amaçlar için alana sokulduğunda – örneğin av hayvanları gibi ya da zararlıların avcıları gibi türlerin isteyerek alana sokulması, ya da bir tür yanlışlıkla alana girmişse- bunun sonuçlarını kaydederler.

Davranış ve Habitat Seçimi

Nakil deneylerinin göstermiş olduğu gibi, bazı canlılar, işgal edilmemiş alanlara fiziksel olarak yayılabilme yeteneğine sahip olmasına karşın potansiyel yayılış alanının tümünü işgal etmemektedir. Şekil 52.18'deki soru hattımızı takip edersek, davranış, böyle vakalarda dağılımı sınırlamada rol oynar mı? Bireyler, habitatlar uygun olduğu durumda bile belirli habitatlara girmekten sakınıyorsa, organizmaların dağılımı, habitat seçme davranışıyla sınırlanıyor olabilir.

Habitat seçimi, tüm ekolojik süreçlerin en az anlaşılanlardan birisi olmasına karşın, böceklerdeki bazı örnekler çok sıkı bir şekilde çalışılmıştır. Dişi böceklerin, çoğunlukla, çok dar bir uyarı setine yanıt olarak yumurtalarını bırakması, böceklerin dağılımını belirli konak bitkilerle sınırlayabilir. Örneğin, Avrupa mısır kurdunun larvaları, çok çeşitli bitkiler üzerinde beslenebilir, fakat nerdeyse sadece mısır üzerinde bulunur. Çünkü yumurta bırakan dişiler, bu bitki tarafından üretilen kokular tarafından cezp edilir. Habitat seçme davranışı, bu böceği belirgin olarak, mısırın bulunduğu coğrafik alanlara sınırlamıştır.

Biyotik Faktörler

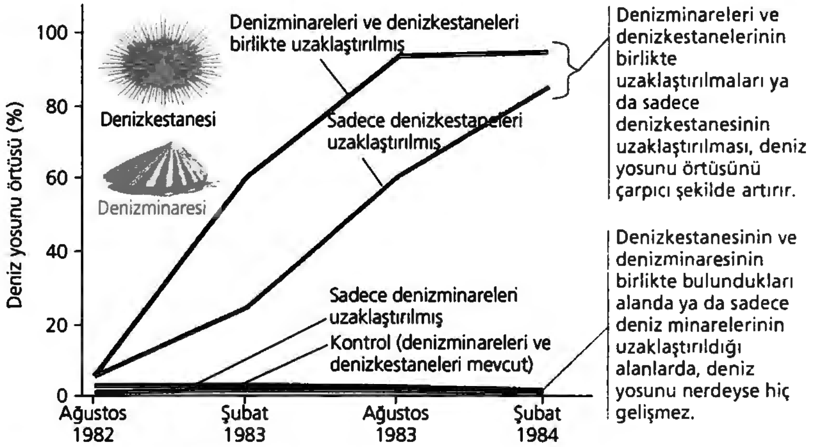
Eğer davranış, bir türün dağılımını sınırlamaz ise bizim bir sonraki sorumuz, biyotik faktörlerin -yani diğer türlerin- sorumlu olup olmadığıdır. Çoğunlukla predatörler (avlarını öldüren canlılar) ya da herbivorlar (bitkileri ya da algleri yiyen canlılar), bir türün yaşama ve çoğalma yeteneğini sınırlar. **Şekil 52.20**, yiyecek olarak kullanılan bir türün dağılımını sınırlayan bir herbivor olan denizkestanesinin özgül durumunu açıklamaktadır.

▼ **Şekil 52.20** **SORGULAMA**

Denizkestanesinin beslenmesi, deniz yosununun dağılımını sınırlar mı?

DENEY Avustralya'daki Sydney Üniversitesinden W. J. Fletcher, denizkestanelerinin uzaklaştırıldığı bir alana daha fazla miktarda deniz yosununun yayıldığını gördükten sonra, denizkestanelerinin belirli bir ekosistemde sınırlayıcı biyotik faktör olduklarını anladı. Denizkestanesinin etkisini, deniz yosunu yiyen bir yumuşakça olan denizminaresininkinden ayrı kılmak için, kontrol alanına komşu olan çalışma alanlarından sadece denizkestanelerini, sadece deniz minarelerini ya da her ikisini birlikte uzaklaştırdı.

BULGULAR Fletcher, deniz yosununun gelişmesi bakımından denizkestaneli ve denizkestanesiz alanlar arasında büyük farklılık olduğunu gözlemledi.



SONUÇ Denizminareleri ve denizkestanelerinin birlikte ortamdan uzaklaştırılmasının deniz yosunu örtüsünde en büyük artışla sonuçlanmış olması, her iki türün de deniz yosununun dağılımı üzerinde etkisi olduğuna işaret etmektedir. Fakat sadece denizkestanelerinin kaldırılması deniz yosunu gelişimini büyük ölçüde artırırken, sadece denizminarelerinin kaldırılmasının çok az etkisi olmuştur. Fletcher, deniz yosununun dağılımını sınırlamada denizkestanelerinin çok daha büyük etkiye sahip olduğu sonucuna vardı.

KAYNAK W. J. Fletcher, Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals, *Ecological Monographs* 57:89–109 (1987).

EĞER ÖYLE İSE? Deniz yosunu örtüsündeki artış, denizkestanesi ve denizminaresi ortamdan kaldırıldığı zaman, en fazla olmuştur. Bu sonucu nasıl açıklayabilirsiniz?

Bazı denizel ekosistemlerde, denizkestaneleri ve deniz yosunlarının (kelp gibi çok hücreli algler) bolluğu arasında, çoğunlukla ters ilişki vardır. Denizkestanelerinin deniz yosunları ve diğer algler üzerinde beslendikleri yerlerde, deniz yosunları yaygın büyük alanlar oluşturmaz. Şekil 52.20'de açıklandığı gibi, Avustralyalı araştırmacılar, deniz yosunu dağılımını sınırlayan biyotik faktörün denizkestaneleri olduğu şeklindeki hipotezi test etti. Denizkestaneleri deneysel alandan uzaklaştırıldığında, deniz yosunu örtüsünün çarpıcı şekilde artış göstermesi, deniz yosunlarının dağılımının denizkestaneleri tarafından sınırlandığını göstermektedir.

Avlanma ve otla beslenmeye ilave olarak, tozlaştırıcıların varlığı ya da yokluğu, besin kaynakları, parazitler, patojenler ve rekabet eden canlılar, türlerin dağılımı üzerinde biyotik sınırlayıcı olarak işlev görürler. Sınırlamanın en çarpıcı vakaları, insanlar, yerli olmayan (egzotik) predatörleri ya da patojenleri yeni alanlara yanlışlıkla ya da isteyerek soktuğunda ve yerli türler ortadan kalktığı zaman, meydana gelir. Bunun etkilerinin örnekleriyle Bölüm 56'da karşılaşacaksınız; biz orada koruma biyolojisini tartışacağız.

Abiyotik Faktörler

Şekil 52.18'deki akış kartında yer alan son soru, sıcaklık, su, oksijen, tuzluluk, güneş ışığı ya da toprak gibi abiyotik faktörlerin, bir türün dağılımını sınırlayıp sınırlayamayacağını göz önüne almaktadır. Eğer bir alandaki fiziksel koşullar, bir türün yaşamasına ve üremesine izin vermezse, o zaman o tür orada bulunmayacaktır. Bu tartışmamız boyunca, çoğu abiyotik faktörün, uzay ve zaman boyutunda önemli ölçüde değişeceğini akılda tutmak lazım. Abiyotik faktörlerin günlük ve yıllık dalgalanmaları, bölgesel ayrılıkları belirsizleştirebilir ya da şiddetlendirebilir. Ayrıca canlılar, bazı stres yaratan koşullardan, uyuşukluk ya da kış uykusuna yatma gibi davranışlarla geçici olarak kaçınabilir.

Sıcaklık

Çevre sıcaklığı, biyolojik süreçler üzerindeki etkisinden dolayı, canlıların dağılımında önemli bir faktördür. Eğer hücrelerin içerdiği su donarsa (0°C'nin altındaki sıcaklıkta) hücreler parçalanabilir ve çoğu organizmanın proteinleri 45°C'nin üstündeki sıcaklıklarda denatüre olur. Çoğu organizma, belirli çevre sıcaklığı aralığında en iyi şekilde işlevini yerine getirir. Bu aralığın dışında kalan sıcaklıklar, iç sıcaklıklarını düzenlemek için bazı hayvanları, memelilerin ve kuşların yaptığı gibi, enerji harcamaya zorlayabilir (bakınız Bölüm 40). Sıra dışı adaptasyonlar, termofilik prokaryotlar gibi (bakınız Bölüm 27) bazı organizmalara, diğer canlıların yaşayamayacağı sıcaklık sınırları dışında yaşama yeteneği kazandırır.

Su ve Oksijen

Habitatlar arasında suyun mevcudiyetindeki dramatik değişim, türlerin dağılımında bir başka önemli faktördür. Deniz kıyısında ya da gelgit bölgesindeki sulak alanlarda yaşayan türler, sular geri çekildiğinde kuruyabilir (buharlaşarak kuruma). Karasal canlılar, hemen her zaman kuruma tehdidiyle karşılaşırlar; ve karasal türlerin dağılımı, suyu elde etme ve koruma yeteneklerini yansıtır. Şekil 52.1'de alaca kurbağa gibi çoğu amfibi, nemli ve ince derilerini gaz alışverişi için kullandıklarından kurumaya karşı oldukça duyarlıdır. Bölüm 44'de açıklandığı gibi, çölde yaşayan canlılar kurak ortamda suyu elde etmek ve korumak için, çeşitli adaptasyonlar sergilerler.

Su, sucul ortamlarda ve su basmış topraklardaki oksijen durumunu etkiler. Oksijen su içerisine yavaşça difüze olduğundan, oksijenin konsantrasyonu bazı sucul sistemlerde ve topraklarda düşük olabilir; ve hücre solunumunu ve diğer fizyolojik süreçleri sınırlayabilir. Derin okyanuslar ve derin göllerin sularında ve organik maddelerin yoğun olduğu sedimentlerde, oksijen konsantrasyonları özellikle düşük olabilir. Su baskınlarına maruz kalan sulak alan toprakları, düşük oksijen içeriğine sahip olabilir. Mangrov ve diğer ağaçlar, sudan yukarıya doğru uzanan özelleşmiş köklere sahiptir ve bu kök sistemi oksijeni elde etmeye yardım eder (bakınız Şekil 35.4). Su basan sulak alanların aksine, akarsuların ve nehirlerin yüzey suları, atmosferle hızlı bir şekilde gaz alışverişinden dolayı daha iyi bir şekilde oksijenlenme eğilimindedir.

Tuzluluk

Bölüm 7'de öğrendiğiniz gibi oramdaki suyun tuz konsantrasyonu, canlıların ozmos yoluyla su dengesini etkiler. Sucul hayvanların çoğu, kendilerini sınırlayan ozmoregülasyon yetenekleri nedeniyle ya tatlısu ya da tuzlu su habitatlarında sınırlı kalmışlardır (bakınız Bölüm 44). Çoğu karasal organizma, fazla tuzu özelleşmiş bezlerinden salgılamak suretiyle ya da dışkı ve idrar içerisinde dışarıya atabilmesine karşın, tuz yatakları ve yüksek tuzluluğa sahip diğer habitatlar, tipik olarak çok az sayıda bitki ve hayvan türüne sahiptir.

Tatlısu akarsuları ve okyanuslar arasında göç eden somon balıkları, ozmoregülasyonu gerçekleştirmede hem davranışsal ve hem de fizyolojik mekanizmaları kullanır. Bünyelerindeki tuz içeriğini dengelemeye yardım etmek için içtikleri suyun miktarını ayarlarlar; ve okyanusta olduklarında, onların solungaçları, tatlısudan tuz alma olayını bırakıp dışarıya tuz atmaya başlar.

Güneş Işığı

Fotosentez yapan canlılar tarafından absorblanan güneş ışığı, çoğu ekosistemi yürüten enerjiyi sağlamaktadır; ve çok az güneş ışığı, fotosentetik türlerin dağılımını sınırlayabilir. Ormanlarda, ağaçların taç kısımlarındaki yaprakların yaratmış olduğu gölge durumunun özellikle yoğun olması ışık için rekabetin olmasına yol açar; bu rekabet olayı özellikle orman zemininde büyüyen fideler arasında görülür. Sucul ortamlarda su derinliğinin her metresi, seçici olarak kırmızı ışığın yaklaşık %45'ini absorblar ve mavi ışığın yaklaşık %2'si ondan geçer. Sonuç olarak, sucul çevrelerdeki çoğu fotosentez, nispeten yüzeye yakın olarak gerçekleşir.



▲ **Şekil 52.21 Kanada'nın Banff Ulusal Parkı'nda alpinik ağaç hattı.** Yüksek yükseltilerde yaşayan canlılar, sadece yüksek düzeyde ultraviyole radyasyonuna maruz kalmaz, aynı zamanda dondurucu soğuklara, nem açığına ve kuvvetli rüzgarlara da maruz kalırlar. Ağaç hattının yukarısında, bu faktörlerin kombinasyonu, ağaçların yaşamasını ve büyümesini kısıtlar.

Çok fazla ışık da canlıların yaşamasını sınırlayabilir. Çöller gibi bazı ekosistemlerde ışık düzeyinin yüksek olması, eğer hayvanlar ya da bitkiler, buharlaşma yoluyla kendilerini soğutup ışıktan sakınmayı başaramazlarsa, sıcaklık stresini artırabilir (Bölüm 40). Yüksek irtifalarda atmosferin daha ince olması ve ultraviyole (UV) radyasyonunun daha az absorblanması nedeniyle, güneş ışınlarının, DNA ve proteinlere zarar verme olasılığı daha yüksektir. UV radyasyonu kaynaklı bozukluklar diğer abiyotik streslerle birleşince, ağaçların belirli bir yükseltinin yukarısında yaşam sürmesini önler; böylece, dağın yamaçlarında bir ağaç hattı görünümü ortaya çıkar (**Şekil 52.21**).

Kayalar ve Toprak

Mineral bileşimi, pH, kayaların ve toprağın fiziksel yapısı, bitkilerin ve onlar üzerinde beslenen hayvanların karasal ortamlardaki yayılışını sınırlar; böylece, karasal ekosistemlerin yamalı dağılımına katkı yapar. Toprağın pH'sı, aşın asidik ya da bazik koşullar yaratmak suretiyle doğrudan, ya da toksinlerin ve besin maddelerinin çözünürlüklerini etkilemek suretiyle dolaylı olarak canlıların dağılımını sınırlayabilir.

Nehir yatağını (substrat) yapan toprağın ve kayaların bileşimi, su kimyasını etkileyebilir; bu da, bu ortamda yaşayan organizmaları etkiler. Tatlısu ve deniz ortamlarında, substratın yapısı, substrata tutunabilen ya da substratı delen canlıları belirler.

Bu bölüm boyunca, biyotik ve abiyotik faktörlere bağlı olarak biyomların ve canlıların nasıl dağılım yaptıklarını gördünüz. Gelecek bölümde, Şekil 52.2'de özetlenmiş olan hiyerarşiyi izleyerek çalışmamızı sürdürürken biyotik ve abiyotik faktörlerin populasyonların ekolojisini nasıl etkilediği üzerinde yoğunlaşacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 52.4

1. Bir türün dispersalini (a) değiştirmek suretiyle ya da biyotik etkileşimlerini (b) değiştirmek suretiyle dağılımının genişlemesini neden olan insan aktivitelerine ilişkin örnekler veriniz.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Siz, geyiklerin tercihen ağaçların fidelerini yemek suretiyle ağaç türünün dağılımını sınırladığından şüpheleniyorsunuz. Bu hipotezi nasıl test edebilirsiniz?
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 25.20'de (s.525)gördüğünüz Hawaii gümüşi bıçak bitkileri, ataları henüz genç olan Hawaii adalarına ulaştıktan sonra çok belirgin olarak uyumsal açılım geçirmişlerdir. Öküz balıkçılın Amerika'da benzer şekilde uyumsal açılım geçireceğini tahmin eder misiniz (bakınız Şekil 52.19)? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

52 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 52.1

Dünyanın iklimi, enleme ve mevsime bağlı olarak değişir ve hızlıca değişiyor (ss. 1144-1150)

- Küresel **iklim** modelleri, büyük ölçüde, Dünya'nın güneş etrafında dönmesi ve güneş enerjisi girdisi tarafından belirlenir.
- Güneşin yıl boyunca açısının değişmesi, su kütleleri ve dağlar **makroklima** üzerine mevsimsel, bölgesel ve yöresel etkiler uygular.
- Güneş ışığı ve sıcaklık gibi **abiyotik** (cansız) faktörlerdeki çok ince ölçekli farklılıklar, **mikroklimayı** belirler.
- Havada sera gazlarının konsantrasyonundaki artış, Dünya'yı ısıtmakta ve birçok türün dağılımını değiştirmektedir. Gelecekte, bazı türler, yaşamaya elverişli habitata ulaşmaya yetecek kadar hızlılıkla yayılış alanını değiştiremeyebilecektir.

? *Varsayalım ki küresel hava sirkülasyonu aniden tersine döndü ve 30° kuzey ve güney enlemlerinde yükselen nemli hava, ekvatora doğru inmeye başladı. Bu senaryoda çölleri bulma olasılığınız hangi enlemde daha fazla olacaktır?*

KAVRAM 52.2

Karasal biyomların yapısı ve dağılımı, iklim ve bozunum tarafından kontrol edilir (ss. 1150-1156)

- Sıcaklığı ve yağışı gösteren **klimograflar**, **biyomlar** ile ilişkilidir. Biyomların yerleşiminde diğer faktörler de rol aldığından biyomlar üst üste biner.
- Karasal biyomlar, çoğunlukla, fiziksel ya da iklimsel faktörlerle ve baskın vejetasyonla isimlendirilir. Dikey tabakalaşma, karasal biyomların önemli özelliğidir.
- Hem doğal ve hem de insan etkisiyle **bozulma**, biyomda bulunan vejetasyon tipini etkiler. İnsanlar, Şekil 52.12'de resmedilip açıklandığı gibi Dünya üzerindeki doğal komünitelerin çoğunu, kentsel ve tarımsal olanlar ile değiştirmiştir.

? *Bazı arktik tundra ekosistemleri, çöller kadar az yağış almasına karşın çok daha yoğun vejetasyona sahiptir. Şekil 52.10'a göre hangi iklimsel faktörler, bu farklılığı açıklayabilir? Açıklayınız.*

KAVRAM 52.3

Sucul biyomlar, çeşitlilik gösteren dinamik sistemler olup yeryüzünün çoğunu kaplar(ss. 1157-1163)

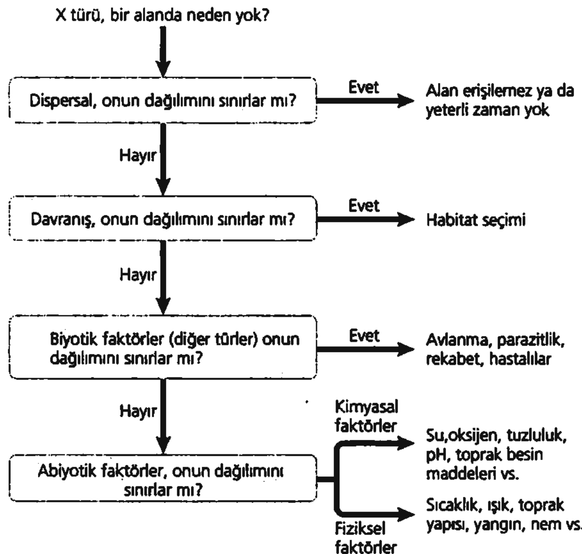
- Sucul biyomlar, iklimden ziyade öncelikle fiziksel ortamlarıyla karakterize edilirler; ve çoğunlukla ışık geçirgenliği, sıcaklık ve komünite yapısı bakımından tabakalaşma gösterir. Denizel biyomlar, tatlısu biyomlarından daha yüksek tuz konsantrasyonuna sahiptir.
- Okyanusta ve çoğu gölde, **termoklin** adı verilen ani sıcaklık değişiminin olduğu tabaka, sıcaklığın daha tekdüze olduğu üstteki sıcak tabakayı sıcaklığın daha tekdüze olduğu derindeki tekdüze soğuk su tabakasından ayırır.

? *Hangi sucul biyomda, bir afotik zon bulabilirsiniz?*

KAVRAM 52.4

Canlılar ve çevre arasındaki etkileşimler, türlerin dağılımını sınırlar (ss. 1163-1167)

- Ekologlar, sadece türlerin *nerede* bulunduklarını bilmek istemezler, aynı zamanda, bu türlerin bulundukları yerlerde *neden* bulunduklarını da öğrenmek isterler.



- Türün dağılımı, **dispersal** ile sınırlandırılabilir; dispersal, bireylerin oluştukları alandan, davranış, **biyotik** (canlı) faktörler, sıcaklık uç değerleri, tuzluluk ve su mevcudiyeti gibi abiyotik faktörler nedeniyle hareket etmesidir.

? *Eğer siz türlerin dağılımlarının fiziksel ve kimyasal sınırlarını çalışan bir ekolog olsaydınız, bu soruda daha önce verilen akış kartını yeniden nasıl düzenleyebilirdiniz ?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki çalışma alanlarından hangisi, ekosistemler arasındaki enerji, organizma ve materyallerin alış-verişi üzerine odaklanır?
   a. populasyon ekolojisi
   b. organizma ekolojisi
   c. çoklu ekosistem ekolojisi
   d. ekosistem ekolojisi
   e. komünite ekolojisi
2. Çok sığ olan göllerde hangi göl zonu mevcut olmayacaktır?
   a. bentik zon
   b. afotik zon
   c. pelajik zon
   d. littoral zon
   e. limnetik zon
3. Oligotrofik ve ötrofik göllerle ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   a. Oligotrofik göllerde, oksijen tükenmesi olayı daha sık görülür.
   b. Fotosentez hızı, ötrofik göllerde daha düşüktür.
   c. Ötrofik göl sularında besin maddelerinin konsantrasyonu daha düşüktür.
   d. Ötrofik göller, besin maddeleri bakımından zengindir.
   e. Oligotrofik göllerdeki sedimentler, ayrıştırılabilir fazla miktarda organik madde içerir.
4. Aşağıdaki biyomlardan hangisi, bu biyomların görüldüğü iklim tanımı ile doğru olarak eşleştirilmiştir?
   a. savana-düşük sıcaklık, yağış yıl boyunca tekdüze
   b. tundra–yaz mevsimi uzun, kış mevsimi ılıman
   c. ılıman kuşak yaprak döken ormanlar – büyüme sezonu nispeten kısa, kış mevsimi ılık
   d. ılıman kuşak otlakları – kış mevsimi nispeten sıcak, yağışın çoğu yaz mevsiminde yağar
   e. tropikal ormanlar – gündüzlerin uzunluğu ve sıcaklık hemen hemen sabit

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

5. Aşağıdakilerden hangisi karasal biyomların hepsinde ortaktır?
   a. yıllık, ortalama yağış miktarı 250 cm'yi aşar
   b. kaya ve toprak özellikleriyle, yayılış tamamıyla tahmin edilebilir
   c. komşu biyomlar arasındaki sınırlar; belirgin olarak görülür
   d. vejetasyon (bitki örtüsü), dikey olarak tabakalaşma gösterir
   e. soğuk kış ayları vardır
6. Okyanusların biyosferi etkilemesi, aşağıdaki yollardan hangisiyle *olmaz*?
   a. biyosferin oksijeninin önemli bir kısmını üreterek
   b. atmosferden karbon dioksiti uzaklaştırarak
   c. karasal biyomların iklimini yumuşatarak
   d. tatlısu biyomlarının ve karasal yeraltı suyunun pH'sını ayarlayarak
   e. Dünya'daki yağmurların çoğunun kaynağı olması

7. Dispersal hakkında aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   a. Dispersal, bitkilerin ve hayvanların yaşam döngüsünün ortak bir elemanıdır.
   b. Sel baskınlarının ya da volkanik patlamaların ardından harap olan alanlara canlıların yerleşip çoğalması dispersala bağlıdır.
   c. Dispersal yalnızca evrimsel zaman boyutunda olur.
   d. Tohumlar, çoğu bitkinin yaşam döngüsünde yer alan ve dispersalin gerçekleşmesinde önemli olan evredir
   e. Dispersal gerçekleştirme yeteneği, bir türün coğrafik yayılışını genişletebilir.

8. Dağlara tırmanırken bir kişinin gözlemlediği biyolojik komünitelerdeki geçişler, bir başka kişinin aşağıdaki ortamlarda karşılaştığı hangi değişikliklere benzerlik gösterir?
   a. farklı enlemlerde yer alan biyomlardaki değişikliklere
   b. okyanusun farklı derinliklerinden değişikliklere
   c. farklı mevsimlerdeki komünitelerdeki değişimde
   d. zamanla evrimleşen bir ekosistemdeki değişikliklere
   e. Birleşik Eyaletler de doğudan batıya seyahat ederken karşılaşılan değişikliklerle

9. Kuş türlerinin sayısının, esasa olarak, bir ortamdaki dikey tabakaların sayısı tarafından belirlendiğini varsayın. Öyleyse, aşağıdaki biyomlardan hangisinde en fazla sayıda kuş türü bulursunuz?
   a. tropikal yağmur ormanı
   b. savana
   c. çöl
   d. ılıman kuşak geniş yapraklı ormanı
   e. ılıman kuşak çayırları

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

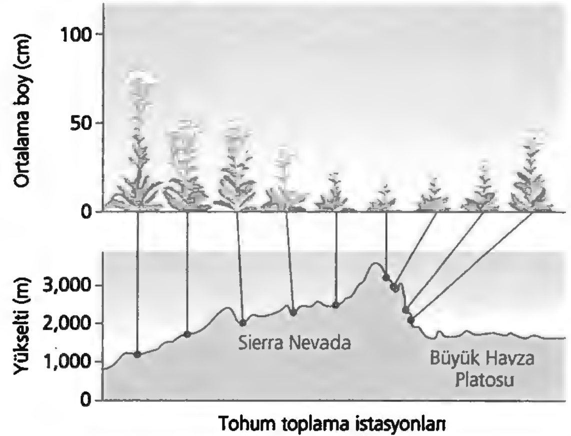
10. **EĞER ÖYLE İSE?** Eğer Dünyanın dönüş yönü tersine çevrilseydi, bunun en olası etkisi aşağıdakilerden hangisi olacaktır?
   a. artık gece ve gündüz olmaz.
   b. yıl uzunluğunda büyük bir değişiklik olur.
   c. rüzgarlar ekvator boyunca batıdan doğuya doğru eser.
   d. yüksek enlemlerindeki mevsimsel değişiklikler ortadan kalkar.
   e. okyanus akıntıları ortadan kalkar.

11. **ÇİZİNİZ** Şekil 52.20'de açıklanan W. J. Fletcher'ın deneyini okuduktan sonra, deniz su samuru, denizkestaneleri ve kelp denen deniz yosunu arasındaki beslenme ilişkilerini çalışmaya karar verdiniz. Deniz su samurunun denizkestanelerini avladığını ve denizkestanelerinin de yosun yediğini bilmektesiniz. Deniz kıyısındaki dört istasyonda, deniz yosununun bolluğunu ölçtünüz. Daha sonra her istasyonda bir gününüzü geçiriyorsunuz ve gündüz saatlerinde her 5 dakikada bir deniz su samurunun olup olmadığını kaydettiniz. Aşağıda gösterilen verileri kullanarak, su samuru yoğunluğunun deniz yosunu bolluğuna nasıl bağlı olduğunu gösteren bir grafik çiziniz. Daha sonra, gözlemlediğiniz modeli açıklayan bir hipotez geliştiriniz.

İstasyon	Yosun Bolluğu (kapladığı alan %)	Su Samuru Yoğunluğu (# gün başına görülen)
1	75	98
2	15	18
3	60	85
4	25	36

12. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
Zaman kavramının ekolojik durumlara ve evrimsel değişikliklere nasıl uygulandığını tartışınız. Ekolojik zaman ve evrimsel zaman, her zaman örtüşür mü? Eğer öyleyse, örnekleri nelerdir?

13. **BİLİMSEL SORGULAMA**
Washington Carnegie Enstitüsünden Jens Clausen ve arkadaşları, Sierra Nevada yamaçlarında yetişen civanperçemi bitkilerinin (*Achillea lanulosa*) boylarının yükseltiye bağlı olarak nasıl değiştiğini çalışmışlardır. Onlar, bir sonraki sayfadaki diyagramda görüldüğü gibi, alçak yükseltilerdeki bitkilerin, yüksek yükseltilerde yaşayanlardan genellikle daha uzun boylu olduklarını saptamıştır.



Kaynak: J. Clausen et al., Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*, Carnegie Institution of Washington Publication No. 581 (1948).

Jens Clausen ve arkadaşları, tür içerisindeki bu varyasyonu açıklamak için iki hipotez öne sürmüştür: (1) Farklı yükseltilerde bulunan bitki populasyonları arasında genetik farklılıklar vardır. (2) Bu tür, gelişim bakımından esnekliğe sahiptir; kısa ve uzun boylu formların gelişimi yöresel abiyotik faktörlere bağlı olarak ortaya çıkabilir. Eğer, alçak ve yüksek yükseltilerde bulunan civanperçemi bitkilerinden alınmış tohumlara sahip olsaydınız, bu hipotezleri test etmek için hangi deneyleri gerçekleştirirdiniz?

14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

Geribildirim Düzenlemesi Küresel ısınma, Arktik denizde ve tundra ve kuzey kozalaklı ormanlarını içine alan karasal ekosistemlerde hızla meydana gelmektedir. Böyle alanlarda, yansıtıcı beyaz kar ve buz örtüsü, hızla daha fazla erimekte ve okyanus sularının yüzeyi, bitkiler ve kayalar daha koyu bir renge bürünmektedir. Yazacağınız kısa bir denemede (100-150 kelimelik), bu sürecin nasıl bir pozitif geribildirim sunabileceğini açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

Özel Ders Sucul Biyomlar
Aktiviteler Tropikal Atmosferik Sirkülasyon • Karasal Biyomlar • Biyotik ve Abiyotik Faktörlere Uyumlar • Discovery Channel Video: Ağaçlar
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme Testleri • Toplu Testler • BioFlix 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Populasyon Ekolojisi



▲ **Şekil 53.1 Koyun populasyon büyüklüğüne neler etki eder?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

53.1 Dinamik biyolojik süreçler, populasyonların yoğunluğunu, dağılımını ve demografisini etkiler
53.2 Üssel büyüme modeli, ideal ve sınırsız bir çevredeki populasyon büyümesini açıklar
53.3 Lojistik model, taşıma kapasitesine yaklaştıkça, bir populasyonun büyümesinin nasıl yavaşladığını açıklar
53.4 Yaşam öyküsü özellikleri, doğal seçilimin ürünleridir
53.5 Populasyon büyümesini düzenleyen pek çok faktör yoğunluğa bağımlıdır
53.6 İnsan populasyonu, üssel büyümesini daha fazla sürdüremeyecektir ancak, halihazırda hızla artmaktadır

GENEL BAKIŞ

Koyunları Saymak

Ekologlar, İskoçya'nın sarp Hirta adasında, 50 yıldan fazla bir süredir, Soay koyunu populasyonu üzerinde çalışmaktadırlar (**Şekil 53.1**). Hangi nedenler bu kadar uzun bir süre, bu hayvanlar üzerinde çalışılmayı değerli kılmaktadır? Soay koyunları, Avrupa' da binlerce yıl önce yaşamış olan evcil koyunların en yakın akrabası olup nadir ve çok eski bir soydur. Korumacılar, soyu muhafaza etmeye yardımcı olmak üzere, koyunları 1932'de, o zamanlar tek yaşadıkları yer olan Soay adasından alıp, komşu Hirta adasına salmışlardır. Koyunlar orada, şu iki nedenle çok değerli hale gelmiştir: Onlar, izole hayvan populasyonlarının, besinin çok bol olduğu ve predatörlerin hiç olmadığı durumda nasıl değiştiğini çalışmak için çok ideal bir fırsat sunmuştur. Ekologlar, Hirta adasındaki koyun sayısının hayret verici bir şekilde dalgalanma gösterdiğini, bazen bir yıldan ötekine % 50 oranında değiştiğini bulmuşlardır.

Niçin bazı türlerin populasyonları büyük oranlarda dalgalanma gösterirken bazı türler göstermez? Bu soruyu yanıtlamak için, populasyonların çevreleri ile ilişkililerinin çalışılması olan populasyon ekolojisi alanına dönmemiz gerekir. Populasyon ekolojisi, biyotik ve abiyotik faktörlerin, populasyonların yoğunluğu, dağılımı, büyüklüğü ve yaş yapısı üzerinde, nasıl etkili olduğu üzerinde çalışır.

Bölüm 23'de populasyon genetiği -gen havuzlarının yapısı ve dinamikleri- ve evrim arasındaki ilişkiyi vurgulamıştık. Doğal seçme, bireyler arasındaki kalıtsal varyasyonlar üzerine etki ederek populasyonlardaki özelliklerin ve allel frekanslarının zamanla değişimini sağladığında populasyonlar evrim geçirir. Ekoloji kavramı içinde populasyonları gözden geçirirken evrim, merkez tema olarak kalacaktır.

Bu bölümde, önce populasyonların bazı yapısal ve dinamik durumlarını inceleyeceğiz. Sonra, ekologların populasyonları ve organizmaların bolluğunu düzenleyen faktörleri analiz eden araç ve modelleri inceleyeceğiz. Son olarak, insan populasyonun büyüklüğü ve yapısının yakın zamandaki gidişatını incelemede, bu temel kavramlara başvuracağız.

KAVRAM 53.1

Dinamik biyolojik süreçler, populasyonların yoğunluğunu, dağılımını ve demografisini etkiler

Populasyon, aynı alanda yaşayan, tek bir türün bireylerinin oluşturduğu bir gruptur. Populasyonun üyeleri, aynı kaynakları kullanırlar, benzer çevre faktörlerinden etkilenirler; ve muhtemelen etkileşim içinde olup birbiriyle çiftleşirler.

Populasyonlar, genellikle yayılış sınırları ve büyüklüğü (bu sınırlar içinde yaşayan birey sayısı) ile tanımlanır. Ekologlar genelde, populasyonları, çalışılan organizmaya ve sorulan sorulara uygun sınırları belirleyerek çalışmaya baş-

larlar. Populasyonların sınırları, Hirta adası ve Soay koyununda olduğu gibi doğal olarak belirlenmiştir ya da, Minnesota'nın belirli bir şehrinde meşe ağaçlarının çalışılması örneğinde olduğu gibi, araştırıcı tarafından belirlenebilir.

Yoğunluk ve Dağılım

Populasyon **yoğunluğu**, birim alan ya da hacimdeki birey sayısıdır: Minnesota'da metrekare başına düşen meşe ağacı sayısı ya da test tüpünde mililitredeki *Escherichia coli* sayısı gibi. **Dağılımı**, populasyonun sınırları içinde bireylerin alandaki yerleşme biçimidir.

Yoğunluk: Bir Dinamik Bakış Açısı

Populasyonların büyüklük ve yoğunlukları, sınırları içindeki tüm bireylerin sayılması ile çok nadir durumlarda belirlenebilir. Hirta adasındaki tüm Soay koyunları ya da bir gel-git havuzundaki tüm Denizyıldızları sayılabilir. Bufalo ya da fillerde olduğu gibi, sürüler halinde yaşayan büyük memeliler, uçaklardan doğru olarak sayılabilir. Buna rağmen, çoğunlukla populasyondaki tüm bireylerin sayılması kolay değildir hatta bazen imkansızdır. Böyle durumlarda, ekologlar populasyon yoğunluğunu ve toplam populasyon büyüklüğünü belirlemek için çeşitli örnekleme teknikleri kullanırlar. Örneğin, tesadüfe bağlı 100 × 100 m'lik birkaç örneklem alanındaki meşe ağaçları sayılıp bu örneklem alanlarındaki ortalama yoğunluk hesaplanır ve sonra bu veri tüm alandaki populasyon büyüklüğünü hesaplamada kullanılır. Çok sayıda örnekleme alanı sayılmış ve habitat da homojen bir yapıda ise, bu sonuçlar daha doğrudur. Diğer durumlarda, tek tek organizmaları saymak yerine, populasyon ekologları, yuva sayısı, çeşitli izler ya da dışkı artıkları gibi populasyon büyüklüğü indikatörlerini kullanarak yoğunluk tahmini yaparlar. Ekologlar, doğada **işaretleme-yeniden yakalama metodu** kullanarak da populasyon büyüklüğü tahmini yaparlar (**Şekil 53.2**).

Yoğunluk, statik bir özellik olmayıp, populasyona yeni bireyler eklenir ya da ortadan kaldırılır (**Şekil 53.3**).

▼ **Şekil 53.2** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

İşaretleme-Yeniden Yakalama Yöntemini Kullanarak Populasyon Büyüklüğünün Belirlenmesi

UYGULAMA Organizmalar çok hareketliyse ya da hemen gözden kayboluyorlarsa, ekologlar, populasyondaki tüm bireyleri sayamazlar. Böyle durumlarda araştırıcılar, populasyon büyüklüğünü belirlemek için işaretleme-yeniden yakalama yöntemini kullanırlar. Otaga Üniversitesinden Andrew Gormley ve çalışma arkadaşları, bu yöntemi Yeni Zelanda'daki, Banks Yarımadası yakınında, nesli tehlikede olan Hector yunusu (*Cephalorhynchus hectori*) populasyonlarına uyguladılar.



Hector yunusları

TEKNİK Bilim insanları, populasyon içinde rastgele örneklemelerle işe başlarlar. Her bir bireyi etiketledikten ya da işaretledikten sonra ortama geri bırakırlar. Bazı türlerde, fiziksel yakalama olmadan da bireyler işaretlenebilir. Örneğin, Gormley ve arkadaşları, bot üzerindeyken belirgin sırt yüzgeçlerinin fotoğraflayarak 180 yunusu belirlemişlerdir.

İşaretlenen ya da belirlenen bireylerin populasyon içinde karışmasını bekledikten sonra, ki bu birkaç gün ya da hafta olabilir, araştırmacılar ikinci bir örnekleme daha yaparlar. Gormley, ikinci örneklemede, 7'si daha önce fotoğraflanmış olan toplam 44 yunus saymıştır. İkinci örneklemede yakalanan işaretli birey sayısı (x), ikinci örneklemede yakalanan toplam birey sayısına (n) oranı; ilk örneklemede yakalanıp, işaretlenmiş birey sayısının (s), tahmini toplam populasyon sayısına (N) oranını eşit olmalıdır.

$$\frac{x}{n} = \frac{s}{N} \quad \text{ya da} \quad N = \frac{sn}{x}$$

Bu yöntem, işaretlenmiş ve işaretlenmemiş bireylerin aynı oranda yakalanma ya da örneklenme şansları olduğunu, ayrıca, işaretli organizmaların populasyon içine tamamen karışmış olduğunu, çalışma dönemi içinde doğum, ölüm, içeriye ya da dışarıya göç olmadığını varsayar.

BULGULAR İlk verilere göre, Banks Yarımadasında Hector yunuslarının tahmini populasyon büyüklüğü 180 x 44/7 = 1.131 bireydir. Gormley ve arkadaşları, yaptıkları tekrar örneklemeler ile gerçek populasyon büyüklüğünün 1.100 bireye yaklaştığını belirtmişlerdir.

KAYNAK A. M. Gormley et al., Capture-recapture estimates of Hector's dolphin abundance at Banks Peninsula, New Zealand, *Marine Mammal Science* 21: 204-216 (2005).

Doğumlar



Doğumlar ve içe göç, populasyona yeni bireyler ekler.

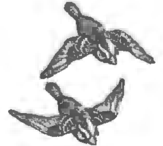


İçe göç

Ölümler



Ölümler ve dışa göç, populasyondan bireyleri uzaklaştırır.



Dışa göç

▲ **Şekil 53.3 Populasyon dinamikleri.**

Eklenmeler, doğum (üremenin her çeşidini kastediyoruz) ve başka alanlardan yeni bireylerin akışı olan **immigrasyon (içeriye göç)** sayesinde gerçekleşir. Ortadan kalkmalar ise ölüm (mortalite) ve bireylerin populasyondan ayrılıp başka yerlere gitmesi şeklinde gerçekleşen **emigrasyon (dışarıya göç)** ile olur.

Doğum ve ölüm oranları tüm populasyonlarda yoğunluğu etkilerken, içeriye ve dışarıya göç de pek çok populasyon için önemlidir. Kaliforniya, Sierra Nevada'da, Tioga Pass civarındaki Belding sincapları (*Spermophilus beldingi*) ile yapılan uzun vadeli çalışmalar, bazı sincapların doğdukları yerden 2 km kadar uzaklaştıklarını göstermiştir. Bu uzun mesafeli hareket, diğer populasyonlara göç etmelerini sağlar. Gerçekte, göçmenler, çalışılan populasyondaki erkeklerin %1-8; dişilerin %0.7-6'sını oluşturmaktadır. Bu oranlar küçük gibi görünse de, zaman içinde populasyonlar arasında anlamlı biyolojik değişikliklere neden olur.

Dağılım Modelleri

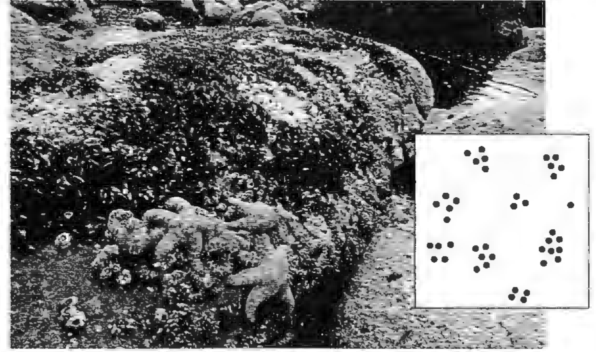
Populasyonun coğrafik yayılış alanı içerisinde, lokal yoğunluklar, birbirine zıt dağılım tarzları sergilemek suretiyle önemli ölçüde farklılık gösterebilir. Lokal yoğunluktaki bu farklılıklar, çevresel ilişkiler ve populasyondaki bireylerinin sosyal etkileşimlerine ilişkin bilgiler sağladıkları için, populasyon ekologlarının çalıştığı en önemli özellikler arasındadır.

En yaygın dağılım modeli, bireylerin belirli alanlarda toplandığı *kümeli* dağılımdır. Bitkiler ve mantarlar, çoğunlukla toprak koşullarının ve diğer faktörlerin çimlenme ve gelişme için uygun olduğu yerlerde kümelenirler. Mantarlar, çürümekte olan ağaç kütüklerinin içinde ya da üzerinde kümelenebilirler. Böcekler ve semenderler, yüksek nem bulunması nedeni ile aynı ağaç gövdesi üzerinde kümelenebilirler. Hayvanların kümelenmesi, çiftleşme faaliyeti ile de ilgili olabilir. Ergin dönemleri yalnızca bir ya da iki gün olan mayıs sinekleri, çiftleşme şanslarını artırmak için büyük sayılarda bir araya gelirler. Denizyıldızları, besinin kolay bulunduğu ve başarılı olarak çiftleştikleri gel-git havuzlarında gruplar oluştururlar (**Şekil 53.4a**).Grup oluşturmak, aynı zamanda avlanma ya da savunmanın etkisini artırabilir. Örneğin, kurtlar biraradayken tek bir kurda kıyasla daha kolay geyik avlarlar; ya da bir kuş sürüsü, tek bir kuşa kıyasla potansiyel bir saldırıyı daha iyi fark eder.

Uniform yani tekdüze dağılım, populasyondaki bireylerin birbirlerini doğrudan etkilemelerinin sonucu ortaya çıkan bir dağılım tarzıdır. Bazı bitkiler, kaynaklar için rekabet edebilen yakınlarındaki bireylerin çimlenmesini ve büyümesini önleyen kimyasallar salgılarlar. Hayvanlar, genellikle, **alan savunması (territoriality)** gibi antagonistik sosyal etkileşimlerin bir sonucu olarak tekdüze bir dağılım sergilerler (**Şekil 53.4b**); alan savunması, diğer bireylerin tecavüzüne karşı, sınırlanmış fiziksel bir alanın savunulmasıdır. Tekdüze dağılım, kümeli dağılıma kıyasla daha nadir görülür.

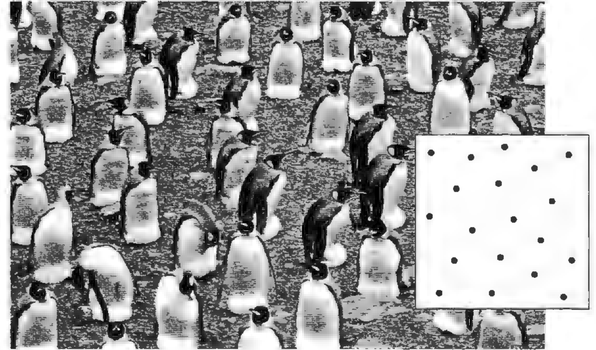
▼ Şekil 53.4 Populasyonun coğrafik yayılış alanı içerisindeki dağılım modelleri.

(a) Kümeli dağılım



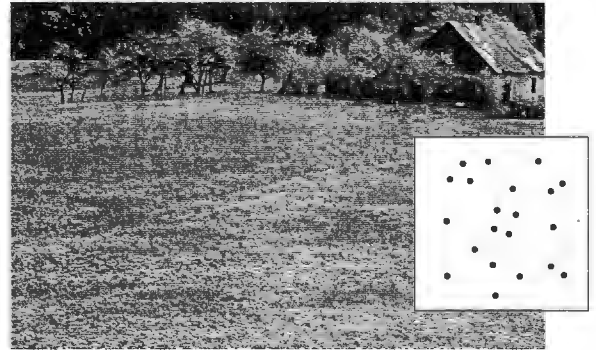
Denizyıldızlarında olduğu gibi pek çok hayvan besinin bol olduğu alanlarda gruplar oluşturur.

(b) Tekdüze dağılım



Güney Amerika'nın güney tarafındaki Falkland Adalarındaki kral penguenlerinde olduğu gibi küçük adalarda yuvalanan kuşlar, komşular arasındaki saldırgan ilişkiler sonucu, tekdüze bir dağılım sergilerler.

(c) Rastgele Dağılım



Karahindibalarda olduğu gibi, rüzgarla tozlaşan bitkilerin çoğunda tohumlar rastgele dağılır ve daha sonra çimlenir.

EĞER ÖYLE İSE? Dağılım modelleri, ölçeğe bağlı olabilir. Okyanusun üzerindeki bir uçaktan penguenlerin dağılımı nasıl görünür?

Rastgele dağılımda (tahmin edilemeyen dağılım), her bir bireyin populasyondaki pozisyonu diğer bireylerden bağımsızdır. Bu model, bireyler arasında güçlü bir çekme ya da itme durumu olmadığında, ya da temel fiziksel ve kimyasal faktörlerin çalışma alanının tümünde nispeten sabit olduğu yerlerde görülür. Karahindiba gibi rüzgarla tozlaşan bitkiler, oldukça uniform bir habitatta rastgele bir dağılım gösterebilir (**Şekil 53.4c**). Rastgele dağılım, tahmin edileceği gibi doğada yaygın değildir; populasyonların çoğu, kümeli dağılıma doğru hiç değilse bir eğilim gösterirler.

Demografi

Populasyon yoğunluğunu ve dağılım modellerini etkileyen faktörler –bir türün ekolojik gereksinimleri, çevrenin yapısı ve populasyondaki bireyler arasındaki etkileşimler– populasyonun diğer özelliklerini de etkiler. **Demografi**, populasyonun yaşam istatistiklerinin ve zamanla nasıl değiştiklerinin çalışılmasıdır. Demografların asıl ilgilendikleri, doğum ve ölüm oranlarıdır. Bir populasyonun yaşam istatistiklerini özetlemenin yararlı bir yolu, hayat tablosu yapmaktır.

Hayat Tabloları

Geçen yüzyılda, hayat sigortaları kullanılmaya başladığı zaman, sigorta şirketleri, belirli bir yaştaki bireyin ortalama ne kadar yaşayabileceğini hesaplamaya başladılar. Bunu yapmak için, demograflar, populasyonun hayatta kalma durumunun yaşa özgü bir özeti olan **hayat tablolarını** geliştirdiler. Populasyon ekologları, genel olarak, bu yaklaşımı populasyon çalışmalarına uyguladı.

Hayat tablosu oluşturmak için en iyi yol, **kohort** denen aynı yaştaki bireylerden oluşan bir grubun akıbetini, doğumdan bireylerin tümü ölünceye kadar izlemektir. Hayat tablosunu oluşturmak için, her bir yaş grubunda ölen birey sayısını belirlemeye ve bir yaş sınıfından bir sonraki yaş sınıfına geçişte bu yaş grubunda (kohort) yaşamını sürdürenlerin oranını hesaplamaya gereksinim duyarız. Belding yer sincapları ile Tioga Pass yakınında yapılan hayat tablosu çalışmaları, **Tablo 53.1**'de görülmektedir. Tablo, populasyon ile ilgili pek çok durumu ortaya çıkarmaktadır. Örneğin; üçüncü ve sekizinci sütunlarda, her bir yaş grubunda halen daha yaşamını sürdürmekte olan sırasıyla erkek ve dişilerin oranları listelenmiştir. Beşinci ve onuncu sütunların karşılaştırılması, erkeklerin dişilere kıyasla daha yüksek ölüm oranına sahip olduğunu göstermektedir.

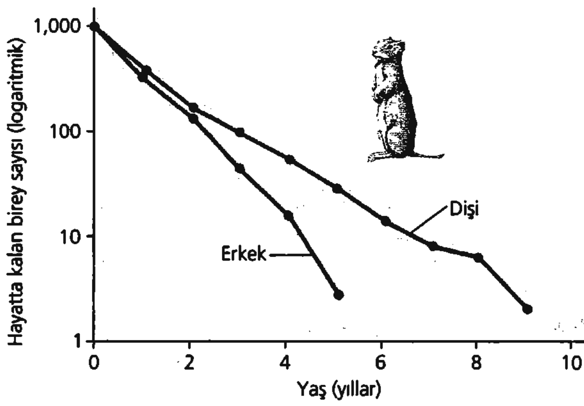
Hayatta Kalma Eğrileri

Hayat tablosu içindeki bazı verileri grafik olarak göstermenin yolu, her bir yaştaki hala canlı olan birey sayısı ya da oranının işaretlenmesi ile çizilen **hayatta kalma eğrileridir**. Örnek olarak; bu populasyon için hayatta kalma eğrisi çizmek üzere, Tablo 53.1'deki Belding yer sincaplarındaki verileri kullanalım. Genel olarak, eğriye kohort için uygun bir sayı ile, örneğin 1000 bireyle, başlanır. Adı geçen sincap populasyonu için eğrideki diğer noktaları elde etmek için, her bir yılın başlangıcındaki canlı oranını (Tablo 53.1'deki üçüncü ve sekizinci sütunlar) 1000 ile (hipotetik başlangıç kohortu) çarparız. Sonuç, her bir yılın başlangıcındaki canlı sayısıdır. Bu rakamları, dişi ve erkek yer sincaplarının yaşları

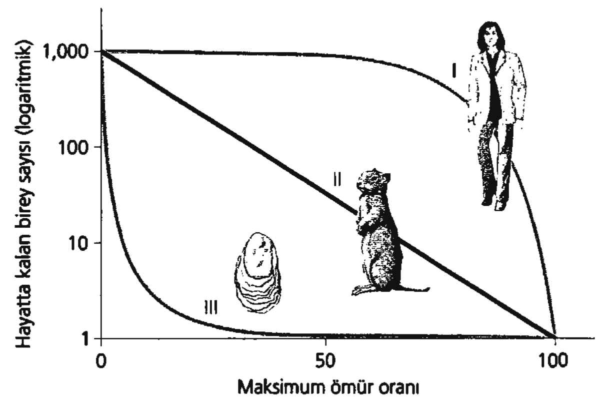
Tablo 53.1 Kaliforniya, Sierra Nevada, Tioga Pass'da, Belding Yer Sincapları (*Spermophilus belding*) İçin Hazırlanmış Hayat Tablosu*

Yaş (yıl)	DİŞİLER: Yılın başında yaşayanların sayısı	DİŞİLER: Yılın başında yaşayanların oranı	DİŞİLER: Yıl boyunca ölenlerin sayısı	DİŞİLER: Ölüm oranı†	DİŞİLER: Beklenen ortalama ömür (yıl)	ERKEKLER: Yılın başında yaşayanların sayısı	ERKEKLER: Yılın başında yaşayanların oranı	ERKEKLER: Yıl boyunca ölenlerin sayısı	ERKEKLER: Ölüm oranı†	ERKEKLER: Beklenen ortalama ömür (yıl)
0–1	337	1.000	207	0.61	1.33	349	1.000	227	0.65	1.07
1–2	252‡	0.386	125	0.50	1.56	248‡	0.350	140	0.56	1.12
2–3	127	0.197	60	0.47	1.60	108	0.152	74	0.69	0.93
3–4	67	0.106	32	0.48	1.59	34	0.048	23	0.68	0.89
4–5	35	0.054	16	0.46	1.59	11	0.015	9	0.82	0.68
5–6	19	0.029	10	0.53	1.50	2	0.003	2	1.00	0.50
6–7	9	0.014	4	0.44	1.61	0				
7–8	5	0.008	1	0.20	1.50					
8–9	4	0.006	3	0.75	0.75					
9–10	1	0.002	1	1.00	0.50					

Kaynak: P,W Sherman, M. L. Morton. Demography of Belding's Ground squirrel, Ekoloji 65: 1617-1628 (1984)
*Erkek ve dişiler farklı ölüm tablolarına sahiptirler, bu nedenle ayrı sayılmışlardır.
†Ölüm oranı, belirli bir zaman aralığında ölen bireylerin oranıdır.
‡İlk yakalandıklarında 1 yaşında olan 122 dişi ve 126 erkek bireyi içermektedir , dolayısıyla bu bireyler 0-1 yaş aralığındaki yer sincapları arasına dahil edilmemiştir.



▲ **Şekil 53.5 Erkek ve dişi Belding yer sincaplarında hayatta kalma eğrileri.** *y*-eksenindeki logaritmik ölçek, grafiğin tüm aralığında (2-1.000 birey), hayatta kalanların gösterilebilmesine izin vermektedir.



▲ **Şekil 53.6 İdealleştirilmiş hayatta kalma eğrileri. Tip I, II ve III.** Geniş çapta çeşitlilik gösteren hayat döngüleri olan türlerin aynı grafikte birlikte görülebilmesi için, *y*- ekseni logaritmik, *x*- ekseni göreceli ölçek olarak gösterilmiştir.

ile işaretleyerek **Şekil 53.5**'i elde ederiz. Nispeten düz bir çizgi, ölüm oranlarının göreceli sabit olduğunu gösterir; burada erkek yer sincapları dişilere kıyasla daha düşük hayatta kalma oranlarına sahiptirler.

Şekil 53.5, doğal populasyonların sergilediği birçok hayatta kalma şekillerinden sadece birini temsil etmektedir. Hayatta kalma eğrileri üç genel tip ile sınıflandırılabilir (**Şekil 53.6**). Tip I eğrisi, ilk ve orta yaşlarda düşük ölüm oranını yansıtacak şekilde, başlangıçta düz olup, yaşlı bireylerde artan ölüm oranları ile hızla düşer. İnsan dahil pek çok büyük memeli, birkaç yavru doğurur; ancak iyi bir bakım sağlayarak, böyle bir eğri sergilerler. Bunun aksine, Tip III eğrisi başlangıçta, genç bireylerdeki yüksek ölüm oranlarını yansıtacak şekilde keskin bir düşüş gösterir; fakat erken ölme döneminde yaşamını sürdüren bu az sayıdaki birey için ölüm oranının azalmasıyla bu eğri yatay ilerler. Bu tip eğri, uzun yaşayan bitkiler, balıklar ve pek çok deniz omurgasızında olduğu gibi, çok az ya da hiç yavru bakımı göstermeyip, çok sayıda yavru veren organizmalarda görülür. Örneğin, bir istiridye milyonlarca yumurta bırakır; ancak döllenmiş yumurtadan çıkan larvaların çoğu avlanma ya da diğer nedenlerle ortadan kalkar. Uygun bir alana tutunacak kadar hayatta kalabilen birkaç yavru, nispeten uzun yaşayabilmesini sağlayacak sert kabuğunu geliştirmeye başlar. Tip II eğrisi, organizmaların yaşam süreleri boyunca sabit bir ölüm oranının olduğunu gösteren bir eğridir. Bu tip eğri, Belding yer sincaplarında (bakınız Şekil 53.5), diğer bazı kemirgenlerde, çeşitli omurgasızlar, bazı kertenkele ve yıllık bitki türlerinde görülür.

Birçok tür, bu üç temel hayatta kalma eğrisinin arasında bir yerlerde bulunur ya da daha karmaşık modeller sergilerler. Kuşlarda, mortalite genç bireyler arasında (Tip III'de olduğu gibi) yüksek olsa da, erginler arasında oldukça sabittir (Tip II' de olduğu gibi). Yengeç gibi bazı omurgasızlar, deri değiştirme zamanında artan mortalite periyotlarını izleyen koruyucu dış iskeletlerinin sert olduğu zamanlardaki düşük mortalite periyotları ile merdiven basamağı şeklinde bir eğri sergileyebilir.

Hayatta kalma, içeriye ve dışarıya göçün olmadığı populasyonlarda, populasyon büyüklüğündeki değişiklikleri belirleyen iki anahtar faktörden biridir. Populasyondaki gidişatı belirleyen diğer anahtar faktör, üreme oranıdır.

Üreme Oranları

Eşeyli üreyen türler üzerinde çalışan demograflar, genellikle, erkekleri ihmal edip yavru doğurdukları için populasyondaki dişi bireyler üzerinde yoğunlaşırlar. Dolayısıyla demograflar, populasyonları yeni dişileri verecek dişiler bakımından gözden geçirirler. Populasyondaki üreme tarzını tanımlamanın en basit yolu, üreme çıktılarının dişilerin yaşı ile nasıl değiştiğini sormaktır.

Üreme tablosu ya da verimlilik programı, populasyondaki üreme oranlarının yaşa özgü özetidir. Üreme tablosu, bir kohortun üreme çıktılarının doğumdan ölüme kadar ölçülmesiyle oluşturulur. Eşeyli bir tür için, üreme tablosu, her yaş grubu tarafından üretilen dişi yavru sayısını gösterir. **Tablo 53.2**, Belding yer sincapları için üreme tablosunu göstermektedir. Kuş ve memeli gibi eşeyli organizmalar için üreme çıktıları, belirli bir yaştaki üreyen dişilerin oranının ve bu üreyen dişilerin dişi yavrularının sayısının ürünüdür. Bu sayıların çarpımı, belirli bir yaş grubundaki her bir dişi için ortalama dişi yavru sayısını verir (Tablo 53.2'deki son sütun). Bir yaşında üremeye başlayan Belding yer sincapları için üreme çıktısı, 4 yaşında en yüksek değerine ulaşır ve ondan sonra daha yaşlı dişilerde düşer.

Tablo 53.2 Tioga Pass'daki Belding yer sincapları için Üreme Tablosu

Yaş (yıl)	Bir Batımda Doğmuş Yavruları Sütten kesen dişilerin oranı	Bir Batımda Doğanların (Erkekler + Dişiler) Ortalama Sayısı	Bir Batımda Doğan Yavrular Arasında Dişilerin Ortalama Sayısı	Ortalama Dişi Yavru Sayısı*
0–1	0.00	0.00	0.00	0.00
1–2	0.65	3.30	1.65	1.07
2–3	0.92	4.05	2.03	1.87
3–4	0.90	4.90	2.45	2.21
4–5	0.95	5.45	2.73	2.59
5–6	1.00	4.15	2.08	2.08
6–7	1.00	3.40	1.70	1.70
7–8	1.00	3.85	1.93	1.93
8–9	1.00	3.85	1.93	1.93
9–10	1.00	3.15	1.58	1.58

Kaynak: P. W. Sherman and M. L. Morton, Demography of Belding's ground squirrel, *Ekoloji* 65:1617–1628 (1984).

*Dişi yavruların ortalama sayısı, bir batımda doğmuş yavruların sütten kesilenlerin oranının bir batımda doğmuş yavrular içerisindeki dişilerin ortalama sayısıyla çarpımıdır.

Üreme tabloları, türlere göre önemli ölçüde değişir. Örneğin sincaplar, on yıldan daha kısa bir sürede yılda 2-6 yavru verirken, meşe ağaçları, on ya da yüzlerce yıl boyunca, her yıl binlerce meşe palamudu döker. Midye ve diğer omurgasızlar, bir yumurtlama döngüsü içinde milyonlarca yumurta ve sperm bırakır. Bununla birlikte, gelecek bölümde göreceğimiz gibi, yüksek üreme oranı, koşullar yavruların gelişimi ve hayatta kalışı için ideale yakın olmadıkça, hızlı populasyon büyümesine yol açmayacaktır.

KAVRAM KONTROLÜ 53.1

1. **ÇİZİNİZ** Bazı balık türlerinde, dişiler her yıl milyonlarca yumurta bırakır. Böyle bir tür için en olası hayatta kalma eğrisi çiziniz ve nedenini açıklayınız.
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Şekil 53.2'de görüldüğü gibi, işaretleme-yeniden yakalama metodunda en önemli varsayım, işaretli bireylerin, işaretlenmemiş olanlarla aynı yakalanma şansına sahip olmalarıdır. Bu varsayımın geçerli olmadığı bir durum tanımlayınız. Populasyon büyüklüğü tahmininin nasıl etkileneceğini açıklayınız.
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 51.2a'da (s.1119) görüldüğü gibi, erkek dikence balığı kendi yuvalanma alanına giren diğer erkeklere saldırır. Erkek dikence balığı için dağılım modellerini tahmin ediniz ve nedenlerinizi açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM 53.2

Üssel büyüme modeli, ideal ve sınırsız bir çevredeki populasyon büyümesini açıklar

Populasyonlar kaynaklar bol olduğu sürece fazlasıyla yayılma potansiyeline sahiptirler. Populasyonun çoğalma potansiyelini anlamak için, ideal laboratuvar koşullarında, her 20 dakikada bir bölünerek üreyen bir bakteriyi düşünün. Yirmi dakika sonra 2 bakteri, 40 dakika sonra 4 bakteri ve 60 dakika sonra 8 bakteri olacaktır. Ölüm olmadan çoğalma bu hızla devam ederse, 1.5 gün içinde, tüm yerküreyi 30 cm derinliğinde bir tabaka ile kaplayacak kadar bakteri olacaktır. Diğer bir ekstrem örnek olarak, bir fil 100 yıllık ömründe yalnızca 6 yavru doğurabilecektir. Yine de, Charles Darwin'in hesabına göre, tek bir çift filin torunları 750 yıl içinde 19 milyona ulaşacaktır. Darwin'in hesabı tam doğru olmasa da, böyle analizler, tüm populasyonların gelişmelerindeki müthiş kapasiteyi anlamayı sağlar. Doğada uzun bir süre böyle sınırsız bir büyüme olmadığı halde, ideal ve sınırsız bir ortamdaki populasyon büyümesi çalışmaları, populasyonların ne kadar hızlı büyüme kapasitesinde olduğunu ve halihazırdaki hızlı büyümenin olduğu koşulları ortaya koymaktadır.

Birey Başına Artış Oranı

İdeal ve sınırsız bir ortamda, birkaç bireyden oluşan bir populasyon düşününüz. Bu koşullarda, bireylerin büyüme, üreme ve enerji elde etme yetenekleri üzerinde sınırlayıcı bir dış güç yoktur. Populasyon büyüklüğü, her doğumda ve diğer populasyonlardan göç eden bireyler ile artacak, her ölüm ve diğer populasyonlara göç eden bireyler ile azalacaktır. Populasyon büyüklüğünde, belirli bir zaman aralığındaki bu değişikliği, aşağıdaki sözlü eşitlik ile açıklayabiliriz:

Populasyon büyüklüğündeki değişiklik = Doğumlar + Populasyon içerisine göç edenler − Ölümler − Populasyon dışına göç edenler

Daha kompleks formüller, bu faktörleri kesinlikle içerecek olmasına rağmen, basitleştirmek için biz burada içeriye ve dışarıya göçün etkilerini ihmal edeceğiz. Bu basitleştirilmiş ilişkiyi ifade etmek için matematik semboller de kullanabiliriz. Eğer N populasyon büyüklüğünü, t zamanı gösterirse, o zaman ΔN populasyon büyüklüğündeki değişikliği ve Δt populasyon büyümesini değerlendirdiğimiz zaman aralığını (türün yaşam süresi ya da jenerasyon süresine uygun olarak) gösterir (Yunancada delta harfi, Δ, zamandaki değişiklik gibi değişikliğe işaret eder). Belirli bir zaman aralığında, populasyondaki doğan birey sayısı için B'yi ve ölüm sayısı için D'yi

kullanarak eşitliği tekrar yazabiliriz.

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$$

Daha sonra, bu basit modeli, içinde doğum ve ölümlerin, belirli bir zaman aralığı içinde, birey başına ortalama doğum ve ölüm sayısı olarak ifade edilen şekle çevirebiliriz. *Birey başına doğum oranı*, populasyonun ortalama bir üyesi tarafından, birim zamanda üretilen yavru sayısıdır. Örneğin, 1000 bireylik bir populasyonda bir yıl için, 34 doğum var ise; yıllık birey başına doğum oranı 34/ 1000 ya da 0.034'dür. Birey başına yıllık doğum oranını bilirsek (*b* ile gösterilir), büyüklüğünü bildiğimiz bir populasyonda yıl başına beklenen doğum oranını, *B= bN* formülünü kullanarak hesaplayabiliriz. Örneğin, birey başına yıllık doğum oranı 0.034 ve populasyon büyüklüğü 500 ise;

$$B = bN$$
$$B = 0.034 \times 500$$
$$B = 17 \text{ / yıl}$$

Benzer şekilde, *birey başına ölüm oranı* (mortalite kelimesi için, *m* ile gösterilir), *D= mN* formülünü kullanarak, büyüklüğünü bildiğimiz bir populasyonda, birim zamandaki beklenen ölüm sayısını hesaplamamızı sağlar. Eğer *m*= 0.016/yıl ise, 1000 bireylik bir populasyonda, bir yıl içinde 16 ölüm olacağını bekleriz. Laboratuvar ya da doğal populasyonlar için, birey başına doğum ve ölüm oranları, hayat tabloları ve üreme tablolarındaki verilerden ve populasyon büyüklüğü tahminlerinden hesaplanabilir (Örneğin, Tablo 53.1 ve 53.2).

Şimdi, populasyon büyüme eşitliğini, doğum ve ölüm sayıları yerine kişi başına doğum ve ölüm oranlarını kullanarak yeniden yazalım:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - mN$$

Populasyon ekologları, birey başına doğum ve ölüm oranları arasındaki *fark* ile daha çok ilgilenirler. Bu fark, *birey başına artış oranı* ya da r'dir.

$$r = b - m$$

Bu değer, çalışılan populasyonun çoğalan (r>0) ya da azalan (r< 0) olduğunu gösterecektir. Birey başına doğum ve ölüm oranları eşit olduğunda (r = 0), **sıfır populasyon büyümesi (ZPG)** olur. Böyle bir populasyonda, doğum ve ölüm hala vardır, ancak birbirini tam olarak dengelemektedir.

Birey başına artış oranını kullanarak, şimdi de bu eşitliği populasyon büyüklüğündeki değişiklik olarak şöyle yazabiliriz,

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN$$

Eşitliğin, sabit ve belirli bir zaman aralığı için (önceki örnekte olduğu gibi, genelde bir yıl) olduğunu, içeriye ve dışarıya göçün dahil edilmediğini hatırlayınız. Ekologların çoğu, populasyon büyümesini, zamanın belirli bir anındaki büyüme oranı olarak, anlık ifade etmek üzere diferansiyel matematik kullanmak isterler:

$$\frac{dN}{dt} = r_{inst} N$$

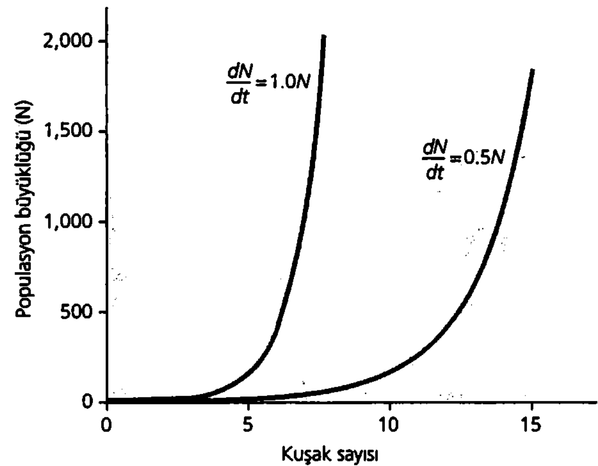
Bu durumda, r_{inst} basitçe, belirli bir andaki birey başına artış oranıdır. Matematik bilginiz yok ise, son eşitlik gözünüzü korkutmasın; eşitlik aslında, zaman aralığı Δt'nin çok kısa olup *dt* olarak ifade edilmesi dışında, bir önceki ile aynıdır. Gerçekte, Δt kısaldıkça, *r* değer olarak r_{inst} değerine yaklaşır.

Üssel Büyüme

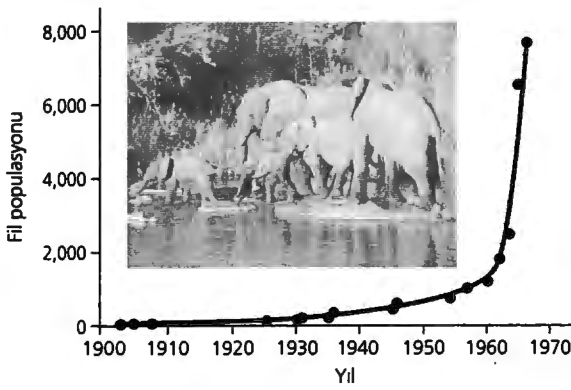
Daha önce, üyelerinin tümü bol besin maddesine sahip ve fizyolojik kapasiteleri oranında üreyebilecekleri bir populasyonu tanımlamıştık. Böyle ideal koşullardaki populasyon büyümesi, geometrik populasyon büyümesi olarak da bilinen, **üssel populasyon büyümesi** olarak adlandırılır. Bu koşullarda, kişi başına artış, r_{max} olarak gösterilen o türe ait maksimum artış olarak varsayılabilir. Üssel populasyon büyüme eşitliği şöyledir:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N$$

Zamana göre populasyon büyüklüğü grafiklendiğinde, sabit bir oranda, üssel olarak artan bir populasyon büyüklüğü, sonuçta J şeklinde bir eğri verecektir (**Şekil 53.7**). Maksimum artış hızı sabit olmasına rağmen, birim zamanda populasyona eklenen yeni birey sayısı populasyon büyüdükçe artacaktır; dolayısıyla, Şekil 53.7'deki eğri, zamanla artan bi-



▲ **Şekil 53.7 Üssel modelin öngördüğü populasyon büyümesi.** Grafik farklı r_{max} değerlerindeki iki populasyondaki büyümeyi kıyaslamaktadır. r_{max} değeri 0.5'den 1.0'e çıktığında, zamanla populasyon büyüklüğünde artış oranını artırır; bu durum çalışılan herhangi bir populasyon büyüklüğündeki eğrilerin göreceli eğimleri tarafından yansıtılır.



▲ **Şekil 53.8 Güney Afrika, Kruger Ulusal Parkında yaşayan Afrika fil populasyonunda üssel büyüme.**

çimde dikleşmektedir. Populasyon gelişmesi r_{max} kadar N'ye de bağlı olduğundan ve birey başına büyüme hız oranı eşit olan populasyonlardan büyük populasyonlar küçük olanlara göre daha fazla doğum (ölüm) sayısına ulaşacağı için böyle olmaktadır. Şekil 53.7'de de açıkça görüldüğü gibi, daha yüksek maksimum artış hızına sahip bir populasyon ($dN / dt = 1.0 N$), düşük artış hızına sahip olana ($dN / dt = 0.5 N$) göre daha hızlı büyüyecektir.

J-biçimli üssel büyüme eğrisi, yeni bir çevreye sokulmuş bazı populasyonlar için ya da bir felaket sonucu sayıları oldukça azalmış ve yeniden kurulmuş populasyonlar için karakteristiktir. Örneğin, Güney Afrika, Kruger Ulusal Parkında bulunan fil populasyonu, avlanma yasaklandıktan sonraki 60 yıl boyunca üssel olarak büyümüştür (**Şekil 53.8**). Fillerin sayısının gittikçe artış göstermesi, sonunda, parktaki vejetasyona, besin tedariklerini yok edecek kadar zarar vermiştir. Park yöneticileri, diğer türleri ve park ekosistemini korumak amacıyla, doğum kontrolü ve diğer ülkelere fil ihraç etmek suretiyle populasyonu azaltmaya başlamışlardır.

KAVRAM KONTROLÜ 53.2

1. Populasyondaki sabit artış oranının (r_{max}), niçin J şeklinde bir büyüme eğrisi oluşturduğunu açıklayınız.
2. Bitki populasyonları yangınla bozulmuş bir ormanda mı yoksa yaşlı ve bozulmamış bir ormanda mı daha çok üssel bir büyüme gösterir? Niçin?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Amerika Birleşik Devletlerinde nüfus 2009 yılında 307 milyondu. Şayet doğum oranı binde 4, ölüm oranı binde 8 ise; o yıl populasyonun net büyümesi ne kadar olmuştur? (içeriye ve dışarıya göçü ihmal ederek). Amerika Birleşik Devletlerinde halihazırda, üssel büyüme yaşandığını düşünüyor musunuz? Açıklayın.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM 53.3

Lojistik model, taşıma kapasitesine yaklaştıkça, bir populasyonun büyümesinin nasıl yavaşladığını açıklar

Lojistik büyüme modeli, kaynakların sınırsız olduğunu varsayar; bu, gerçek dünyada çok ender rastlanan bir durumdur. Populasyon yoğunluğu arttıkça, her bir birey daha az kaynağa erişecektir. En sonunda, bir habitatta yaşayabilecek birey sayısının bir sınırı vardır. Ekologlar, belli bir çevrenin devamlılığını sürdürebileceği maksimum populasyon büyüklüğünü, **taşıma kapasitesi** olarak tanımlarlar ve K ile sembolize ederler. Taşıma kapasitesi, sınırlayıcı faktörlerin bolluğu ile ilişkili olarak zaman ve mekana göre değişiklik gösterir. Enerji, barınak, avcılardan korunma sığınağı, besinin bulunabilirliği, su ve uygun yuvalanma alanlarının tümü sınırlayıcı faktörler olabilir. Örneğin, yarasalar için taşıma kapasitesi, uçan böcekler ve tüneme alanları olan bir habitatta yüksek, bol besin bulunduğu halde uygun barınağı az olan yerlerde düşük olabilir.

Yüksek yoğunluk ve kaynak sınırlaması, populasyon büyüme hızı üzerinde çok etkilidir. Bireyler üremek için yeterli kaynak sağlayamazlarsa, birey başına doğum oranı (b) azalacaktır. Hayatlarını sürdürmeye yeterli enerjiyi tüketemezler ise ya da yoğunluk ile birlikte hastalık ve parazitler artmış ise; birey başına ölüm oranı (m) artabilir. b değerindeki düşüş ya da m'deki artış, birey başına daha düşük artış hızı (r) ile sonuçlanacaktır.

Lojistik Büyüme Modeli

Matematik modelimizi, populasyon büyüklüğü taşıma kapasitesine yaklaştıkça olan büyüme hızındaki değişiklikleri dahil ederek modifiye edebiliriz. **Lojistik populasyon büyüme modelinde** birey başına artış hızı, taşıma kapasitesine ulaşıldığında sıfıra yaklaşır.

Lojistik modeli oluşturmak için, üssel gelişme modeli ile başlayıp, N değeri arttıkça birey başına artış hızını azaltacak bir ifade ekleriz. Maksimum sürdürülebilir populasyon büyüklüğü (taşıma kapasitesi) K ise, $K - N$, çevresinin destekleyebileceği kadar populasyona ilave olan birey sayısıdır; $(K - N) / K$ ise, populasyon büyümesi için, K' nın halen uygun olan bölümüdür. Üssel artış hızı $r_{max}N$ ile $(K - N)/K$'yı çarparak, N arttıkça populasyon büyüklüğündeki değişikliği modifiye ederiz:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N\frac{(K-N)}{K}$$

K ile kıyasla N küçük olduğu zaman, $(K - N) / K$ terimi, 1 değerine yakın olup, birey başına artış hızı, $r_{max} N (K-N) / K$, maksimum artış hızına yaklaşır. N değeri büyük ve kaynaklar sınırlı ise, $(K-N) / K$, 0 değerine yakındır ve birey başına artış hızı düşüktür. N ve K değeri eşit olduğunda, populasyon

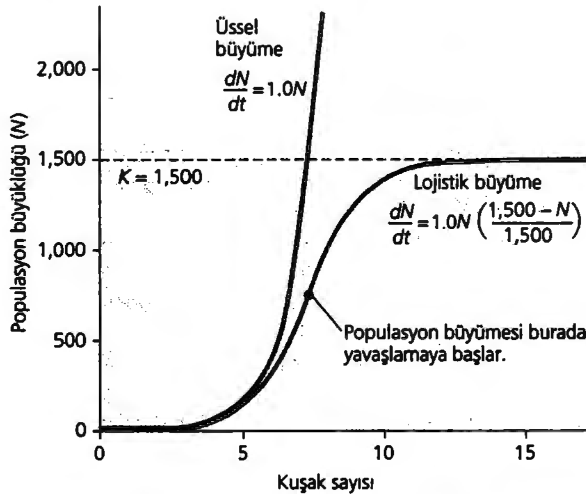
Table 53.3 Bir hipotetik populasyonun lojistik büyümesi (K = 1,500)

Populasyon büyüklüğü (N)	Maksimum artış hızı (r_{max})	$\frac{K-N}{K}$	Birey başına artış hızı $r_{max}\left(\frac{K-N}{K}\right)$	Populasyon büyüme hızı* $r_{max}N\left(\frac{K-N}{K}\right)$
25	1.0	0.98	0.98	+25
100	1.0	0.93	0.93	+93
250	1.0	0.83	0.83	+208
500	1.0	0.67	0.67	+333
750	1.0	0.50	0.50	+375
1,000	1.0	0.33	0.33	+333
1,500	1.0	0.00	0.00	0

*En yakın tam sayıya tamamlanmıştır.

büyümeyi durdurur. **Tablo 53.3**, r_{max}= 1.0 birey/ yıl olan lojistik modele göre büyüyen hipotetik bir populasyondaki, büyüme hızı hesaplamalarını göstermektedir. Tümüne bakıldığında, yıl başına +375 birey ile, populasyon büyüklüğünün 750 ya da taşıma kapasitesinin yarısında olduğu zaman, populasyon büyüme hızının en yüksek olduğuna dikkat ediniz. Populasyon büyüklüğü 750 iken, birey başına artış hızı nispeten yüksek kalır (maksimum hızın yarısı), fakat, daha küçük populasyonlara göre, populasyondaki üreyen birey (N) sayısı daha fazladır.

Şekil 53.9'da görüldüğü gibi, N, zamana (kırmızı çizgi) göre işaretlendiğinde, lojistik populasyon büyüme eğrisi sigmoid (S şeklinde) bir eğri oluşturur. Orta populasyon büyüklüklerinde, populasyona yeni bireylerin katılması, sadece populasyon büyüklüğünün önemli ölçüde büyük olduğu zaman değil fakat çevrede yeterince alan ve kaynak olduğu zaman daha hızlı olur. N değeri K'ya yaklaştıkça, populasyon büyüme hızı, çarpıcı bir şekilde azalır.



▲ **Şekil 53.9 Lojistik modelin öngördüğü populasyon büyümesi.** Populasyon büyüme hızı, populasyon büyüklüğü (N), çevrenin taşıma kapasitesi (K)'ya yaklaştıkça azalır. Kırmızı çizgi, r_{max} =1.0 ve K = 1.500 bireyin olduğu bir populasyondaki lojistik büyümeyi göstermektedir. Kıyaslamak için mavi çizgi, aynı r_{max} değeri ile üssel büyümeye devam eden bir populasyonu örneklemektedir.

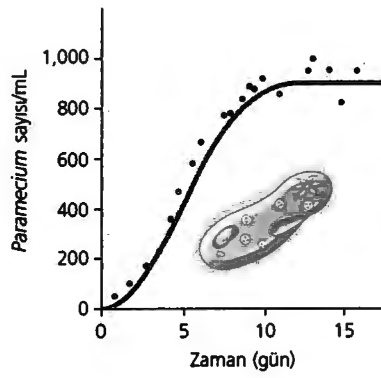
N değeri K'ya yaklaşırken, populasyon büyüme hızının niçin azaldığına dair henüz bir şey söylemedik. Populasyon büyüme hızının azalması için, doğum oranı b azalmalı, ölüm oranı m artmalı ya da ikisi birden olmalıdır. Bu bölümde bu oranları etkileyen, hastalık, avlanma, besin ve diğer kaynakların sınırlı miktarları dahil, bazı faktörleri değerlendireceğiz.

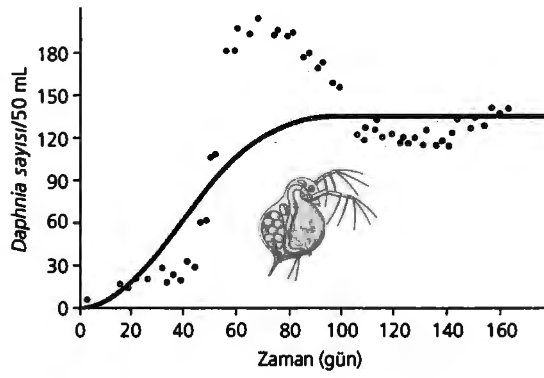
Lojistik Model ve Gerçek Populasyonlar

Kınkanatlı böcekler, kabuklular gibi bazı küçük hayvanların, bakteri, *Paramecium* ve maya gibi mikroorganizmaların laboratuvar populasyonlarının büyümesi, kaynakların sınırlı olması durumunda, S eğrisine tam olarak uygunluk gösterir (**Şekil 53.10a**). Bu populasyonlar, populasyon gelişimini indirgeyebilen avcılar ve rekabetçi türlerden yoksun olan sabit bir ortamda büyürler; böyle koşullara doğada nadir olarak rastlanır.

Lojistik model tarafından kabul gören bazı temel varsayımlar, tüm populasyonlara uygulanmaz. Lojistik model, populasyonların büyümeyi içsel olarak ayarladığı ve taşıma kapasitesine düzgün bir şekilde yaklaştıklarını varsayar. Gerçekte ise, artan bir populasyonda genellikle, negatif etkiler gerçekleşmeden önce bir gecikme vardır. Örneğin, bir populasyon için besin sınırlayıcı faktör haline gelirse üreme eninde sonunda azalacaktır; ancak, dişiler kısa bir süre üremeye devam etmek için, enerji rezervlerini kullanabilirler. Bu durum, **Şekil 53.10b**'deki supirelerinde görüldüğü gibi, populasyonun geçici olarak taşıma kapasitesini aşmasına neden olabilir. Eğer populasyon, daha sonra, taşıma kapasitesinin altına düşerse, populasyon büyümesinde, artan sayıda yavru doğumuna kadar, bir gecikme olacaktır. Bazı populasyonlar, taşıma kapasitesini belirlemeyi bile zorlaştıracak kadar büyük oranda dalgalanmalar gösterirler. Bu bölümün ilerleyen kısımlarında, böyle dalgalanmaların olası nedenleri üzerinde duracağız.

Populasyonların büyümelerini içsel olarak ayarladıklarına dair varsayımlara ek olarak, lojistik model, her bir eklenen bireyin populasyon büyüme hızı üzerindeki aynı negatif etkisini ve populasyon yoğunluğunu ihmal ederek, başka varsayımlara da dayanmaktadır. Bununla beraber, bazı populasyonlarda çok küçük olduklarında bireylerin üreme ve hayatta kalma şanslarının azaldığı; *Allee etkisi* (bu terimi, ilk kez Chicago Üniversitesinden W.C. Allee tanımlamıştır) gözlenmektedir. Örneğin, tek bir bitki, eğer ayakta tek başına duracak olursa aşırı rüzgardan zarar görebilir; fakat, bireylerin oluşturduğu küme içerisinde yer alırsa rüzgardan korunacaktır.





◄ **Şekil 53.10 Örnek populasyonlar lojistik büyüme modeline ne kadar uymaktadırlar?**

(a) *Paramecium* laboratuvar populasyonu. Kültürde *Paramecium aurelia* büyümesi (siyah noktalar), araştırıcı sabit koşulları sağladığında, lojistik büyümeye (kırmızı eğri) oldukça yaklaşmıştır.

(b) *Daphnia* laboratuvar populasyonu. Laboratuvarda, supiresi (*Daphnia*) büyümesi, lojistik modele (kırmızı eğri) pek uygunluk göstermez. Yapay ortamında, kararlı bir populasyon büyüklüğüne erişinceye dek taşıma kapasitesinin çok üstüne çıkar.

Lojistik model, populasyonların nasıl büyüdüğünü düşünmek ve daha kompleks modeller oluşturmak için yararlı bir başlangıç noktasıdır. Model, belirli populasyonların çok küçük sayılara düşmesinden sonra ne hızla artabileceğine ve yabanıl populasyonlarda sürdürülebilir hasat oranları ile ilgili tahminler yapmak üzere, koruma biyolojisi açısından da önemlidir. Koruma biyologları, bu modeli, yok olma tehlikesi altında olan kuzeyde yaşayan beyaz gergedan alttürü (*Ceratotherium simum*) gibi (**Şekil 53.11**) belirli organizma populasyonlarının kritik büyüklüğünü hesaplamada kullanabilir. Herhangi yararlı bir başlangıç hipotezi gibi lojistik model de, konunun daha iyi anlaşılmasına –burada, populasyon büyümesini etkileyen faktörlerin anlaşılmasına– yol açacak araştırmaların yapılmasını teşvik eder.



▲ **Şekil 53.11 Ana ve yavru beyaz gergedan.** Resimde görülen iki hayvan, 10.000 bireyden fazla bir populasyonun, güney alttürüne ait üyeleridir. Bu alttür, bilinen 15 bireyden daha az bir populasyon ile tehlike altında bulunmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 53.3

1. Lojistik büyüme eğrisi modeline uyan bir populasyonda, orta büyüklükteki populasyonlarda, nispeten küçük ya da büyük olanlara kıyasla, niçin daha hızlı bir artış olduğunu açıklayınız.
2. EĞER ÖYLE İSE? Tablo 53.3'e, $N>K$ olmak üzere, N= 1.600, 1.750 ve 2.000 olduğu üç sıra ekleyiniz. Her bir durumda, populasyon büyüme hızı nedir? Şekil 53.10b'nin hangi kısmında, *Daphnia* populasyonu, hesapladığınız değerlere uyacak şekilde değişmektedir.
3. BAĞLANTI KUR Kavram 19.3, sayfa 390-393'de bitki ve hayvanlarda patojen olan virüsler tartışılmaktadır. Böyle patojenlerin varlığı, populasyonun taşıma kapasitesini nasıl değiştirebilir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM 53.4

Yaşam öyküsü özellikleri, doğal seçilimin ürünleridir

EVRİM Doğal seçme, organizmaların hayatta kalma ve üreme başarısındaki şanslarını artıran özellikleri destekler. Her türde üreme sıklığı, yavru sayısı (bitkiler tarafından üretilen tohum sayısı, hayvanlar için yumurta ya da yavru sayısı) ve ebeveyn bakımına yatırım gibi üreme özellikleri ile hayatta kalma arasında bir takasın olması söz konusudur. Organizmanın hayatta kalma ve üreme programını etkileyen özellikler, onun **yaşam öyküsünü** oluşturur. Yaşam öyküsü, üç temel değişken gerektirir: üremenin ne zaman başladığı (ilk üreme yaşı ya da olgunluk yaşı), organizmanın ne sıklıkla ürediği ve her bir üreme olayında kaç yavru üretildiği.

Daha sonra göreceğimiz gibi büyük bir istisna olan insan türü dışında kalan diğer organizmalar, bilinçli olarak ne zaman üreyeceklerini ve ne kadar yavruya sahip olacaklarını belirlemezler. Organizmaların yaşam öyküsü özellikleri, daha ziyade, onların gelişimlerinde, fizyolojilerinde ve davranışlarında yansıtılan evrimsel sonuçlardır.

Evrim ve Yaşam Öyküsü Çeşitliliği

Evrimin yaşamın çeşitliliğinden sorumlu olduğu şeklindeki temel fikir, doğada bulunan yaşam öykülerinin geniş bir yelpazesinde kendisini gösterir. Örneğin Pasifik somon balıkları, bir nehrin baş kısmındaki sularda yumurtadan çıkar ve daha sonra, açık okyanusa göç ederler; somon balıkları burada olgunlaşmaları için bir ile dört yıla gereksinim duyar. Somonlar, sonunda üremek için tatlısu ırmaklarına geri dönerler; ve ölmeden önce, tek bir üreme döneminde binlerce yumurta üretirler. Big-bang üremenin bu "bir-ayaklı" tarzı ya da **semelpariti** (Latince *semel*, bir kez ve *parere*, yol açmak demek), sabır ağacı ya da "yüzyıl bitkisi" (**Şekil 53.12**) gibi bazı bitkilerde de görülür. Sabır ağaçları, genellikle, yağışların önceden bilinemediği kurak iklimlerde, fakir topraklarda yetişir. Bir sabır ağacı, yıllarca büyür ve dokularında besin maddelerini biriktirir; bu olay beklenmedik yağışlı bir yıla kadar sürer. Sonra, büyük bir çiçek sapı oluşturur, tohumlarını üretir ve ölür. Bu yaşam öyküsü, sabır ağacı bitkisinin zorlu çöl koşullarına bir adaptasyonudur.

Semelparitinin karşıtı, **iteropariti** (Latince *iterare*, tekrar anlamındadır) ya da tekrarlanan üremedir. İteroparitide, organizmalar, her seferinde, nispeten az sayıda fakat iri yavrular üretirler ve yavrularına daha iyi bakarlar. Örneğin, bazı kertenkeleler, ikinci yıllarından itibaren, her yıl, içerisi besin dolu, birkaç tane, iri yumurta üretirler.

İteroparitiye karşı semelparitinin evrimleşmesine hangi faktörler katkıda bulunmaktadır? Güncel bir hipoteze göre, iki önemli faktör vardır: yavruların hayatta kalma oranı ve erginin hayatta kalarak tekrar üreme olasılığı. Yavruların hayatta kalma oranının düşük olduğu, tipik olarak yüksek değişkenliklerin olduğu ya da ne olacağı belli olmayan çevrelerde, muhtemelen semelpariti tercih edilecektir. Böyle çevrelerde erginlerinde hayatta kalma olasılığı düşüktür, dolayısıyla çok sayıda yavru üretmek, en azından bazı yavruların hayatta kalma olasılığını artıracaktır. İteropariti, erginlerin tekrar üremek üzere hayatta kalabilecekleri, kaynaklar için rekabetin yoğun olabileceği daha güvenilir çevrelerde tercih edilebilir. Böyle durumlarda, nispeten iri ve ebeveynleri tarafından iyi bakılmış olan az sayıdaki yavru, üreme dönemine dek daha yüksek hayatta kalma şansına sahip olacaktır.



◄ **Şekil 53.12 Big-bang modelliyle çoğalmanın bir örneği olan sabır ağacı bitkisi (*Agave americana*).** Bitkinin yaprakları, sadece, sabır ağacı bitkisinin ömrünün sonunda ürettiği dev çiçek saplarının kaidesinde görülebilir.

Doğada, bu iki uç nokta arasında çok sayıda yaşam öyküsü vardır. Örneğin, meşe ağaçları ve denizkestaneleri uzun süre yaşayabilir; fakat pek çok kez , çok sayıda yavru bırakır.

"Ödünleşme" ve Yaşam Öyküleri

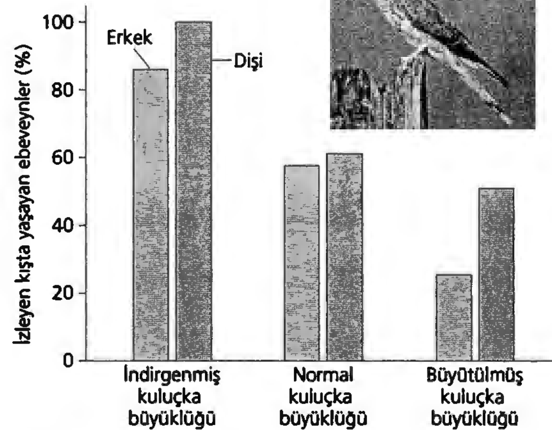
Hiçbir organizma, semelparitinin gözlendiği türler gibi çok sayıda yavru üretip, iteropariti tarzında üreyen türler gibi yavru bakımı sergilemez. Üreme ve hayatta kalma arasında bir ödünleşme vardır. **Şekil 53.13**, çok sayıda yavruya bakan ebeveynlerin hayatta kalma maliyetini ispatlayan Avrupa kerkenezleri ile yapılmış bir çalışmayı tanımlamaktadır.

▼ **Şekil 53.13** **SORGULAMA**

Kerkenezlerde, yavru bakımı, ebeveyn hayatta kalışını nasıl etkilemektedir?

DENEY Hollandalı Cor Dijkstra ve çalışma arkadaşları, yıllarca Avrupa kerkenezlerindeki yavru bakımının etkileri üzerinde çalışmışlardır. Yavruları, küçültülmüş kuluçka (3-4 yavru), normal kuluçka (5-6 yavru) ve büyütülmüş kuluçkalı (7-8 yavru) yuvalar arasında transfer ettiler. Sonra, ertesi yıl kışın hayatta kalabilen erkek ve dişi ebeveyn oranını ölçtüler (Hem erkekler hem de dişiler, yavru bakımı yapar).

BULGULAR



SONUÇ Büyük kuluçkadaki daha düşük hayatta kalma oranları, daha fazla sayıda yavruya bakmanın, ebeveynlerin hayatta kalışlarını olumsuz etkilediğini göstermektedir.

KAYNAK C.Dijkstra et al., Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival, *Journal of Animal Ekoloji* 59:269-285 (1990).

EĞER ÖYLE İSE? Bazı kuş türlerinde erkekler de yavru bakımı yoktur. Eğer Avrupa kerkenezi için bu doğru olsaydı, sonuçlar yukarda gösterilenden ne kadar faklı olurdu?

İskoçya'da yapılan başka bir çalışmada, araştırıcılar, o yaz üremiş olan dişi kırmızı geyiklerin ürememiş olan dişilere göre gelecek kış mevsiminde ölme olasılıklarının daha yüksek olduğunu bulmuşlardır.

Seçici baskılar, yavruların sayısı ve büyüklüğü arasındaki ödünleşmeyi etkiler. Genç bireyleri arasında ölüm oranlarının yüksek olduğu bitki ve hayvanlar, nispeten küçük vücutlu olan çok sayıda yavru yaparlar. Örneğin, dengesiz çevrelerde bulunan bitkiler, genelde çok sayıda küçük tohum üretir; bunların çok az bir kısmı uygun habitatlara ulaşabilir. Küçük olmaları, tohumların daha uzun mesafelere taşınmasını sağlayarak daha geniş habitatlarda yerleşme şanslarını artırabilir (**Şekil 53.14a**). Bıldırcın, sardalye, fare gibi avlanmaya yüksek oranda maruz kalan hayvanlar da yine çok sayıda yavru üretme eğilimindedir.

Diğer organizmalarda, ebeveynlere ekstra yatırım, yavruların hayatta kalma şanslarını büyük oranda artırır. Ceviz ve Brezilya ceviz ağaçları, fidenin oluşmasına yardımcı olan besin maddelerine sahip büyük tohumlar oluştururlar (**Şekil 53.14b**). Primatlar genelde bir batında bir ya da iki yavru yapar; yavrunun uyumu için, ebeveynlerin yavru bakımı ve yaşamın ilk birkaç yılındaki uzun öğrenme dönemi çok önemlidir. Yüksek populasyon yoğunluğuna sahip habitatlarda, böyle koşullar ve ekstra bakım özellikle önemli olabilir.

Ekologlar, Bölüm 53.3'de tartışılan lojistik büyüme modelinde, farklı populasyon yoğunluklarında tercih edilen özelliklerdeki farklılıkları ilişkilendirmeye çalışmışlardır. Populasyon yoğunluğuna duyarlı ve yüksek yoğunluklarda tercih edilen özellikler için seleksiyon, ***K*-seleksiyonu** ya da yoğunluğa bağımlı seleksiyon olarak bilinir. Buna karşılık, kalabalık olmayan bir çevrede (düşük yoğunluklarda), üreme başarısını maksimumda tutan özellikler için seleksiyon, ***r*-seleksiyonu** ya da yoğunluktan bağımsız seleksiyon olarak adlandırılır. Bu adlandırma lojistik denklemdeki değişkenlere göre yapılmıştır. *K*-seleksiyonunun, bireyler arasındaki rekabetin daha güçlü olduğu, kaynakların sınırladığı (taşıma kapasitesi) yoğunluğa yakın olan populasyonlarda işlediği söylenir. Yaşlı bir ormandaki, yetişkin ağaçlar *K*-seçilimli organizmalara bir örnektir. Buna karşın, *r*-seleksiyonunun, birey başına artış oranı olan r'yi en büyük değerinde tuttuğu, populasyon yoğunluklarının taşıma kapasitesinin çok altında olduğu ya da rekabetin az olduğu çevrelerde olduğu kaydedilmiştir. Bu koşullar genelde bozulmuş habitatlarda sık görülür. Terk edilmiş bir tarım alanında yetişen yabani otlar, *r*-seçilimli organizmalara örnektir.

K ve *r*-seleksiyon kavramları, gerçek yaşam hikayeleri aralığında, iki uç noktayı temsil ederler. Taşıma kapasitesi fikri ile birlikte bu kavram, ekologlara yaşam öyküsü evriminde alternatif hipotezler sunmada yardımcı olmuştur. Bu alternatif hipotezler de, bozunma, stres ve başarılı üremedeki fırsatların sıklığı gibi faktörlerin bu yaşam öykülerini nasıl etkilediğine ilişkin daha doğru çalışmaları teşvik etmiştir. Aynı zamanda, ekologları daha önce değindiğimiz şu önemli soru üzerinde düşünmeye zorlamıştır: *Niçin* populasyon büyüklüğü taşıma kapasitesine yaklaştıkça, populasyon büyüme hızı azalmaktadır? Gelecek bölümün konusu bu sorunun yanıtı üzerine olacaktır.



(a) Karahindiba bitkileri hızla büyüyüp, her biri tek bir tohum içeren çok sayıda küçük meyve verir. Çok sayıda tohum üretimi, en azından bir kısmının, sonunda kendi tohumlarını üretecek bitki haline gelmesini sağlayacaktır.





(b) Brezilya ceviz ağacı (sağda) gibi bazı bitkiler, ceviz kabuklarının içerisinde orta denebilecek sayıda iri tohumlar üretir (yukarıda). Her bir tohumun büyük endospermi, nispeten çok sayıda tohumun hayatta kalmasını sağlayan bir adaptasyon olarak, embriyo için gerekli besinleri sağlar.

▲ **Şekil 53.14 Bitkilerde tohum olarak ürün boyutundaki varyasyon.**

KAVRAM KONTROLÜ 53.4

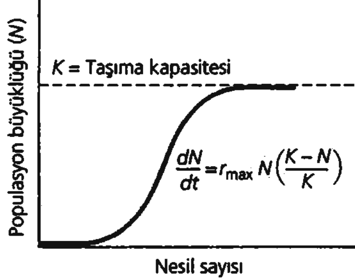
1. İki nehir düşünün: Birisi kaynaktan beslenen, su hacmi ve yıl boyunca su sıcaklığı sabit; diğeri çölde akan, beklenmeyen dönemlerde taşkınlar yapıp, kuruyan bir nehir olsun. İteropariti tarzında üreyen hayvanlar söz konusu olduğunda, hangi nehrin daha fazla türü destekleyeceğini tahmin edersiniz? Niçin?
2. Lekeli çırçır balığı (*Symphodus tinca*) denilen balık türünde, dişiler yumurtalarının bir kısmını geniş alanlara dağıtırken bir kısmını yuvada bırakır. Yalnızca bunlar ebeveyn bakımı alır. Bu davranışın sergilediği, üremedeki ödünleşmeleri açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Besin kıtlığı gibi strese maruz kalan fareler, bazen genç bireylerini tüketirler. Bu davranışın, yaşam öyküsü ve üreme ödünleşmeleri kavramı içinde nasıl evrilmiş olabileceğini açıklayın.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM 53.3

Lojistik model, taşıma kapasitesine yaklaştıkça, bir populasyonun büyümesinin nasıl yavaşladığını açıklar (ss. 1177-1179)

- Hiçbir populasyon için üssel büyüme, uzun süre sürdürülemez. Daha gerçekçi bir populasyon modeli, çevrenin destekleyebileceği maksimum populasyon büyüklüğü olan **taşıma kapasitesini** (K) dahil ederek, bu büyümeyi sınırlar.
- **Lojistik büyüme** eşitliğine göre, $dN/dt = r_{max} N (K - N)/K$, populasyon büyüklüğü taşıma kapasitesine yaklaştıkça büyüme yavaşlamaktadır.



- Lojistik model, az sayıda populasyona tam olarak uymakla birlikte, olası büyümeyi hesaplamada yararlıdır.

? *Yaban hayatı koruma alanını yöneten bir ekolog olarak, soyu tükenmekte olan belli bir türün taşıma kapasitesini artırmak istemektesiniz. Bunun için neler yapabilirdiniz?*

KAVRAM 53.4

Yaşam öyküsü özellikleri, doğal seçilimin ürünleridir (ss. 1179-1181)

- **Yaşam öyküsü** özellikleri, organizmaların gelişiminde, fizyolojisinde ve davranışında yansıtılan evrimsel çıktılardır.
- Big-bang ya da **semelpariti** şeklinde çoğalan organizmalar bir kez ürer ve ölür. **İteropariti** şeklinde çoğalan organizmalar tekrar tekrar ürer.
- Kuluçka büyüklüğü, olgunluk yaşı ve yavru bakımı gibi yaşam öyküsü özellikleri, zaman, enerji ve besin talepleri için yapılan çatışmalar arasındaki, ödünleşmeyi temsil eder. İki hipotetik yaşam öyküsü tipi; yoğunluğa bağlı seleksiyon olan, **K-seleksiyonu** ve yoğunluktan bağımsız seleksiyon olan ***r*-seleksiyonudur**.

? *Semelparitiye karşı iteroparitinin evrimleşmesine katkıda bulunmuş iki faktör ne olabilir?*

KAVRAM 53.5

Populasyon büyümesini düzenleyen pek çok faktör yoğunluğa bağımlıdır (ss. 1182-1187)

- **Yoğunluğa-bağımlı** populasyon düzenlemesinde, artan yoğunlukla birlikte ölüm oranları artar, doğum oranları düşer. **Yoğunluktan-bağımsız** populasyon düzenlemesinde, doğum ve ölüm oranları, yoğunluk ile değişiklik göstermez.
- Doğum ve ölüm oranlarındaki yoğunluğa-bağımlı değişiklikler, negatif geri bildirim yolu ile populasyon artışını kontrol eder ve nihayetinde, populasyonu taşıma kapasitesi civarında kararlı hale getirebilir. Yoğunluğa-bağımlı sınırlayıcı faktörler, sınırlı yer ve besin için yapılan tür içi rekabeti, birey sayısı arttıkça artan avlanma, hastalık, stres ve toksik madde birikimini de kapsar.
- Değişen çevre koşulları periyodik olarak etkilediği için, tüm populasyonlar bir miktar dalgalanma gösterirler. Birçok populasyonda bu, biyotik ve abiyotik faktörler arasındaki karmaşık etkileşimlerden etkilenen, düzenli patlama ve çöküşler döngüsü şeklinde seyreder. **Metapopulasyon**, içeriye ve dışarıya göçler ile birbirleriyle bağlantılı olan populasyonlar grubudur.

? *İnsan nüfusu üzerindeki yıllık dalgalanmalara katkıda bulunan biyotik ve abiyotik faktörlere birer örnek veriniz.*

KAVRAM 53.6

İnsan populasyonu, üssel büyümesini daha fazla sürdüremeyecektir ancak, halihazırda hızla artmaktadır (ss. 1187-1191).

- Küresel insan nüfusu, 1650'lerden beri, üssel olarak artmaktaysa da, son 50 yıl içinde, büyüme hızı neredeyse yarı yarıya azalmış durumdadır. **Yaş yapısı**ndaki farklılıklar, bazı ülkelerde nüfus hızla artarken, bazılarında azaldığını ya da aynı kaldığını göstermektedir. Bebek ölüm oranları ve beklenen ömür uzunluğu, sanayileşmiş ve daha az sanayileşmiş ülkeler arasında büyük farklılıklar göstermektedir.
- Yeryüzünün insanlar için taşıma kapasitesi kesin değildir. **Ekolojik ayak izi**, bir kişi ya da grup için tüketilen tüm kaynakları üretmek ve tüm atıklarını absorblamak için gerekli olan toplam kara ve su alanıdır. Dünyanın taşıma kapasitesine ne kadar yakın olduğumuzu gösteren bir ölçüdür. 6.8 milyardan fazla olan dünya nüfusu ile şu anda pek çok kaynağı, sürdürülemeyecek anlamda kullanmaktayız.

? *İnsanlar, içinde bulundukları çevrenin taşıma kapasitesini "seçme" yeteneği bakımından, diğer türlerden nasıl bir farklılık gösterir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Populasyon ekologları aynı yaştaki bireylerden oluşan grubu; niçin izlerler?
   a. Populasyonun taşıma kapasitesini belirlemek için,
   b. Populasyondaki her grubun doğum ve ölüm oranlarını belirlemek için
   c. Populasyonun yoğunluğa bağımlı süreçlerden etkilenip etkilenmediğini anlamak için,
   d. Populasyon büyüklüğünü düzenleyen faktörleri belirlemek için,
   e. Populasyon büyümesinin döngüsel olup olmadığını anlamak için
2. Populasyon taşıma kapasitesi,
   a. çevre koşulları değiştikçe değişebilir.
   b. lojistik büyüme modelini kullanarak doğru olarak hesaplanabilir.
   c. genel olarak zaman içinde aynı kalır.
   d. kişi başına büyüme hızı azaldıkça, artar.
   e. asla sınırları aşmaz.
3. Kar tavşanı populasyonu ile onun avcısı olan vaşak populasyonunu döngüleri üzerindeki bilimsel çalışmalar hangi sonucu ortaya çıkarmıştır?
   a. Av populasyonu yalnızca avcılar tarafından kontrol edilir.
   b. Tavşan ve vaşak, karşılıklı olarak birbirine o kadar bağımlıdırlar ki, türler diğeri olmadan varlığını devam ettiremezler.
   c. Tavşan ve vaşak populasyon döngülerine, pek çok abiyotik ve biyotik faktör, birarada etki eder.
   d. Tavşan ve vaşak populasyon döngüleri, asıl olarak abiyotik faktörler tarafından düzenlenir.
   e. Tavşan populasyonu, *r*-seleksiyonlu, vaşak populasyonu *K*-seleksiyonlu populasyonlardır.
4. Bugünkü büyüme oranlarına dayanarak, 2012 yılındaki insan nüfusu, hangi değere yaklaşacaktır?
   a. 2 milyar
   b. 3 milyar
   c. 4 milyar
   d. 7 milyar
   e. 10 milyar

5. Ekolojik ayak izi ile ilgili son çalışmalarda, hangi sonuca ulaşılmıştır?
   a. Yeryüzünün insanlar için, taşıma kapasitesi yaklaşık 10 milyardır.
   b. Kişi başına et tüketimi arttığı takdirde, yeryüzünün taşıma kapasitesi de artacaktır.
   c. Endüstrileşmiş ülkeler için bugünkü kaynak talebi, bu ülkelerin ekolojik ayak izlerinden çok daha azdır.
   d. Teknolojik gelişmelerin dünyanın, insan için taşıma kapasitesini artırması mümkün değildir.
   e. Amerika Birleşik Devletlerinde, kişi başına kaynak kullanımı yüksek olduğu için ekolojik ayak izi büyüktür.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

6. Bir populasyonda, bireylerin tekdüze bir dağılım göstermesi, aşağıdakilerden hangisine işaret eder?
   a. Populasyonun işgal ettiği, alan büyüklüğü artmaktadır.
   b. Kaynaklar eşit olarak dağılmıştır.
   c. Populasyon bireyleri kaynaklara ulaşmak için rekabet halindedir.
   d. Populasyon üyeleri, birbirlerini çekme ya da itme yönünde etkilememektedir.
   e. Populasyon yoğunluğu düşüktür.

7. Lojistik büyüme eşitliğine göre;

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N\frac{(K-N)}{K}$$

   a. N değeri sıfıra yaklaştığında, populasyona birim zamanda eklenen birey sayısı, en büyük değerdedir.
   b. N, K'ya yaklaşırken, kişi başına büyüme oranı (r), artmaktadır.
   c. N değeri K'ya eşit olduğunda, populasyon büyümesi sıfırdır.
   d. K küçük olduğunda, populasyon üssel olarak büyür.
   e. N, K'ya yaklaşırken, doğum oranı (b), sıfıra yaklaşır.

8. Hangi terim çifti, kararlı kurt populasyonları için, yaşam öyküsü karakterlerini daha doğru olarak tanımlamaktadır?
   a. Semelpariti şeklinde üreme; r-seçilim
   b. Semelpariti şeklinde üreme; K- seçilim
   c. İteropariti şeklinde üreme; r- seçilim
   d. İteropariti şeklinde üreme; K-seçilim
   e. İteropariti şeklinde üreme; N- seçilim

9. Üssel büyüme süresince, populasyon daima;
   a. binlerce birey ile büyür,
   b. kişi başına maksimum büyüme hızı ile büyür.
   c. hızlı bir şekilde taşıma kapasitesine ulaşır.
   d. zaman içinde döngüsel olarak büyür.
   e. dışarıya göç ile bazı bireylerini yitirir.

10. Aşağıdaki, sanayileşmiş ülkelerdeki insan populasyonu ile ilgili ifadelerden, hangisi *yanlıştır?*
   a. Yaşam öyküsü r-seçilimlidir.
   b. Ortalama aile büyüklüğü nispeten küçüktür.
   c. Populasyon demografik geçişini tamamlamıştır.
   d. Hayatta kalma eğrisi Tip I'e uyar.
   e. Yaş dağılımı nispeten aynıdır.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

11. **ÇİZİNİZ** Dişi populasyonunda, hangi yaş grubunun (kohort), en fazla dişi yavru oluşturduğunu tahmin etmek için, o yaş grubundaki kişi başına üretilen yavru sayısını ve o gruptaki canlı birey sayısını bilmeniz gereklr. Bu tahmini, Belding yer sincaplarında, yıl başındaki canlı dişi birey sayısını (Tablo 53.1'deki 2. sütun), dişi başına üretilen, ortalama dişi yavru sayısı (Tablo 53.2'deki 5. sütun) ile çarparak, yapınız. x-ekseninde, dişi bireylerin yaşını (0-1, 1-2 gibi) y-ekseninde her bir yaş grubu için üretilen toplam dişi birey sayısını göstererek, sütun grafiği çiziniz. Dişi sincaplar, hangi yaş grubunda, en fazla genç dişi birey oluşturmaktadır?

12. **EVRİMSEL BAĞLANTI**
   Semelpariti şeklindeki (bir kez) üremeye karşı, iteropariti (tekrarlanan) şeklindeki üremenin evrimini destekleyen koşulları karşılaştıran bir paragraf yazınız.

13. **BİLİMSEL SORGULAMA**
   Belli bir bitki türünde, artan populasyon yoğunluğunun, patojen fungusun bitkiyi enfekte etme hızında artış gösterdiği hipotezini test ediyorsunuz. Fungus, yapraklar üzerinde görünebilen izler bıraktığı için, bitkinin enfekte olup olmadığını kolayca anlayabiliyorsunuz. Hipotezinizi test etmek üzere bir deney tasarlayınız. Deney ve kontrol gruplarınızı, nasıl veri toplayacağınızı, toplayacağınız verilerde ne sonuçlar göreceğinizi ve hipoteziniz doğru ise beklediğiniz sonuçları açıklayınız.

14. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**
   Pekçok kişi, daha az sanayileşmiş ülkelerdeki hızlı nüfus artışının en önemli çevre sorunumuz olduğunu inkar eder. Bazıları, daha az olmasına rağmen, sanayileşmiş ülkelerdeki nüfus artışının günümüzde daha önemli bir çevresel tehdit olduğunu düşünürler. Daha az sanayileşmiş ve sanayileşmiş ülkelerdeki, nüfus artışının getirdiği sorunlar nelerdir? Hangisinin daha büyük bir tehdit olduğuna ve nedenine ilişkin düşünceleriniz nelerdir?

15. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
   Çevresel Etkileşimler Kısa bir deneme (100-150 kelime) yazarak, Şekil 53.17'deki, insanlarda yoğunluğa-bağımlı populasyon düzenlemesi için, nihayetinde, en önemli olabileceğini düşündüğünüz faktör ya da faktörleri tanımlayınız ve nedenlerini açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

BioFlix **Özel** Ders Populasyon Ekolojisi: Lojistik Büyüme
Aktiviteler Populasyon Yoğunluğu ve Büyüklüğünü Tahmin Etme Teknikleri • Hayatta Kalma Eğrilerinin Araştırılması • Populasyon Büyüme Modellemesi • İnsan Populasyon Büyümesi • İnsan Populasyon Büyümesi ve Düzenlenmesi • Yaş Yapısı Piramitleri Analizi • Yaş Piramitleri ve Populasyon Büyümesi
Sorular Öğrenci Yanılgıları • Okuma Sınavı • Çoktan Seçmeli Sorular • Bölüm Sonu

2. eTekst

Bilgisayar ağındaki kitabını oku, araştır, notlar al, metindeki önemli kısımları incele

3. Çalışma Alanı

Deneme testleri • Toplu testler • **BioFlix** 3-D Animasyonları • MP3 ile Öğrenme Bölümleri • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab Ortamları • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Aletleri • Sanat

Komünite Ekolojisi



▲ **Şekil 54.1 Hangi tür, bu etkileşimden yarar sağlamaktadır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

54.1 Komünite etkileşimleri, bu etkileşimlerin ilgili türler arasında faydalı, zararlı ya da etkili olup olmama durumuna göre sınıflandırılır

54.2 Biyolojik komüniteleri çeşitlilik ve trofik yapı karakterize eder

54.3 Bozunum tür çeşitliliğini ve kompozisyonunu etkiler

54.4 Biyocoğrafik faktörler komünite çeşitliliğini etkiler

54.5 Patojenler, yerel ya da küresel olarak, komünite yapısını değiştirir

GENEL BAKIŞ

Hareket Halindeki Komüniteler

Endonezya, Lembeh Strait boğazı derinliklerinde, Homolidae familyası içinde bir yengeç, okyanus zemininde, sırtında büyük bir denizkestanesi ile gitmektedir **(Şekil 54.1)**. Predatör bir balık geldiğinde, yengeç hemen sedimentler içine gömülüp kendini korumaya alır. Balık arkasından saldırır ve yengeci ısırmaya çalışır. Buna yanıt olarak yengeç, dikenli denizkestanesini, balığın üzerine fırlatır. Balık sonunda vazgeçer ve oradan uzaklaşır.

Şekil 54.1'deki taşıyıcı yengeç, açıkça sırtında taşıdığı denizkestanesinden yararlanmıştır. Denizkestanesi bu ilişkiden nasıl yararlanmaktadır? Yengeç ile ilişkisi, üremesi ve yaşaması için zararlı ya da faydalı olabilir, veya hiçbir etkisi olmayabilir. Ekologlar bu soruyu yanıtlamadan önce, daha fazla gözlem ve denemeye gereksinim duyacaklardır.

Bölüm 53'de, aynı tür içindeki bireylerin birbirlerini nasıl etkileyebileceklerini öğrendiniz. Bu bölümde farklı türlerin populasyonları arasındaki ekolojik etkileşimler incelenecektir. Birbiri ile etkileşime girecek kadar yakın yaşayan, farklı türlerin oluşturduğu populasyonlar grubu, biyolojik **komünite** olarak adlandırılır. Ekologlar, belirli komünitelerin sınırlarını, araştırma sorularına uygun şekilde belirlerler: çürümekte olan bir kütükte yaşayan çürükçül ve diğer organizmalardan oluşan komüniteyi; Superior Gölündeki bentik komüniteyi ya da Alberta, Banff Ulusal Parkındaki ağaç ve çalı komünitesini çalışabilirler.

Bu bölüme, Şekil 54.1' deki yengeç ve denizkestanesi örneğinde olduğu gibi, komünite içinde, türler arasında olan etkileşim biçimlerini inceleyerek başlayalım. Daha sonra, komünite yapılanmasında en önemli olan birkaç faktörü – kaç tür var, hangi özel türler mevcut, bu türlerin göreceli bolluklarını belirleyerek-·değerlendireceğiz En sonunda, komünite ekolojisinin bazı prensiplerini, insan hastalıklarının çalışılmasına uygulayacağız.

KAVRAM **54.1**

Komünite etkileşimleri, bu etkileşimlerin ilgili türler arasında faydalı, zararlı ya da etkili olup olmama durumuna göre sınıflandırılır.

Bir organizmanın yaşamındaki anahtar ilişkilerin bir kısmı, komünite içinde diğer türlerin bireyleri ile olan etkileşimleridir. Bu **türler arası etkileşimler**, rekabet, avlanma, herbivorluk, simbiyoz (parazitlik, mutualizm ve kommensalizm) ve kolaylaştırmayı kapsar. Bu bölümde, ekologların, her bir tip etkileşimin kesin sınırları üzerinde her zaman fikir birliği içinde olmadıklarını bilerek, bu etkileşimleri belirleyip tanımlayacağız.

Her bir etkileşimin, ilişkideki iki türün hayatta kalış ve üremesini nasıl etkilediğini göstermek için + ve – sembolleri kullanacağız. Örneğin, avlanma, predatör populasyonunun hayatta kalışı ve üremesi üzerinde olumlu bir etki, av populasyonu üzerinde olumsuz etki ile, +/- bir etkileşimdir. Mutualizm + /+ bir etkileşimdir, çünkü her iki türünde hayatta

kalış ve üremesi, diğerinin varlığı ile artmaktadır. 0, populasyonun, bildiğimiz şekilde etkilenmediğini göstermektedir.

Tarihsel olarak, ekolojik araştırmaların çoğu, rekabet ve avlanma olayında olduğu gibi, en azından bir tür üzerinde olumsuz bir etkiye sahip olan etkileşimler üzerinde yoğunlaşmıştır. Bununla birlikte, olumlu etkileşimler de her yerde görülür ve komünite yapısına katkıları, bugün önemli çalışmaların konusunu oluşturur.

Rekabet

Türler arası rekabet, farklı türlerin bireyleri, gelişmelerini ve hayatta kalmalarını sınırlayan kaynaklar için rekabet ettiklerinde olan, - / - bir ilişkidir. Bahçede büyüyen ayrıkotları; toprak mineralleri ve su için, bahçe bitkileri ile rekabet ederler. Çekirgeler ve bizon, her ikisinin de yediği otlar için rekabet ederler. Alaska ve Kanada'nın kuzey ormanlarındaki, vaşak ve tilkiler, avları olan kar tavşanı için rekabet içindedirler. Buna karşı, oksijen gibi bazı kaynaklar, nadiren kıt kaynak olduğundan, türlerin çoğu bu kaynağı kullanır ve genellikle rekabet etmezler.

Rekabette Elenme

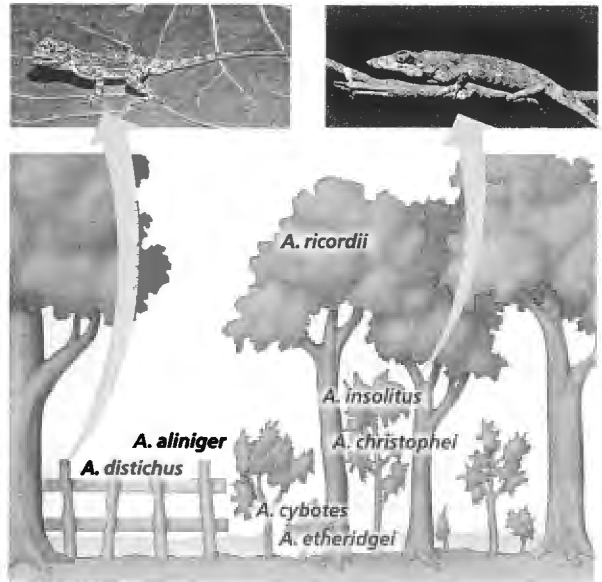
İki türün sınırlı kaynaklar için rekabet etmesi durumunda, komünite içinde ne olur? Rus ekolog, G.F. Gause, 1934 yılında, iki benzer silli türü olan, *Paramecium aurelia* ve *Paramecium caudatum* ile laboratuvar denemeleri yaparak, bu soru üzerinde çalışmıştır. Bu türleri laboratuvarda sabit koşullarda, her gün belirli miktarda besin vererek yetiştirmiştir. Gause, iki türü ayrı ayrı yetiştirdiğinde, her iki populasyon da hızla büyümüş, kültürün görünen taşıma kapasitesine ulaşıldığında eğri düzleşmiştir (*P. aurelia* lojistik büyüme eğrisi için, Şekil 53.10a' ya bakınız). Gause, iki türü birlikte yetiştirdiğinde, *P. caudatum* kültürden yok olmuştur. Gause, *P. aurelia*'nın besin elde etmede bir rekabet üstünlüğü olduğunu anlamıştır. Aynı sınırlayıcı kaynaklar için rekabet eden iki türün, aynı yerde sürekli olarak birarada olamayacağı sonucuna varmıştır. Bir müdahale olmadığında, türlerden biri kaynakları daha etkili olarak kullanacak ve diğerinden daha hızlı üreyecektir. Çok küçük bir üreme avantajı bile, ikinci derecedeki rakip türün lokal yok oluşuna neden olacaktır, sonuç **rekabette elenme** diye bilinir.

Ekolojik Niş ve Doğal Seçilim

EVRİM Türlerin, çevrelerindeki biyotik ve abiyotik kaynakları kullanımları ile ilgili durumların tümü **ekolojik niş** olarak adlandırılır. Amerikalı ekolog Eugene Odum, niş kavramını açıklamak üzere aşağıdaki analojiyi kullanmıştır. Eğer organizmanın habitatı, onun "adresi" ise; nişi, onun "mesleğidir". Örneğin, tropikal bir ağaç kertenkelesinin nişi, tolere ettiği sıcaklık aralığı, üzerinde bulunduğu dalın büyüklüğü, gün içinde aktif olduğu zaman, yediği böcek tipi ve büyüklüğünü kapsar. Bu faktörler kertenkelenin nişini ya da ekolojik rolünü – bir ekosisteme nasıl uyduğunu- tanımlar.

Rekabette elenme ilkesini yeniden değerlendirmek üzere, niş kavramını kullanabiliriz. Nişleri aynı olan iki tür, bir komünitede sürekli birarada olamaz. Ancak, ekolojik olarak benzer olan türler, nişlerinde zaman içinde bir ya da daha fazla, belirgin farklılıklar ortaya çıkar ise, aynı komünitede birlikte olabilirler. Doğal seçme yoluyla evrimleşme, türlerden birinin farklı kaynakları kullanması sonucunu getirebilir. Komünitede benzer türlerin birlikte yaşamasını olası kılan bu niş farklılaşması, **kaynak paylaşımı** olarak adlandırılır (**Şekil 54.2**). Komünitedeki kaynak paylaşımını "geçmişteki rekabetin izi" -daha önceki türler arası bir rekabetin, niş farklılaşmasının evrimi ile çözüme kavuşmuş dolaylı bir kanıtı- olarak düşünebilirsiniz.

Rekabetin bir sonucu olarak, genellikle, bir tür tarafından potansiyel olarak işgal edilebilen niş olan *temel niş*, o türün özel bir çevrede esas nişin içerisinde o an işgal etmiş olduğu kısmından yani *gerçekleştirilmiş nişin*den farklıdır. Ekologlar bir türün temel nişini, rakiplerin yokluğunda, içinde büyüdükleri ve çoğaldıkları koşulların sınırlarını test ederek belirlerler. Potansiyel rakibin, türün gerçekleştirilmiş nişini sınırlayıp sınırlamadığını, rakip türü ortadan kaldırıp, türün yeni uygun alanlara yayılıp yayılmadığını görerek test edebilirler. **Şekil 54.3**'deki, türlerden birinin esas nişinin bir kısmını işgal etmekten alıkonulmuş olduğu klasik çalışmada, iki kaya midyesi türü arasındaki rekabet, açık olarak görülmektedir.

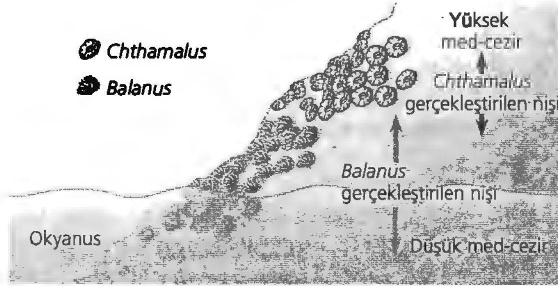


▲ **Şekil 54.2 Dominik Cumhuriyeti kertenkeleleri arasındaki kaynak paylaşımı.** *Anolis* cinsine ait yedi kertenkele türü, birbirine yakın yaşar, tümü böcekler ve diğer küçük eklembacaklılar üzerinde beslenirler. Bununla beraber, besin üzerindeki rekabet azaltılmıştır; çünkü her bir kertenkele türünün tercih ettiği ayrı bir alan vardır, böylece belirli nişleri işgal ederler.

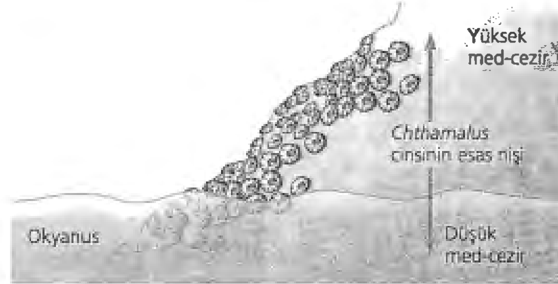
▼ **Şekil 54.3** **SORGULAMA**

Bir türün nişi, türler arası rekabetten etkilenebilir mi?

DENEY Ekolog Joseph Connell, İskoçya kıyıları boyunca, kayalar üzerinde tabakalı bir dağılım gösteren, iki kazmidyesi türü, *Chthamalus stellatus* ve *Balanus balanoides* üzerinde çalıştı. *Chthamalus* genellikle *Balanus*'a göre, kayaların daha yüksek kısımlarında bulunur. Connell, *Chthamalus* dağılımının *Balanus* ile rekabet sonucu böyle olup olmadığını belirlemek üzere, birçok bölgede kayalardan *Balanus*'a ait bireyleri kaldırmıştır.



BULGULAR *Chthamalus* daha önce *Balanus* tarafından işgal edilmiş alana yayılır.



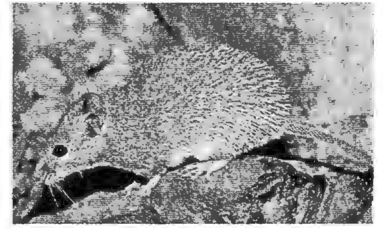
SONUÇ Türler arası rekabet *Chthamalus*'un gerçekleştirilen nişinin, esas nişinden çok daha küçük olması sonucunu getirmiştir.

KAYNAK J. H. Connell, The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*, *Ekoloji* 42:710–723 (1961).

(MB) Deneysel sorgulamayla öğrenme için MasteringBiology kısmına bakınız.

EĞER ÖYLE İSE? Diğer çalışmalara göre, Balanus, düşük med-cezirde kuruyacağı için kayaların yüksek yerlerinde hayatını sürdüremez. Balanus'un gerçekleştirilen nişini, esas nişi ile nasıl kıyaslardınız?

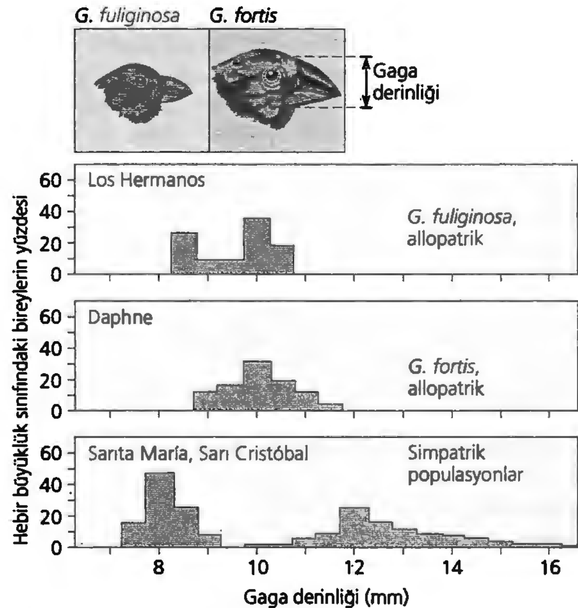
Türler, kertenkele ve kaya midyelerinde olduğu gibi, nişlerini sadece alan olarak değil, zamansal olarak da paylaşabilirler. Yaygın dikenli fare (*Acomys cahirinus*) ve altın dikenli fare (*A. russatus*), Ortadoğu ve Afrika'da, benzer mikrohabitat ve besin kaynaklarını paylaşarak, kayalık habitatlarda yaşamını sürdürür. Birlikte bulundukları zaman, *A. cahirinus* noktürnalken (gece aktif), *A. russatus* diurnaldır (gün boyunca aktif). Oysa laboratuvar çalışmaları, ilginç bir şekilde, *A. russatus* türünün aslında noktürnal olduğunu göstermiştir. Bu tür, *A. cahirinus* türünün varlığında, gün boyu aktif olmak için, kendi biyolojik saatini geçersiz kılmak durumundadır. İsrailli bilim insanları, tüm *A. cahirinus* bireylerini doğal habitatlarından kaldırdıkları zaman, o alandaki *A. russatus* bireyleri, laboratuvar çalışmaları ile uyumlu bir biçimde, noktürnal olmuştur. Davranıştaki bu değişiklik, türler arasında rekabetin var olduğunu, aktif zamanlarını paylaşma yolu ile birarada bulunabildiklerini gösterir.



▲ **Altın dikenli fare (*Acomys russatus*)**

Karakter kayması

Populasyonlarının bazen allopatrik (coğrafik olarak ayrı; bakınız Bölüm 24), bazen simpatrik (coğrafik olarak örtüşen) olduğu yakın ilişkili türler, komünitelerin yapılanmasında, rekabetin önemine ilişkin daha fazla kanıt sunarlar. Bazı durumlarda, böyle türlerin allopatrik populasyonları morfolojik olarak benzer ve benzer kaynakları tüketirler. Buna karşın, kaynaklar için potansiyel olarak rekabet edecek olan simpatrik populasyonlarda, vücut yapıları ve kullanılan kaynaklar farklılık gösterirler. Allopatrik populasyonlara kıyasla simpatrik populasyonlarda daha fazla olan, karakterlerdeki bu farklılaşma eğilimi, **karakter kayması** olarak adlandırılır. Galápagos ispinozlarındaki karakter kayması örneği, **Şekil 54.4**'de gösterilmiştir.



▲ **Şekil 54.4 Karakter Kayması: Geçmişteki rekabetin dolaylı izleri.** Los Hermanos ve Daphne adalarında yaşayan, *Geospiza fuliginosa* ve *Geospiza fortis* türlerinin allopatrik populasyonları benzer gaga morfolojilerine sahip olup (üstteki iki resim), muhtemelen benzer büyüklükteki tohumları yerler. Bununla beraber, Santa Maria ve San Cristobal'deki iki simpatrik populasyonda, *G. fuliginosa*, farklı büyüklükteki tohumlarla beslenmeye adapte olmuş, daha kısa ve küçük gagaya sahipken, *G. fortis* daha derin ve daha büyük (sondaki resim) gagaya sahiptir.

Predasyon (Avlanma)

Avlanma, iki tür arasındaki, avcı olan türün, av olan diğer türü öldürüp yediği, + /- bir ilişkiyi ifade eder. Avlanma terimi, genelde bir aslanın antiloba saldırıp yemesini hatırlatmasına rağmen, çok farklı ilişkilere uygulanmaktadır. Bitki dokularını yiyerek öldüren bir hayvanda predatör olarak düşünülebilir. Çünkü, yeme ve yenilmekten kurtulma, üreme başarısında önkoşuldur ve hem avcı hem de avdaki adaptasyonlar, doğal seçilim yoluyla yenilenme eğilimindedir.

Avcılarda pek çok önemli beslenme adaptasyonları belirgin olarak bilinmektedir. Avcıların çoğu, potansiyel avlarını tanımak ve bulmak için, keskin duyulara sahiptir. Yine pek çoğunda, besinlerini yakalamalarına ve kontrol etmelerine yardımcı olacak pençe, diş, iğne ya da zehir gibi adaptasyonlara sahiptirler. Çıngıraklı yılan ve aynı familyanın diğer üyeleri, gözleri ile burun delikleri arasında bulunan sıcaklığa duyarlı, bir çift organ ile avlarını bulur, sivri dişleri ile toksin enjekte ederek küçük kuş ve memelileri öldürürler. Avlarını izleyen avcılar, genelde hızlı ve çevikken, pusuya yatmış olanlar da çevrelerinde iyi gizlenirler.

Avcıların avını yakalamak için adaptasyonlara sahip olması gibi, av olan türler de yenilmekten kurtulmak için adaptasyonlara sahiptirler. Saklanma, uçma, sürü ya da grup oluşturma yaygın davranışlardan bazılarıdır. Yavrularını aslanlar gibi avcılardan korumak üzere enerjik biçimde savunan iri vücutlu otçul memelilerde olduğu gibi, aktif olarak kendini savunma daha nadir olarak görülmektedir. Av konumundaki türlerde, diğer savunma davranışı olarak, birçok bireyin bir araya toplanarak avcılarına karşı topluca saldırıyı sağlayan alarm çağrıları yer alır.

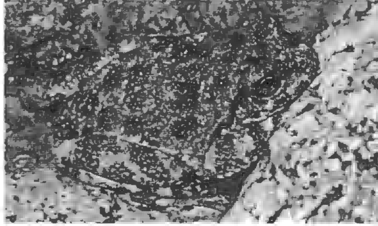
Hayvanlar, aynı zamanda çok çeşitli morfolojik ve fizyolojik savunma adaptasyonları da sergilerler. **Kriptik renklenme** ya da kamuflaj, avın görünmesini zorlaştırır (**Şekil 54.5a**). Mekanik ve kimyasal savunmalar, kirpi ve kokarca gibi türleri korur. Avrupa ateş semenderi gibi bazı hayvanlar, toksin sentezler; diğerleri ise yedikleri bitkiden aldıkları toksini toplar. Etkili kimyasal savunma yapan hayvanlar, zehirli ok kurbağasında olduğu gibi, genelde parlak **aposematik renklenme** ya da uyarıcı renklenme sergilerler (**Şekil 54.5b**). Uyarıcı renklenme, avcıların çarpıcı renklenmelere sahip olan avlarından sakınmaları nedeniyle, uyumsal bir özellik gibi görünmektedir (bakınız Bölüm 1).

Av konumundaki bazı türler, diğer türlere benzerlik göstererek korunurlar. **Bates mimikrisinde,** lezzetli ya da zararsız türler, nahoş ya da zararlı türleri taklit eder. Şahin güvesi, *Hemeoplanes ornatus* larvası, rahatsız edildiğinde, küçük zehirli bir yılanın başına benzer şekilde, baş ve göğsünü şişirir (**Şekil 54.5c**) . **Müller mimikrisinde**, Yaban arısı türlerinde, yaban arısı (örneğin *Nomada*) ve eşekarısı (örneğin *Vespula*) gibi, tadı beğenilmeyen iki ya da daha çok tür, birbirlerine benzerlik gösterirler (**Şekil 54.5d**). Muhtemelen, tadı iyi olmayan av miktarı daha fazla olduğunda, avcılar, o özel görünümlü avdan sakınmayı daha hızlı öğrenirler.

▼ **Şekil 54.5 Hayvanlarda savunmaya yönelik renklenme örnekleri.**

(a) Kriptik (gizlenmeye yönelik) renklenme

▶ Kanyon ağaç kurbağası



(b) Aposematik renklenme

▶ Zehirli ok kurbağası

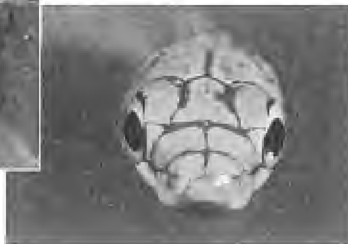


(c) Bates mimikrisi: Zararsız tür, zararlı olanı taklit eder.



◀ Şahin güvesi larvası

▼ Yeşil papağan yılanı

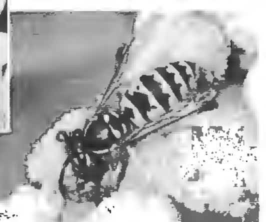


(d) Müller mimikrisi: İki tatsız tür birbirini taklit eder.



◀ Yaban arısı (*Nomada*)

▼ Eşekarısı (*Vespula*)



Benzer görünümlerde, bu şekilde bir çeşit uyarıcı renklenme olur. Konvergent evrim örneğinde, farklı taksonlardaki tadı hoş olmayan hayvanlar, benzer renklenme desenlerine sahiptirler. Eşekarıları ve mercan yılanlarında (bakınız Şekil 1.25) olduğu gibi, siyah ve sarı ya da kırmızı şeritler tadı hoş olmayan hayvanları karakterize eder.

Mimikriyi avcı türler de kullanır. Timsah kapan kaplumbağaların, küçük balıkları cezbeden, hareketli solucanlara benzeyen dilleri vardır. Bu "tuzağı" yemeğe yeltenen her balık, kaplumbağanın güçlü dişleri kapandığında, çabucak tüketilir. Fenerbalığı da, kendi tuzağı ile sırt yüzgecinin değişikliğe uğramış bir kemiği ile ışık yayarak avını cezp eder.

Herbivorluk

Ekologlar, **herbivor** terimini, organizmanın bitki ya da alg üzerinden beslendiği, + / - etkileşimi göstermek için kullanırlar. Sığır, koyun, manda gibi iri vücutlu memeli herbivorlar daha çok bilinmekle birlikte, gerçekte herbivorların çoğu, çekirgeler ve kınkanatlı böcekler gibi omurgasız canlılardır. Okyanuslarda, salyangoz, denizkestanesi, bazı tropikal balıklar; ve denizineğinin de aralarında yer aldığı bazı memeli türleri herbivorlara dahildir (**Şekil 54.6**).

Predatörler gibi, herbivorlar da birçok özelleşmiş adaptasyonlara sahiptir. Birçok herbivor böceğin bacaklarında bulunan kimyasal reseptörler, onların zehirli ve zehirsiz bitkilerin ayırımını yapabilmesine; daha fazla ve daha az besin içeren bitkiler arasındaki ayrımı yapabilmesine olanak sağlamaktadır. Keçi gibi bazı memeli herbivorlar, bitkileri incelemek için koku duyularını kullanırlar; ve bitkilerin bazılarını yerken bazılarını reddederler. Onlar, bitkilerin, çiçek gibi sadece belirli bir kısmını da yiyebilirler. Çoğu herbivor, bitkisel yiyecekleri işlemeye uyum sağlamış sindirim sistemine ve özelleşmiş dişlere de sahiptir. (bakınız Bölüm 41).

Av olan hayvanlardan farklı olarak, bitkiler yenmekten kurtulmak için kaçamazlar. Bunun yerine, kimyasal toksinleri ya da diken ve iğne gibi yapıları herbivorlara karşı silah olarak kullanabilirler. Tropikal asma olan *Strychnos toxifera* tarafından üretilen striknin adı verilen zehir, tütün bitkisi tarafından üretilen nikotin ve pek çok bitki türü tarafından üretilen taninler, kimyasal silah olarak hizmet eden bitki bileşikleri arasında sayılabilir. *Astragalus* cinsinde selenyum biriktiren bitkiler, " deliotları" olarak bilinir. Bu bitkileri yiyen koyun ve keçiler başıboş ve amaçsız bir şekilde döner, hatta ölebilirler. İnsanlara toksik olmayıp, pek çok herbivor için tatsız olabilen bileşikler, bildiğimiz tarçın, sarımsak ve nane kokusu salarlar. Bazı bitkilerde, üzerinden beslenen böceklerde gelişme bozukluklarına neden olan kimyasallar üretirler.



▲ **Şekil 54.6 Florida'da, Batı Hint adaları denizineği *Trichechus manatus*.** Resimdeki bu hayvan, alana yeni sokulmuş olan sucul bir bitki türüyle (*Hydrilla verticillata*) beslenmektedir.

Simbiyoz

İki ya da daha fazla tür, birbiriyle doğrudan ve yakın bir bağlantı içinde ise, bu ilişki **simbiyoz** olarak adlandırılır. Bu kitapta, simbiyoz, zararlı, yararlı ya da nötr olsun tüm ilişki biçimlerini kapsayan genel bir tanımlama olarak benimsenmiştir. Bazı biyologlar, simbiyoz terimini, iki türün de karşılıklı yarar sağladığı, mutualizmin sinonimi olarak tanımlarlar.

Parazitlik

Parazitlik, organizmalardan birinin yani **parazitin**, besinini, bu süreçte zarar gören, **ev sahibi (konak)** organizmadan sağladığı, +/- bir simbiyotik ilişkidir. Yassı solucanlarda olduğu gibi, konağının vücudu içinde yaşayan parazitler **endoparazit**; bit ve kenelerde olduğu gibi konağının dış yüzeyinde beslenenler **ektoparazit** olarak adlandırılırlar. Özel bir parazitlik şeklinde, parazitoit böcekler -genelde küçük yaban arıları- canlı konakları üzerine ya da içine yumurtalarını bırakırlar. Larva daha sonra konak vücudu üzerinde beslenir ve nihayetinde konağını öldürür. Bazı ekologlar, yeryüzündeki türlerin en azından 1/3'ünün parazit olduğunu tahmin ederler.

Birçok parazitin, birden çok konağı içine alan karmaşık hayat döngüleri vardır. Günümüzde, dünya üzerinde yaklaşık 200 milyon insanı enfekte eden kan kelebekleri, gelişimlerinin farklı zamanlarında iki konağa gereksinme duyar: insanlar ve tatlısu salyangozları (bakınız Şekil 33.11). Bazı parazitler, bir şekilde konaklarının davranışını değiştirebilirler ve bir konaktan diğerine transfer olma olasılığını artırırlar. Örneğin, parazitik Acanthocephala üyelerinin (dikenli başlı solucanlar) varlığı, kabuklulara ait olan konaklarının, koruyucu örtüyü bırakma ve çıplak kalmanın da aralarında yer aldığı çeşitli davranışlar sergilemesine neden olur. Davranış değişikliklerinin sonucu olarak, kabuklular, parazitik solucanların yaşam döngüsünde ikinci konak olan kuşlar tarafından daha çok yenme şansına sahiptirler.

Parazitler, konak populasyonlarının hayatta kalma, üreme ve yoğunluklarını, dolaylı ya da doğrudan önemli oranda etkileyebilirler. Örneğin, bir geyik türü üzerinde ektoparazit olarak yaşayan keneler, kan emmek suretiyle, kıl bozulmasına ve kıl kaybına yol açar; ve konaklarını zayıflatırlar. Bu durumda, geyiğin soğuk stresinden ölme ya da kurtlar tarafından avlanma şansı artmış olacaktır (bakınız Şekil 53.18).

Mutualizm

Mutualistik simbiyoz ya da **mutualizm**, her iki türün de yarar sağladığı türler arası bir ilişkidir (+/+). Baklagillerin kök nodüllerinde bulunan bakteriler tarafından yapılan azot tespiti, karıncalar ve geviş getiren memelilerin sindirim sistemlerindeki mikroorganizmalar tarafından gerçekleştirilen selüloz sindirimi; mikorhizada besin alışverişi, bitki kökleri ile fungus birlikleri; ve mercanlarda birhücreli alglerin fotosentezi gibi mutualizme ilişkin birçok örnek, bundan önceki bölümlerde verilmişti. Termitler ve onların sindirim sistemlerinde bulunan mikroorganizmalar arasındaki ilişki, en azından bir türün partneri olmadan yaşamını sürdüremeyeceği, *zorunlu mutualizmin* bir örneğidir. **Şekil 54.7**'deki akasya-karınca örneğinde gösterildiği üzere, *isteğe bağlı mutualizmde* ise her iki tür de tek başına yaşamını sürdürebilir.

Mutualistik ilişkiler bazen, her iki türde de diğerinin hayatta kalışını ve üremesini etkileyecek değişiklikler ile ilişkili uyumların birlikte evrimini (koevolusyonunu) kapsar. Örneğin, çiçekli bitkilerin çoğu, tohumların yayılması ya da tozlaşma olaylarında işlevsel olan hayvanları etkileyecek meyve ya da nektar gibi adaptasyonlara sahiptir (bakınız Bölüm 38). Buna karşı, hayvanların da nektarı bulmaya ve tüketmeye yardımcı olan adaptasyonları vardır.



(a) Orta ve Güney Amerika'daki belirli akasya ağaçları, *Pseudomyrmex* cinsine ait iğneli karıncaların barınacağı içi boş dikenlere sahiptir. Karıncalar, ağacın ürettiği nektar ve yaprakçıkların uçlarındaki proteince zengin şişkin kısımlar (fotoğrafta turuncu) ile beslenirler.



(b) Akasya, ağaca dokunan her şeye saldıran, fungal sporları, küçük herbivorları ve döküntüleri uzaklaştıran, bu hırçın karıncalardan yarar sağlar. Ağaç çevresinde gelişen vejetasyona da engel olurlar.

▲ Şekil 54.7 **Akasya ağaçları ve karıncalar arasındaki mutualizm.**

Kommensalizm

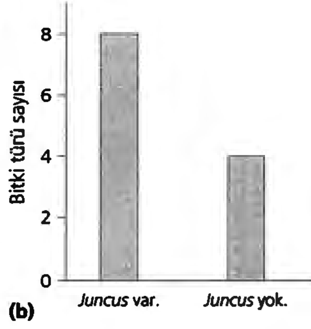
Türler arasında, bir türün yarar gördüğü, diğerinin ne yarar ne de zarar gördüğü ilişki, **kommensalizm** olarak adlandırılır (+/0). Türler arasındaki herhangi bir yakın ilişki, çok az bile olsa muhtemelen iki türü birden etkilediğinden, doğadaki kommensal ilişkileri kanıtlamak zordur. Örneğin, köpekbalığına tutunan kaya midyeleri ya da sucul kaplumbağa kabukları üzerinde yaşayan algler gibi, "otostopçu" türler, bazen kommensal olarak değerlendirilir. Otostopçular, yolculukları sırasında çok az bir etkiye sahipmiş gibi görünmelerine karşın, gelişimlerini sürdürecek bir yer kazanmışlardır. Bununla birlikte, gerçekte, bu otostopçular, avcılardan kaçma ya da besin arama sırasında hareketlerini azaltmak suretiyle konaklarının üreme başarılarını birazcık azaltabilirler. Diğer taraftan, otostopçular kamuflaj oluşturarak yarar sağlayabilirler.

Bazı ilişkiler, bir tür için muhtemelen kommensal olurken, diğeri için kasıtsız bir durum olabilir. Sığır kuşları ve öküzbalıkçılar gibi kuş türleri, otlamakta olan bizon, sığır, at ve diğer herbivorların çayırlardan çıkarttıkları böcekler üzerinden beslenirler. Bu kuşlar herbivorları izlediklerinden beslenme oranlarını artırırlar; bu ilişkiden açıkça yarar sağlarlar. Herbivorlar, genel olarak bu ilişkiden hiç etkilenmeyebilirler (**Şekil 54.8**). Ancak bazen bu durumdan onlar da yarar sağlayabilirler; örneğin kuşlar, otçullardan kene ve diğer parazitleri çıkarıp yiyerek, fırsatçı bir beslenme sergilerler. Avcıların yaklaşmasına karşı da herbivorları uyarabilirler.



▲ Şekil 54.8 **Öküz balıkçıllar ve su mandaları arasındaki, olası bir kommensalizm örneği.**


(a) *Juncus*'lu tuzlu bataklık (önplan)



(b)

▲ **Şekil 54.9 New England tuzlu bataklıklarında siyah kamış (*Juncus gerardi*) örneğinde, kolaylaştırma.** Siyah kamış, bataklık üst–orta zonunda yaşayabilen bitki sayısını artırır.

Kolaylaştırma

Türler, diğer türün hayatta kalma ve üremesi üzerinde, doğrudan ve yakın bir simbiyotik ilişki gerekmeden de, olumlu etkilere (+/+ ya da 0/+) sahip olabilir. Bu tip etkileşim **kolaylaştırma** olarak adlandırılır; ve özellikle bitki ekolojisinde yaygındır. Örneğin, siyah hasırotu *Juncus gerardi*, New England'ın tuzlu bataklıklarındaki bazı alanlarda, toprağı diğer bitki türleri için daha ılımlı hale getirir (**Şekil 54.9a**). *Juncus*, toprak yüzeyinde, buharlaşmayı azaltacak gölge oluşturarak, toprak içindeki tuz birikiminin önlenmesine yardımcı olur. *Juncus*, ayrıca, oksijeni toprakaltı dokulara taşıyarak, tuzlu bataklık topraklarında oksijen tükenmesinin önlenmesine de yardımcı olur. Yapılan bir çalışmada, üst-orta gelgit zonunda, *Juncus*'un kaldırıldığı alanların, % 50 daha az bitki türünü desteklediği görülmüştür (**Şekil 54.9b**).

Şimdiye kadar tartıştığımız tüm bu etkileşim tipleri – Rekabet, avlanma, herbivorluk, simbiyoz ve kolaylaştırma- komünitelerin yapısını önemli oranda etkilemektedir. Bu bölümde bu etkileşimlere ait diğer örnekleri de göreceksiniz.

KAVRAM KONTROLÜ 54.1

1. İki türün populasyonlarının karşılıklı etkileşimi üzerinde, rekabet, avlanma ve mutualizmin etkilerinin, türler arasında nasıl bir farklılık gösterdiğini açıklayınız.
2. Rekabette elenme prensibine göre, aynı nişe sahip iki tür, bir kaynak için rekabet ettiğinde hangi sonuç beklenir? Niçin?
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 24.14 (s.499), hibrid bir zonda, zaman içinde oluşan durumu göstermektedir. İki ispinoz türünün yeni bir adaya yerleştiğini ve hibritleşme yeteneğinde olduğunu varsayınız. Adada, biri büyük tohumlu, diğeri izole habitatlarda gelişen küçük tohumlu olan, iki bitki türü bulunmaktadır. Şayet bu iki ispinoz türü, farklı bitki türlerini yemeğe özelleşmişler ise, bu hibrid zonda üreme bariyerleri güçlendirilir mi, zayıflar mı yoksa değişmeden kalır mı? Açıklayın.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM **54.2**

Biyolojik komüniteleri çeşitlilik ve trofik yapı karakterize eder

Komüniteler, önceki bölümde tanımlanan özgül etkileşimlerin yanı sıra, ne kadar çeşitli olduklarını ve türlerinin beslenme ilişkilerini kapsayan daha genel özellikler ile de karakterize edilirler. Bu bölümde bu tip ekolojik özelliklerin niçin önemli olduklarını göreceksiniz. Aynı zamanda, bazen birkaç türün, komünite yapısı, özellikle kompozisyonu, nispi bolluğu ve tür çeşitliliği üzerinde nasıl güçlü bir kontrol uyguladığını öğreneceksiniz.

Tür Çeşitliliği

Komünitenin **tür çeşitliliği**nin –komüniteyi oluşturan farklı çeşitteki organizmaların çeşitliliği- iki bileşeni vardır. Birisi, komünitedeki farklı türlerin sayısı olan **tür zenginliği**dir. Diğeri ise, komünitede, her bir türün temsil ettiği tüm bireylerin oranı olan, türlerin **nispi bolluğu**dur.

Her biri, aşağıdaki gibi, 4 ağaç türü arasına dağılmış, 100 bireyden oluşan, iki küçük orman komünitesi tasarlayın:

Komünite 1: 25A, 25B, 25C, 25D
Komünite 2: 80A, 5B, 5C, 10D

Her iki komünitede, 4 ağaç türü içerdiği için tür zenginliği aynıdır, ancak nispi bolluk çok farklıdır (**Şekil 54.10**). Komünite 1'de 4 tür ağaç olduğunu kolaylıkla fark edebilirdiniz; ancak, çok dikkatli bakmazsanız ikinci ormanda yalnızca bol olan türü görebilirdiniz. Çoğu gözlemci, komünite 1'in daha çeşitli bir komünite olduğunu sezgisel olarak tanımlamıştır.

Ekologlar, farklı komünitelerin çeşitliliğini, alansal ve zamansal boyutta, kantitatif olarak kıyaslamak üzere çeşitli araçlar kullanırlar. Genelde, tür çeşitliliği ve nispi bolluğa dayalı çeşitlilik indeksleri kullanırlar.

Yaygın kullanılan bir indeks, **Shannon çeşitlilik indeksidir** (*H*):

$$H = -(p_A \ln p_A + p_B \ln p_B + p_C \ln p_C + ...)$$

A, B, C... komünitedeki türleri; *p* her bir türün nispi bolluğunu ve ln doğal logaritmayı göstermektedir. Daha yüksek *H* değeri, daha çeşitli bir komüniteyi işaret eder. Bu eşitliği, Şekil 54.10'daki iki komünitenin Shannon çeşitlilik indeksini hesaplamak üzere kullanalım. Komünite 1'de, her bir tür için, $p = 0.25$ olduğuna göre:

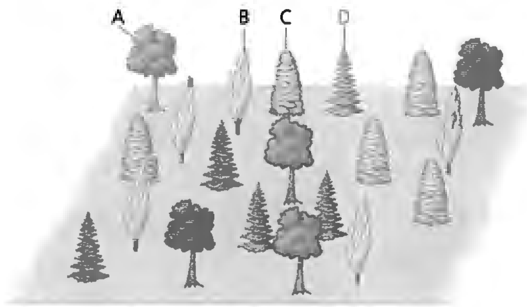
$$H = -4\ (0.25 \ln 0.25) = 1.39.$$

Komünite 2 için,

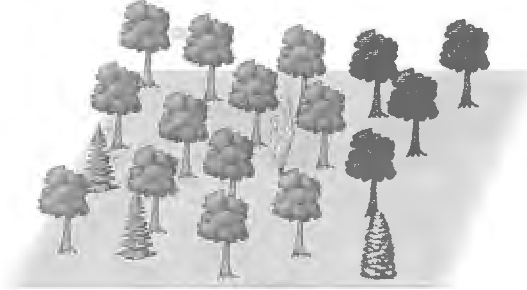
$$H = -(0.8 \ln 0.8 + 2\ (0.05 \ln 0.05) + 0.1 \ln 0.1) = 0.71.$$

Bu hesaplar komünite 1'in daha çeşitli olduğuna ilişkin tahminimizi doğrulamaktadır.

Komünitedeki türlerin sayısını ve nispi bolluğunu belir-



Komünite 1
A: %25 B: %25 C: %25 D: %25



Komünite 2
A: %80 B: %5 C: %5 D: %10

▲ **Şekil 54.10 Hangi orman daha çeşitlidir?** Ekologlar, hem tür zenginliğini hem de nispi bolluğunun dahil olduğu bir ölçüm ile, komünite 1'in daha fazla tür çeşitliliğine sahip olduğunu söyleyeceklerdir.

lemek, söylemekten zordur. Birçok örnekleme tekniği kullanılabilirse de, komünitedeki türlerin çoğu nispeten nadir olduklarından, temsil yeteneği olabilecek büyüklükte örnekleme alanı elde etmek zor olabilir. Komünitedeki, mikroorganizmalar, nematodlar, derin deniz canlıları ve gece aktif olan türler gibi çok hareketli, daha zor görülebilen ya da zor ulaşılabilen türlere ait bireylerin sayılması da zor olabilir. Mikroorganizmaların çok küçük oluşu örneklenmelerini özellikle zorlaştırdığı için, ekologlar günümüzde, mikrobiyal çeşitliliği belirlemeye yardım eden moleküler gereçler kullanırlar (**Şekil 54.11**). Tür çeşitliliğinin ölçülmesi zor olmakla birlikte, Bölüm 56'da göreceğiniz gibi, komünite yapısını anlamak ve bu çeşitliliği korumak için gereklidir.

Çeşitlilik ve Komünite Kararlılığı

Tür çeşitliliğinin ölçülmesine ek olarak, ekologlar laboratuvarda ve doğadaki deney komünitelerinde, çeşitliliği farklı biçimlerde kullanırlar. Bunu, biyolojik komünitelerin artan verimliliği ve kararlılığı dahil çeşitliliğin potansiyel yararlarını gözlemek üzere yaparlar.

Minnesota'daki Cedar Creek Doğa Tarihi Alanındaki araştırıcılar, yirmi yıldır deneysel komüniteler içindeki bitki çeşitliliğini yönlendirmekteler (**Şekil 54.12**). Daha yüksek

▼ **Şekil 54.11** ARAŞTIRMA YÖNTEMİ

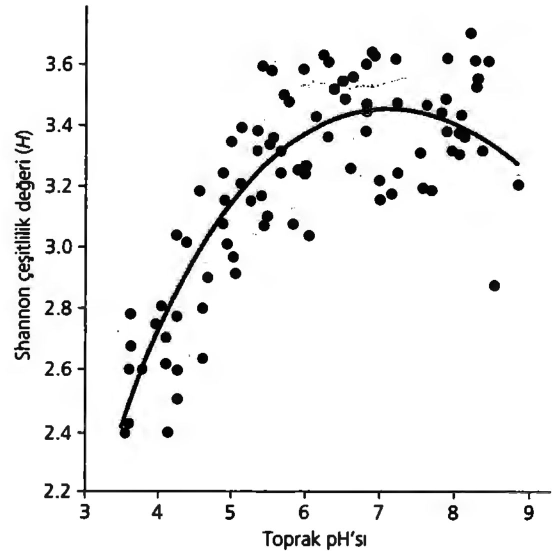
Moleküler gereçler kullanarak mikrobiyal çeşitliliği belirleme.

UYGULAMA Ekologlar, mikrobiyal çeşitliliği ve çevresel örneklerin zenginliğini belirlemek için, restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmi (RFLP) analizleri gibi, gittikçe daha çok moleküler teknikler kullanmaktadırlar. Bu uygulamada kullanıldığı gibi, RFLP analizi, mikrobiyal takson için, rRNA küçük alt ünitelerini kodlayan DNA içindeki sekans varyasyonlarına dayalı, bir DNA profili üretir. Duke Üniversitesinden Noah Fierer ve Rob Jackson, yüksek bakteri çeşitliliği ile ilişkili çevresel değişkenleri belirlemek amacıyla, Kuzey ve Güney Amerika boyunca 98 habitattaki toprak bakterilerinin çeşitliliğini kıyaslamak üzere bu yöntemi kullandılar.

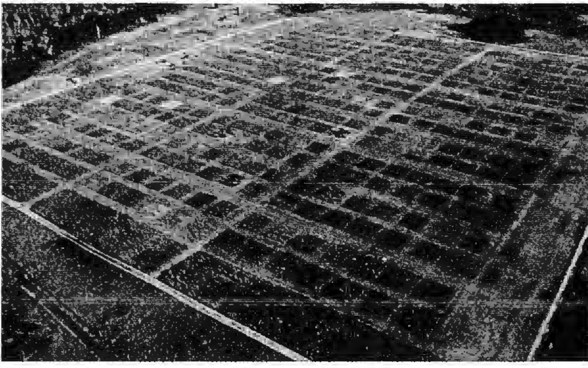
TEKNİK Araştırıcılar, Her bir örnekteki mikrobiyal komüniteden önce DNA'yı çıkarıp saflaştırdılar. rRNA'yı çoğaltmak ve DNA'yı işaretlemek üzere (bakınız Bölüm 20) polimeraz zincir reaksiyonu (PCR) kullandılar. Restriksiyon enzimleri, çoğalmış ve işaretlenmiş DNA'ları, jel elektroforezi ile ayrılmış, farklı uzunluklardaki fragmentlere kestiler. Bu fragmentlerin sayısı ve bolluğu, örnekteki DNA profilini karakterize etmektedir.

RFLP analizlerine dayanarak, Fierer ve Jackson, her örnekteki Shannon çeşitliliğini (*H*) hesapladılar. Daha sonra, *H* değeri ile, her bir alandaki, bitki örtüsü, ortalama yıllık sıcaklık, yağış, asitlik ve toprak gibi çeşitli çevresel değişkenler arasında bir ilişki aradılar.

BULGULAR Kuzey ve Güney Amerika toprakları boyunca bakteriyel komünitelerdeki çeşitlilik, Shannon çeşitliliğindeki nötral topraklarda en yüksek, asidik topraklarda en düşük değerler ile, nerdeyse sadece toprak pH'sı ile ilişkilidir. Çok yüksek bitki ve hayvan çeşitliliğine sahip Amazon yağmur ormanları, çalışılan örnekler arasında en asitli topraklara ve en düşük bakteri çeşitliliğine sahiptir.



KAYNAK N. Fierer and R. B. Jackson, The diversity and biogeography of soil bacterial communities, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:626–631 (2006).



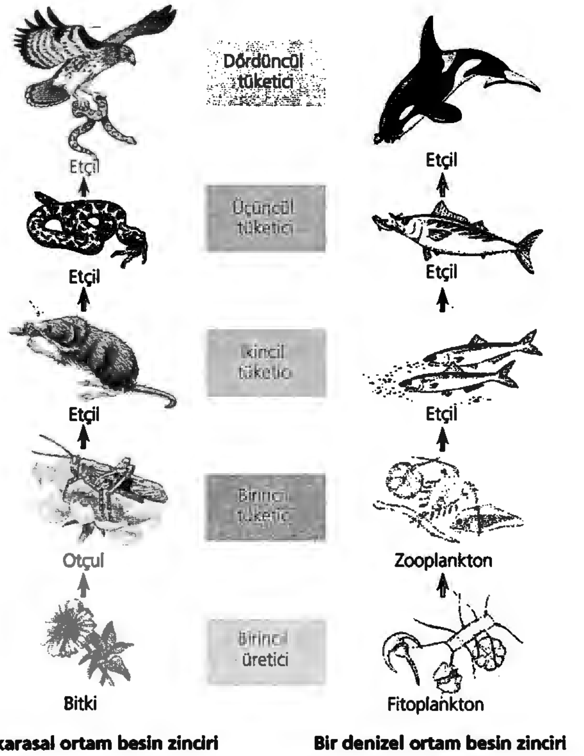
▲ **Şekil 54.12 Cedar Creek Doğa Tarihi Parkında, bitki çeşitliliğinin yönlendirildiği uzun süreli denemelerin yapıldığı çalışma alanları.**

tür çeşitliliğine sahip komüniteler daha verimli olup, kuraklık gibi çevre streslerinden sonra toparlanıp, ayakta kalmayı daha iyi başarırlar. Daha çeşitli komüniteler verimlilikleri açısından da yıldan yıla daha kararlıdırlar. Örneğin, on yıllık bir denemede, araştırıcılar Cedar Creek'de, her biri 1, 2, 4, 8 ya da 16 tane, yıllık otsu bitki türü içeren 168 deneme alanı yarattılar. Çeşitliliği en yüksek alanın, tek türlü alandan, her yıl üretilen bitki kütlesi miktarı bakımından, %70 daha kararlı olduğunu gördüler.

Daha yüksek çeşitliliğe sahip komüniteler, doğal yayılım sınırları dışında yerleşen, **istilacı türlere** karşı, genellikle daha dirençlidirler. Connecticut sahillerine yakın, Long Island Sound'da çalışan araştırmacılar, tunikatların yer aldığı, sesil denizel omurgasızlardan oluşmuş farklı çeşitliliğe sahip komüniteler oluşturdular (bakınız Şekil 34.5). Sonra bu deneysel komünitelerin, yabancı (egzotik) tunikatların yayılımlarına karşı ne kadar hassas olduklarını gözlemlediler. Egzotik tunikatların, yüksek çeşitlilikteki komünitelere kıyasla, düşük çeşitlilikteki komünitelerde 4 kat daha fazla hayatta kalma şansına sahip olduklarını buldular. Araştırıcılar, görece daha çeşitli olan komünitelerin sistemden daha fazla kaynak yakaladıkları, istilacı türler için daha az kaynak bırakarak, onların hayatta kalma şanslarını azalttıkları sonucuna vardılar.

Trofik Yapı

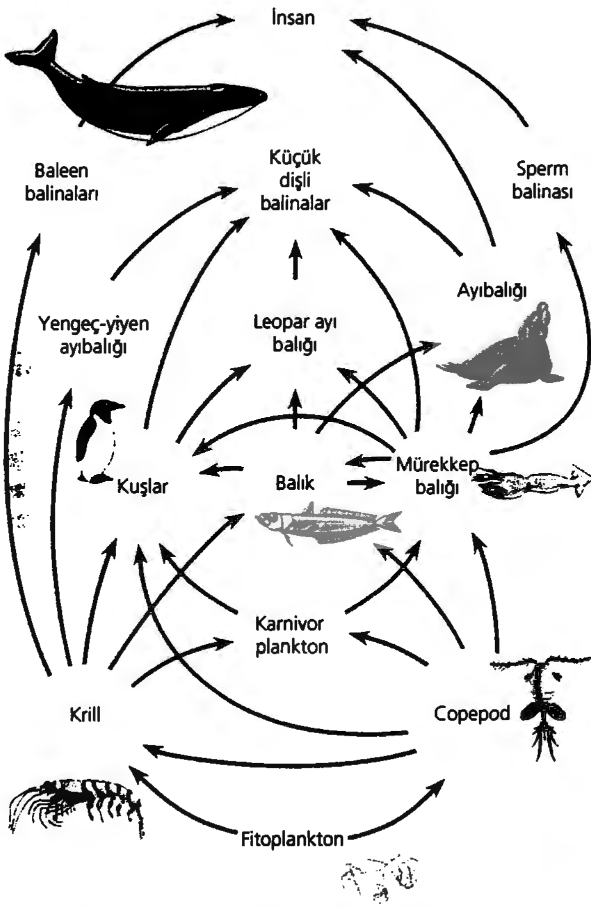
Yukarda anlattığımız örnekteki denemeler, genellikle bir trofik düzey içindeki çeşitliliğin önemini sınamaktadır. Komünite yapı ve dinamikleri aynı zamanda organizmalar arasındaki beslenme ilişkilerine de -komünitenin **trofik yapısına**- bağlıdır. Besin enerjisinin üst trofik düzeylere, ilk kaynağı bitkiler ve diğer ototrofik organizmalardan (birincil üreticiler), otçullar boyunca (birincil tüketiciler) etçillere (ikincil, üçüncül ve dördüncül tüketiciler) ve nihayet çürükçüllere kadar olan transferi **besin zinciri** olarak tanımlanır (**Şekil 54.13**).



▲ **Şekil 54.13 Karasal ve denizel besin zinciri örnekleri.** Oklar, organizmalar birbiri üzerinden beslendiğinde, komünitenin trofik düzeylerinden geçen, enerji ve besin akışını göstermektedir. Tüm trofik düzeylerdeki organizmalar üzerinden beslenen çürükçüller şekilde gösterilmemiştir.

Besin Ağları

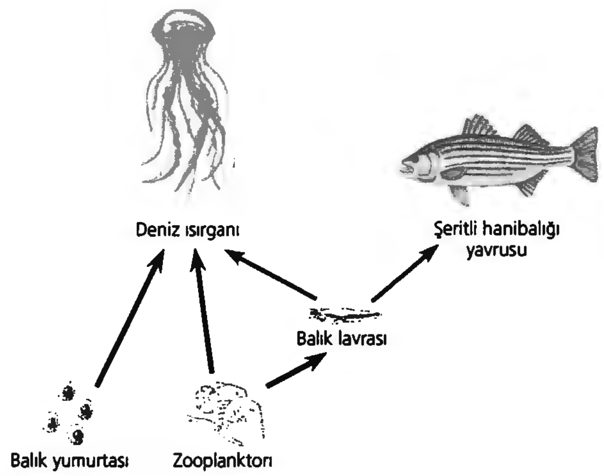
Oxford Üniversitesinden biyolog Charles Elton, 1920'de, besin zincirlerinin izole birlikler olmadığını, **besin ağları** içinde birbirleri ile bağlantılı olduğunu belirtmiştir. Ekologlar komünitedeki bu trofik ilişkileri, kimin kimi yediğini gösteren bağlantılı okların olduğu besin ağı diyagramı ile özetlerler. Örneğin, Antarktika pelajik komünitesinde, birincil üreticiler; fitoplanktonlardır; özellikle kriller ve kopepodlar gibi her ikisi de kabuklulara ait olan zooplanktonlar, fitoplanktonlar üzerinden beslenen baskın organizmalardır (**Şekil 54.14**). Bu zooplanktonik türler ise, diğer planktonlar, penguenler, ayıbalıkları, balıklar ve balen balinaları gibi çeşitli karnivorlar tarafından tüketilir. Balık ve zooplankton üzerinden beslenen bir karnivor olan mürekkepbalıkları, bu besin ağı içinde diğer bir önemli bağlantıdır; onlar da ayıbalığı ve dişli balinalar tarafından yenecektir. Balinaların besin olarak yaygın avlandığı dönemde, insanlar bu besin ağının üst düzey avcısı olmuştur. Balina sayısı, avcılıkla, çok azaltıldığı için, insanlar bugün, balık kadar krill de yakalayarak, daha alt trofik düzeylerde avlanmaktadırlar.



▲ **Şekil 54.14 Bir Antarktik deniz besin ağı.** Oklar, üreticilerden (fitoplankton) trofik düzeyler boyunca besin transferini göstermektedir. Basitleştirmek için, çürükçüller diyagramdan çıkartılmıştır.

Besin zincirleri, besin ağları içinde nasıl bağlantı kurarlar? Belirli bir tür, ağ içinde birden fazla trofik düzeyde yer alabilir. Şekil 54.14'de gösterilen besin ağında, kriller fitoplanktonlar üzerinde olduğu gibi, kopepodlar gibi diğer otçul zooplanktonlar üzerinden de beslenirler. Böyle tek bir besin üzerinde "özelleşmemiş" olan tüketiciler, karasal komünitelerde de bulunurlar. Örneğin tilkiler omnivordur; bunların diyetlerini yumuşak meyveler ve diğer bitkisel maddeler ile fare gibi herbivorlar ve sansar gibi avcı türler oluşturur. İnsanlar, tükettikleri besin bakımından en fazla çeşitlilik gösteren omnivorlar arasında yer alır.

Karmaşık besin ağları, çalışma kolaylığı açısından iki şekilde basitleştirilebilir. Birincisi, çalışılan komünitedeki benzer trofik ilişkilerdeki türler, geniş bir fonksiyonel grup içinde birleştirilebilir. Şekil 54.14'deki 100 den fazla fitoplankton türü, besin ağı içinde bircil üreticiler olarak gruplandırılır. Besin ağını, daha yakından çalışabilmek için basitleştirmenin ikinci yolu, komünitenin diğer kısımları ile çok az etkileşim içinde olan bir bölümünü izole etmektir.



▲ **Şekil 54.15 Amerika Birleşik Devletleri, Atlantik kıyısındaki Chesapeake Körfezi östuarin sistemine ait kısmi besin ağı.** Denizısırganı (*Chrysaora quinquecirrha*) ve şeritli levrek (*Morone saxatilis*) juvenilleri, balık larvalarının (körfez hamsisi ve diğer türler) temel avcılarıdır. Denizısırganının, zooplankton yediğinde ikincil tüketici (siyah oklar); kendisi zooplanktonların ikincil tüketicisi olan balık larvalarını yediğinde üçüncül tüketici (kırmızı oklar) olduğuna dikkat ediniz.

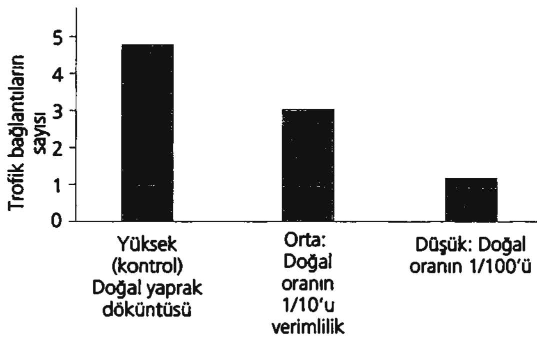
Şekil 54.15, Chesapeake Körfezinde, denizısırganı (denizanası türü) ve genç çizgili levrekler için kısmi bir besin ağını göstermektedir.

Besin Zinciri Uzunluğu Üzerine Sınırlamalar

Besin ağı içindeki besin zincirleri genellikle, yalnızca birkaç basamak uzunluğundadır. Şekil 54.14'deki, Antarktika besin ağı içinde, üreticilerden herhangi en üst düzey avcıya kadar olan basamak sayısı nadiren yedi basamaktan fazla olup, bu ağdaki çoğu zincir daha da kısadır. Gerçekten şimdiye kadar çalışılmış olan çoğu besin ağındaki zincirler, beş ya da daha az sayıda basamağa (bağlantıya) sahiptir.

Besin zincirleri, niçin oransal olarak kısa olurlar? İki ana hipotez vardır. Bunlardan birincisi olan **enerji hipotezi,** besin zincirinin uzunluğunun, zincir boyunca enerji transferinin verimsizliği tarafından sınırlandırıldığını ileri sürer. Bölüm 55'de göreceğiniz gibi, her bir trofik düzeydeki organik madde içinde depolanan enerjinin, yalnızca yaklaşık %10 kadarı, bir sonraki trofik düzeyde organik maddeye dönüştürülür. Böylece, 100 kg bitki materyalinden oluşmuş olan üretici basamağı, yaklaşık 10 kg'lık bir herbivor **biyokütlesini** (populasyondaki tüm bireylerin toplam kütlesi) ve o da 1 kg. karnivor biyokütlesini destekleyecektir. Enerji hipotezi, başlangıçtaki enerji miktarının, fotosentetik üretimin daha yüksek olduğu habitatlarda, daha düşük fotosentetik üretimin olduğu habitatlara göre fazla olması nedeniyle, besin zincirlerinin görece daha uzun olması gerektiğini öngörür.

İkinci hipotez olan **dinamik kararlılık hipotezi,** uzun besin zincirlerinin kısa zincirlerden daha az kararlı olduğunu öne sürer. Alt trofik düzeylerdeki populasyon dalgalanmaları daha yüksek düzeylerde büyür; bu, potansiyel olarak en üst



▲ **Şekil 54.16 Besin zinciri uzunluğunun sınırlı olmasında enerji hipotezinin test edilmesi.** Araştırıcılar, Avustralya Queensland'da, üç farklı düzeyde yaprak döküntüsü sağlayarak, ağaç kovuğu komünitelerindeki verimliliği ayarladılar. Azalan enerji girdisi, enerji hipotezi ile uyumlu olarak, besin zinciri uzunluğunu azalttı.

? *Dinamik kararlılık hipotezine göre, hangi verimlilik uygulaması, en kararlı besin zincirine sahip olmalıdır? Açıklayınız.*

düzeydeki avcıların lokal olarak yok oluşuna neden olabilir. Değişken bir çevrede, en üst düzeydeki avcıların, tüm besin zinciri boyunca besin teminini azaltabilecek, (ekstrem kışlar gibi) çevresel şoklardan sonra kendilerini toparlayacak güçte olmaları gerekir. Besin zincirleri uzadıkça, en üst düzeydeki avcıların, çevresel baskılardan sonra toparlanma hızları da o denli yavaş olacaktır. Bu hipotez, kararsız çevrelerde besin zincirlerinin daha kısa olması gerektiğini öngörür.

Mevcut verilerin çoğu, enerji hipotezini desteklemektedir. Örneğin, ekologlar bu hipotezi test etmek üzere, deneysel model olarak, tropikal ormanlardaki ağaç kovuğu komünitelerini kullanmışlardır. Pek çok ağaç gövdesinde, dalların kopması ile oluşmuş, çürümekte olan küçük yara izleri vardır. Bu çukurlar su tutar ve predatör böcekler, yaprak kalıntıları üzerinden beslenen böcekler ve mikroorganizmalardan oluşan çok küçük komüniteler için habitat oluşturur. **Şekil 54.16**, ağaç kovuklarındaki yaprak döküntü miktarını değiştirerek verimliliğin ayarlandığı denemelerin sonuçlarını göstermektedir. Enerji hipotezinde öngörüldüğü gibi, daha fazla yaprak döküntüsü olan ve böylece üretici düzeyde daha fazla toplam besin sağlanmış oyuklar, daha uzun besin zincirlerini desteklemiştir.

Besin zinciri uzunluğunu sınırlayabilecek diğer bir faktör, karnivorların besin zinciri boyunca yer alan trofik düzeylerde gittikçe daha büyük vücutlu olma eğiliminde olmalarıdır. Karnivorun büyüklüğü ve beslenme mekanizması da, ağzına alabileceği besin boyutu ile ilgili bir üst sınır koyar. Birkaç istisna dışında, büyük karnivorlar çok küçük besinlerle beslenerek yaşamlarını sürdüremezler; çünkü, belirli bir zamanda metabolik gereksinimlerini karşılamaya yetecek besin sağlayamazlar. Bu istisnalardan biri, askıda duran çok büyük miktarlardaki krilleri ve diğer küçük organizmaları tüketmek için uyum sağlayarak süspansiyon yiyici olan baleen balinalarıdır (bakınız Şekil 41.6).

Büyük Etkiye Sahip Olan Türler

Çok bol bulundukları ya da komünite dinamiklerinde çok önemli bir rol oynadıkları için bazı türler, tüm komünite yapısı üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Bu türlerin etkisi fiziksel çevre üzerinde ve trofik etkileşimler boyunca gerçekleşir.

Dominant (Baskın) Türler

Komünitedeki **dominant türler**, en bol bulunan ya da toplam olarak en yüksek biyokütleye sahip olan türlerdir. Sonuç olarak, dominant türler, diğer türlerin varlığı ve dağılımı üzerinde güçlü bir kontrol uygularlar. Örneğin, Kuzey Amerika'nın doğusundaki orman komünitelerinde akçaağaç dominantlığı, burada yaşayan diğer türlerin de varlığını etkileyecek, gölge yapma ve toprak mineralleri gibi abiyotik faktörler üzerinde büyük etkisi vardır.

Bir türün o komünitede niçin dominant olduğuna ilişkin tek bir açıklama yoktur. Bir hipotez, dominant türün, su ve besleyici mineraller gibi sınırlı kaynakları kullanmada diğerlerinden çok üstün olduğunu önerir. Bir diğer açıklamaya göre, dominant tür, avlanmaya karşı ya da hastalıklardan korunmada en başarılı olan türdür. Bu fikir, istilacı türlerin, bazı çevrelerde ulaştığı yüksek biyokütleyi açıklamaktadır. Böyle türler, aslında populasyonlarını kontrol edecek doğal avcıları ve hastalık ajanları ile hiç karşılaşmayabilirler.

Dominant türün etkisini anlamanın bir yolu, o türü komüniteden uzaklaştırmaktır. Kuzey Amerika'nın doğusundaki ormanlarda, 1910'dan önce, yaprak döken ormanların dominant ağaç türü, olgun ağaçların %40'dan fazlasını oluşturan, Amerikan kestanesiydi. Daha sonra, insanlar, Asya'dan ithal edilen fidelerle, New York şehrine kaza ile fungal bir hastalık naklettiler. 1910-1950 arasında, bu fungus yöredeki nerdeyse tüm kestane ağaçlarını öldürdü. Bu örnekte, dominant türün ortadan kalkışı, bazı türler üzerinde görece daha az bir etki yaparken, bazıları üzerinde şiddetli bir etki olmuştur. Ormanda daha önce zaten var olan meşe, kuzey Amerika cevizi, kayın ağacı ve kırmızı akçaağaç türlerinin bolluğu artmış ve kestane ile yer değiştirmiştir. Kestanenin kaybolmasından herhangi bir memeli ya da kuş türü zarar görmüş görünmüyorsa da, ağaç üzerinde beslenen yedi güve ve kelebek türü ortadan kalkmıştır.

Kilit Taşı Türler ve Ekosistem Mühendisleri

Dominant türlerin aksine, **kilit taşı türler** komünitede her zaman bol olarak bulunmaz. Komünite üzerinde güçlü bir kontrol sağlarlar; ancak bunu sayısal güçleriyle değil önemli ekolojik rolleri ya da nişleri ile yaparlar. **Şekil 54.17**, bir kilit taşı tür olan denizyıldızının, bir gel-git komünitesindeki çeşitliliğin korunmasındaki önemini vurgulamaktadır.

Diğer örnek, Kuzey Pasifikte kilit taşı bir avcı tür olan su samurudur. Su samurları, denizkestanesi üzerinde, denizkestaneleri de esas olarak su yosunları üzerinden beslenirler. Su samurlarının bol olarak bulunduğu yerlerde, denizkestaneleri nadir olup, yosun ormanları çok iyi gelişmiştir. Su samurlarının nadir olduğu yerlerde, denizkestaneleri yaygın olup, yosunlar nerdeyse kaybolmuştur. Son 20 yıldır, katil balinaların her zamanki avları azalmakta olduğundan, su

▼ **Şekil 54.17** **SORGULAMA**

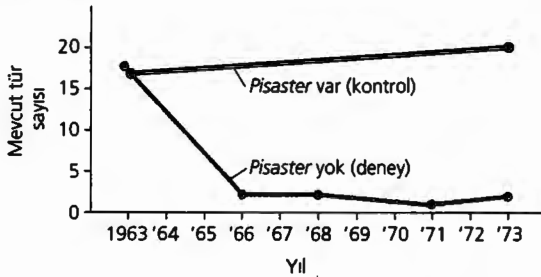
***Pisaster ochraceus* bir kilit taşı avcı tür müdür?**

DENEY Kuzey Amerika batısı kayalık gel-git komünitelerinde, nispeten nadir bulunan denizyıldızı *Pisaster ochraceus*, alan için güçlü bir rakip ve dominant bir tür olan *Mytilus californianus* gibi, midyeler üzerinden



beslenir. Washington Üniversitesinden Robert Paine, denizyıldızını (*Pisaster*) gel-git zonundaki alandan kaldırmış ve tür çeşitliliği üzerindeki etkiyi gözlemiştir.

BULGULAR *Pisaster* yokluğunda, midyelerin tüm kayalık alana yayılmaları ve diğer omurgasız ve alg türlerini yok etmeleri nedeniyle, tür çeşitliliği azalmıştır. denizyıldızının (*Pisaster*) kaldırılmadığı kontrol alanında, tür çeşitliliği çok az değişiklik göstermiştir.



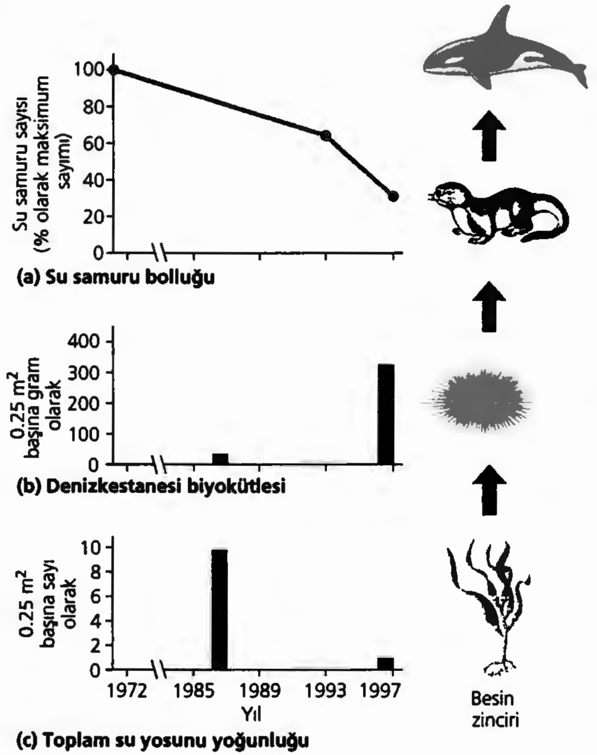
SONUÇ *Pisaster*, bol olarak bulunmadığı halde, komünite üzerinde etki yapan bir kilit taşı tür olarak davranmaktadır.

KAYNAK R. T. Paine, Food web complexity and species diversity, *American Naturalist* 100:65–75 (1966).

EĞER ÖYLE İSE? Bir yayılımcı fungusun, *Mytilus* bireylerinin pek çoğunu öldürdüğünü varsayın. Eğer *Pisaster* ondan sonra ortadan kalkacak olursa, tür çeşitliliğinin nasıl etkileneceğini tahmin ediniz.

samurları üzerinden beslenmektedirler. Sonuç olarak, batı Alaska kıyılarındaki geniş alanlarda, su samuru populasyonları, bazen yılda %25 oranında düşüşler göstermiştir. Bu kilit taşı türün yok olması, denizkestanesi populasyonlarının artışına ve sonuçta yosun ormanlarının kaybolmasına neden olmuştur (**Şekil 54.18**).

Diğer organizmalar, komünite üzerindeki etkilerini trofik etkileşimler boyunca değil, fiziksel ortamlarını değiştirerek uygularlar. Çevrelerini önemli ölçüde değiştiren türler



▲ **Şekil 54.18 Kuzey Pasifikte bir kilit taşı tür olarak su samuru.** Grafik, Aleutian ada zinciri içerisinde bulunan Adak adasında, zaman içinde, su yosunu ormanlarında; su samuru bolluğundaki **(a)**, denizkestanesi biyokütlesindeki **(b)** ve su yosunu yoğunluğundaki **(c)** değişimleri göstermektedir. Sağdaki dikey diyagram, en tepede katil balinanın zincire dahil olduğu bu besin zincirini göstermektedir.



▲ **Şekil 54.19 Ekosistem mühendisleri olarak kunduzlar.** Kunduzlar, ağaçları devirerek, bentler inşa ederek, havuzlar oluşturarak, ormandaki geniş alanları taşkın sulak alanlara dönüştürebilirler.

ekosistem mühendisleri olarak, ya da ifadenin bilinçli bir anlam ortaya koymasından sakınmak üzere "kurucu türler" olarak adlandırılır. Çok bilinen bir ekosistem mühendisi kunduzdur (**Şekil 54.19**). Ekosistem mühendislerinin diğer türler üzerindeki etkileri, onların gereksinimlerine göre, olumlu ya da olumsuz olabilir.

Tabandan-Yukarı ve Tepeden Aşağıya Kontrol

Birbiri ardına gelen trofik düzeyler arasındaki ilişkilere dayanan basitleştirilmiş modeller, komünite organizasyonunun tartışılmasında yarar sağlar. Örneğin, bitkiler (*V*) ve herbivorlar (*H*) arasındaki üç olası ilişkiyi ele alalım:

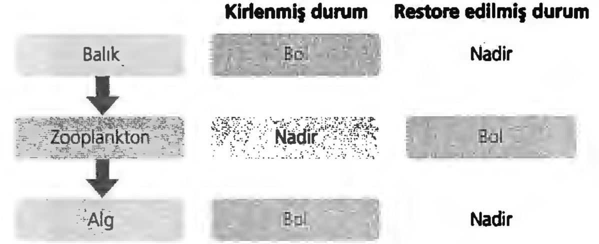
V→*H*   *V*←*H*   *V*↔*H*

Oklar, bir trofik düzeydeki biyokütle değişikliğinin, diğer düzeydeki değişikliğe neden olduğunu göstermektedir. V→H, vejetasyondaki artışın herbivorların sayı ya da kütlesindeki artışa neden olduğu, fakat tersinin geçerli olmadığı anlamındadır. Bu durumda herbivorlar, vejetasyon tarafından sınırlanır, fakat herbivorluk vejetasyonu sınırlamaz. Buna zıt olarak V←H, herbivor biyokütlesindeki artışın vejetasyon bolluğunu azaltacağı, fakat tersinin olmayacağı anlamındadır. Çift ok, her trofik düzeyin, diğerindeki biyokütle değişikliğine duyarlı olduğunu, geri dönüşümlerin, her iki yönde de geçerli olduğunu göstermektedir.

Genel olarak, komünite organizasyonunda iki yaygın model vardır. Tabandan-yukarıya doğru model ve tepeden-aşağıya doğru model. *V*→*H* bağlantısı, alt trofik düzeylerden daha yüksek düzeylere doğru, tek yönlü bir etkiyi esas alan, **tabandan- yukarıya doğru modeli** gösterir. Bu durumda, mineral besin maddelerinin (*N*) bulunup bulunmayışı, herbivorları kontrol edecek olan bitki sayısını (*V*), o da predatör sayısını (*P*) kontrol eder. Basitleştirilmiş tabandan-yukarıya doğru model şöyledir: *N*→ *V* → *H* → *P*. Bu modelde komünite yapısını değiştirmek için, değişikliklerin besin ağı boyunca gittikçe artmasına neden olacak, alt trofik düzeylerdeki biyokütleyi değiştirmek gerekmektedir. Örneğin, vejetasyon gelişimini canlandırmak üzere besleyici mineralleri eklerseniz, daha üst trofik düzeylerde de biyokütle artışı olacaktır. Oysa tabandan-yukarıya doğru modeline göre, komünitelere predatör ekler ya da çıkarırsanız, bu etki alt trofik düzeylere ulaşmayacaktır.

Buna karşı, **tepeden-aşağıya doğru model**, bu durumun tersini önermektedir. Komünite organizasyonunu asıl olarak avlanma kontrol eder, çünkü, avcılar, herbivorları, herbivorlar bitkileri ve bitkiler de mineral alımı ile besleyiciler düzeyini sınırlarlar. Bu basitleştirilmiş, tepeden-aşağıya modeli, N← V ← H← P, *trofik çağlayan modeli* olarak da adlandırılır. Bu model, dört trofik düzeyli bir göl komünitesinde, tepedeki karnivorların kaldırılmasının birincil karnivorların bolluğunu artıracağını, buna karşın, herbivor sayısındaki azalmanın, fitoplankton bolluğunda artışa ve mineral madde konsantrasyonunda azalmaya neden olacağını öne sürer. Gölde sadece üç trofik düzey olsaydı, primer karnivorların ortadan kalkışı, herbivor sayısını artıracak, fitoplankton bolluğunu azaltacak, o da besinsel element düzeyinde artışa neden olacaktı. Etki, bu şekilde, +/- olarak, aşağı doğru kendini göstermektedir.

Tepeden- aşağıya doğru modelin pratik uygulama alanları vardır. Örneğin, ekologlar bu modeli, kirlenmiş göllerde su kalitesini artırmak üzere uygulamışlardır. **Biyomanipülasyon** denilen bu yaklaşım, göllerde kimyasal uygulamalar yerine, üst düzey tüketicilerin yoğunluklarını ayarlayarak alg patlamalarını ve ötrofikasyonu önlemek üzere yapılır. Üç trofik düzeye sahip göllerde, balıkların ortadan kaldırılması, zooplankton yoğunluğunu artırıp, alg populasyonlarını azaltarak su kalitesini artırabilir. Dört trofik düzeye sahip göllerde, üst düzey predatör eklenmesi aynı etkiyi yapabilir. Üç düzeyli senaryoyu aşağıdaki diyagram ile özetleyebiliriz.



Ekologlar biyomanipülasyonu, Finlandiya'da,1976 yılına kadar endüstriyel atık sular ve şehir kanalizasyon atıkları ile kirlenmiş, büyük bir göl olan, Lake Vesijarvi'yi temizlemek üzere kullandılar. Kirlilik kontrolleri ile atık girdileri azaltıldıktan sonra, göldeki su kalitesi düzelmeye başladı. Bununla beraber, 1986 yılında, gölde çok büyük siyanobakteri patlamaları olmaya başladı. Siyanobakterilerin patlarcasına artışı, yıllardır kirliliğin neden olduğu mineral besleyicilerden yararlanmış olan kızılgöz (*Rutilus rutilus*) populasyonundaki artışla örtüşmektedir. Kızılgöz, zooplanktonları tüketmektedir; zooplanktonlar ise siyanobakteri ve algleri kontrol altında tutmaktadır. Bu değişiklikleri tersine çevirmek üzere, ekologlar 1989 ve 1993 yılları arasında, Vessijarvi gölünden, kızılgöz bolluğunu %80 oranında azaltan, yaklaşık bir milyon kilo balık aldılar. Aynı zamanda, kızılgöz üzerinden beslenen avcı bir balık türü olan levreği ortama vererek, 4. bir trofik düzey eklediler. Su, daha temiz hale gelmiş ve son siyanobakteri patlaması 1989 yılında yaşanmıştır. Kızılgözün gölden kaldırılması işlemi 1993'de sonlandırılmasına karşın, göl, temizliğini korumuştur.

Bu örneklerden görüldüğü gibi, komüniteler, tabandan-yukarıya ve tepeden-aşağıya doğru kontrol düzeylerinde çeşitlilik gösterirler. Tarımsal alanlar, parklar, rezervuarlar, balık tutulan yerlerin düzenlenmesinde, her bir komünitenin kendi dinamiklerini anlamamız gerekir.

KAVRAM KONTROLÜ 54.2

1. Tür çeşitliliğine katkı yapan iki bileşen nedir? Tür sayısı aynı olan iki komünitenin, tür çeşitliliği bakımından nasıl farklı olabileceğini açıklayınız.
2. Besin zincirlerinin genelde niçin kısa olduğunu açıklayan iki hipotez ortaya koyunuz ve her bir hipotez için anahtar bir öngörü belirtiniz.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Beş trofik düzeyli – bitki- çekirge – yılan - rakun - vaşak - bir otlak alan düşününüz. Eğer ortama ilave vaşak salarsanız, tabandan-yukarıya ve tepeden-aşağıya kontrol modellerine göre; bitki biyoması nasıl bir değişim gösterecektir?

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM **54.3**

Bozunum tür çeşitliliğini ve kompozisyonunu etkiler

Daha önceleri, ekologların çoğu, biyolojik komünitelerin, insan aktiviteleri ile ciddi bozunmalar olana dek, az çok dengede oldukları geleneksel görüşünü desteklemiştir. " Doğanın dengesi" görüşü, komünite yapısını ve komünitelerde kararlığı belirleyen anahtar faktör olarak, türler arası rekabet üzerinde yoğunlaşmıştır. Bu bağlamda, kararlılık, komünitenin, görece sabit bir tür kompozisyonuna ulaşma ve sürdürme eğilimine atfedilmektedir.

1900'lerin başlarında, bu görüşün ilk savunucularından olan, Washington, Carnegie Enstitüsü'nden F.E. Clements, bir yerdeki bitki komünitesinin, tek başına iklim tarafından kontrol edilen, sadece tek bir denge durumu olduğunu iddia etmiştir. Clements'e göre, biyotik etkileşimler, türlerin bu klimaks komünite içinde bütünleşmiş bir birim olarak -adeta bir süper organizma gibi- işlev görmelerine neden olur. Bu görüşü, Amerika Birleşik Devletlerinin kuzeydoğusunda, yaprak döken ormanlardaki, meşe, akçaağaç, huş ve kayın ağacında olduğu gibi, belirli bitki türlerinin, uyumlu bir şekilde birlikte bulunması gözlemine dayanmaktadır.

Diğer ekologlar, komünitelerin çoğunun dengede olup olmadıklarını ya da bütünleşmiş üniteler olarak işlev görüp görmediklerini sorguladılar. Oxford Üniversitesinden A.G. Tansley, toprak, topografya ve diğer faktörlerdeki değişikliklerin, bölge içinde kararlı olan pek çok potansiyel komünite yarattığını iddia ederek, klimaks komünite kavramını yeniden tartışmaya açmıştır. Chicago Üniversitesinden H.A. Gleason, komüniteleri, süper organizmalar olarak değil ancak; sıcaklık, yağış ve toprak tipi gibi, benzer abiyotik gereksinimlere sahip oldukları için, daha çok, şans eseri birarada bulunan türlerin birliği olarak görmüştür. Gleason ve diğer ekologlar, müdahalelerin, birçok komünitede, tür çeşitliliği ya da tür kompozisyonunda denge durumuna ulaşmayı engellediğini de fark etmişlerdir. **Bozunum**, organizmaları ortadan kaldırarak ya da kaynak kullanımını değiştirerek komüniteyi değiştiren, fırtına, yangın, kuraklık, aşırı otlatma ya da insan aktiviteleri gibi, bir olaydır.

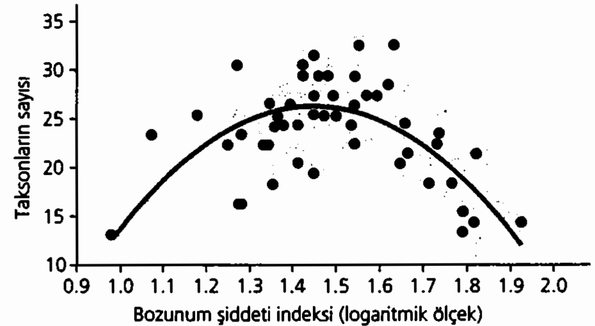
Bu değişiklik üzerinde son çalışmalar, herhangi bir bozulmadan sonra, komünitelerin çoğunun sürekli olarak değiştiğini açıklayan **dengesizlik modeli**ni üretmiştir. Görece kararlı olan komüniteler bile, hızlı bir şekilde dengesiz komünitelere doğru, değişebilirler. Şimdi, komünite yapısını ve kompozisyonunu etkileyen, bu bozunma yollarına bir göz atalım.

Bozunumun Karakteri

Bozunmanın tipleri, sıklıkları ve şiddeti komüniteler arasında farklılıklar gösterir. Fırtınalar, nerdeyse tüm komüniteleri, dalga hareketleri ile okyanuslardaki komüniteleri bile altüst ederler. Yangın, çoğu karasal komünitede önemli bir müdahale olmakla birlikte, şaparal ve bazı otlak biyomları, yapısal ve tür kompozisyonlarını sürdürmek üzere, düzenli yangınlara gereksinme duyarlar. Donma, birçok nehir, göl ve göletlerde sık rastlanan bir durum olup, pek çok akarsu ve göl, ilkbahar taşkınları ve mevsimsel kuraklıklar ile bozunmaya uğrar. Yüksek düzeyli bir müdahale, genelde etkinin yoğun ve sık olması ile ilişkilidir; düşük düzeyli bozulmalar, düşük yoğunluk ya da düşük frekanslı etkilerden kaynaklanabilir.

Orta derecede bozunma hipotezi, düşük ya da yüksek düzeyli bozunumlara göre orta düzeyde bozunumun olmasının daha yüksek bir tür çeşitliliğini teşvik ettiğini söyler. Yüksek düzeyde bozunumlar, pek çok türün toleransını aşan bir çevresel baskı yaratarak, ya da sıklıkla, yavaş gelişen ya da yavaş kolonize olan türlerin dışlanmasına yol açıp komünitenin bozulmasıyla tür çeşitliliğini azaltır. Orta düzeydeki bozunumlar ise, habitatları daha az rekabet gücüne sahip türler tarafından işgal edilmesine açarak daha fazla tür çeşitliliğine fırsat verirler. Bu düzeydeki bozunumlar, genelde, potansiyel komünite üyelerinin çevresel hoşgörülerini ve yeniden toparlanma oranlarını aşacak şiddette olumsuz koşullar yaratmazlar.

Orta derecede bozunma hipotezi, birçok karasal ve sucul çalışmalar ile desteklenmektedir. Böyle bir çalışmada, Yeni Zelanda'daki ekologlar, farklı yoğunluk ve sıklıkta taşkınlara maruz kalan nehir yataklarındaki omurgasız tür çeşitliliğini kıyasladılar (**Şekil 54.20**). Taşkınlar çok sık ya da nadir olduğunda, omurgasız zenginliği düşüktü. Sık aralıklarla gerçekleşen taşkınlar, bazı türler için nehir yatağında yerleşmeyi zorlaştırmış; nadir gerçekleşen taşkınlar ise türlerin yerlerini rekabette güçlü türlere bırakması sonucunu getirmiştir. Akarsulardaki omurgasız zenginliği, hipotezin öngördüğü gibi, orta derece sıklıkta ya da yoğunluktaki taşkınlarda en yüksek değerine ulaşmıştır.



▲ **Şekil 54.20 Orta derecede bozunma hipotezinin test edilmesi.** Araştırmacılar Yeni-Zelanda'da, 27 nehirde, her birinin iki lokalitesinde, omurgasız taksonlarını (tür ya da cins) tanımladılar. Nehir yatağı bozulma indeksi kullanarak, her bir noktadaki taşkınların yoğunluğunu değerlendirdiler. Taşkın şiddetinin ara seviyelerde olduğu yerlerde, omurgasız takson sayısı en yüksek değerinde görülmüştür.

Orta derecede bozunmalar, tür çeşitliliğini yükseltiyor görünmesine rağmen, büyük ve küçük düzeyli bozunmalar komünite yapısı üzerinde önemli etkilere sahiptir. Küçük ölçekli bozunmalar, alan boyunca, komünite içinde tür çeşitliliğini sürdürmeye yardımcı olacak farklı habitat parçaları yaratabilirler. Büyük çaplı bozunmalar da komünitelerde doğal bir durumdur. Örneğin, Yellowstone Milli Parkının dominant türü, periyodik yangınların canlandırıcı etkilerine gerek duyan, sahil çamıdır (*Pinus contorta*). Bu türün kozalakları, yoğun bir sıcaklığa maruz kalana dek kapalı kalır. Orman yangınında ağaçlar yanarken, kozalaklar açılıp tohumlar etrafa saçılır. Yeni jenerasyon çam ağaçları, yanmış ağaçların bıraktığı besleyici mineraller üzerinde ve daha uzun ağaçların artık gölge yapmadığı güneş ışığında gelişirler.

1988 yılının yaz aylarında, Yellowstone parkının geniş alanları, ciddi kuraklık sırasında yandı. Parktaki yanmış alanların, 1989 yılında, yeni vejetasyonla kaplanmış olması, bu komünitedeki türlerin yangın sonrası hızlı bir gelişime uyum sağladıklarını göstermektedir **(Şekil 54.21)**. Gerçekte, büyük çaplı yangınlar, Yellowstone parkının ve diğer kuzeydoğu bölgesindeki sahil çamı ormanlarını, binlerce yıldır periyodik olarak ortadan kaldırmaktadır. Buna karşın, daha güneydeki çam ormanları, tarihsel olarak sık fakat daha düşük yoğunluktaki yangınlardan etkilenmektedir. Bu ormanlarda, küçük yangınları baskılayan insan müdahalesi dönemi, bazı yerlerde doğal olmayan yakıt oluşumuna izin vermiş ve türlerin adapte olmadığı büyük ve şiddetli yangın riskini yükseltmiştir.

Yellowstone orman komünitesindeki çalışmalar ve benzer çalışmalar, bu komünitelerin, doğal bozunumlar, üreme ve gelişmedeki içsel süreçler yüzünden sürekli değişen, dengede olmayan komüniteler olduğuna işaret etmektedir. Sağlam kanıtlar, bozunmalardan kaynaklanan dengesiz koşulların gerçekte pek çok komünite için, geçerli bir durum olduğunu göstermektedir.

Ekolojik Süksesyon

Karasal komünitelerin yapı ve kompozisyonundaki değişimler, var olan tüm vejetasyonu silip süpüren buzul hareketleri ya da volkanik patlamalar gibi şiddetli bozunumlardan sonra açık olarak görülür. Bu bozulmuş alanlarda, bir türün diğerinin yerini aldığı bir sıralama içinde, çok çeşitli türler kolonize olabilirler, bu süreç **ekolojik süksesyon** olarak adlandırılır.

Bu süreç, toprağın henüz oluşmamış, gerçekte yaşamın bulunmadığı, yeni bir volkanik ada ya da çekilen buzulların bıraktığı morenler üzerinde başladığı zaman, **birincil süksesyon** adını alır. Genellikle ilk yaşam formları, yalnızca ototrofik ve heterotrofik prokaryotlar ve birhücrelilerdir. Rüzgarla gelen sporlardan çoğalan liken ve yosunlar, yaygın olarak kolonize olan ilk fotosentetik organizmalardır. Zamanla, kayalar aşındırıldıkça ve ilk yerleşenlerin atıklarından organik maddeler biriktikçe toprak oluşmaya başlar. Bir kere toprak oluşunca da, liken ve yosunlar; ot, çalı ve yakın alanlardan gelen ya da hayvanlarla taşınan tohumlardan filizlenen ağaçlar tarafından bastırılır. Sonuç olarak alan, komünitenin yaygın vejetasyon formu haline gelen bitkiler ile kolonize olur. Birincil süksesyon ile böyle bir komünitenin ortaya çıkışı yüzlerce ya da binlerce yıl alabilir.

Yellowstone parkında 1988 yangınlarından sonra olduğu gibi, mevcut komünitenin ortadan kalktığı, toprağın sağlam kaldığı düzeydeki müdahalelerde, **ikincil süksesyon**, gerçekleşir (bakınız Şekil 54.21). Bazen alan, orijinal durumuna benzer bir şekle döner. Örneğin, çiftçilik için açılmış, daha sonra da bozunmuş olan ormanlık bir alan içinde, tekrar kolonize olan ilk bitkiler sıklıkla, rüzgar ya da hayvanlarla taşınmış tohumlardan yetişen, otsu bitkilerdir. Eğer alan yanmış ya da aşırı otlatmaya maruz kalmış ise, ağaçsı çalılar,



(a) Yangından hemen sonra. Yangın ardında parçalı bir alan bırakmıştır. Uzaktaki yanmamış ağaçlara dikkat ediniz.



(b) Yangından bir yıl sonra. Komünite toparlanmaya başlamıştır. Önceki ormandan farklı çok çeşitli otsu bitki türleri alanı kaplamıştır.

▲ **Şekil 54.21 Büyük ölçekli bir bozunmanın ardından toparlanma.** Yellowstone Milli Parkında, 1988 yılında çıkan yangınlarda, sahil çamlarının baskın olduğu, geniş orman alanları yanmıştır.

otsu bitkilerle yer değiştirebilir ve en sonunda da onların yerine orman ağaçları geçebilir.

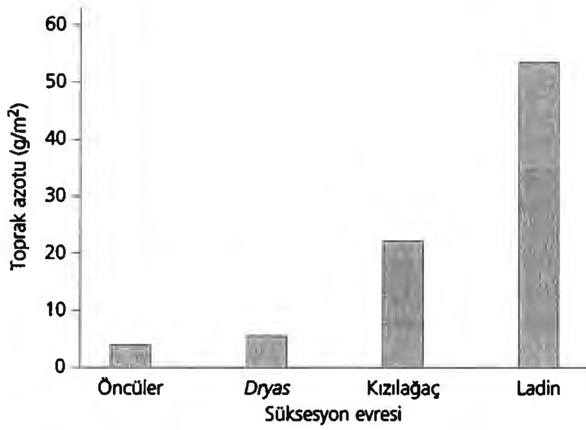
İlk gelen türler ile daha sonra gelen türler arasındaki ilişki, üç ana süreçten biri ile açıklanabilir. Öncül türler, toprağın verimliliğini artırmak gibi, çevreyi daha uygun kılarak sonraki türlerin görülmesini kolaylaştırabilirler. Buna karşı, bu öncül türler, daha sonraki türlerin yerleşmesini inhibe edebilir, dolayısıyla, sonraki türlerin başarılı kolonizasyonu, daha önce yerleşmiş olan türlerin aktiviteleri yüzünden değil onlara rağmen gerçekleşir. Son olarak da, öncül türler, sonra gelecek türlerden tamamen bağımsız olabilir; bu türler, öncüllerin yardımı ile ya da engeline rağmen değil, süksesyonda ilk ortaya çıkmış olan koşullara uyabilmiş olan türlerdir.

Bu çeşitli süreçlerin, buzul morenlerindeki birincil süksesyona nasıl katkı yaptığına bakalım. Ekologlar moren süksesyonu ile ilgili en kapsamlı çalışmayı, 1760 yılından beri 100 km den fazla çekilmiş buzulların olduğu güneydoğu Alaska'da gerçekleştirdiler (**Şekil 54.22**). Koyun başladığı yerden, çeşitli uzaklıklardaki morenler üzerindeki komüniteleri çalışarak, süksesyondaki değişik dönemleri gözleyebildiler. ❶ Moren üzerinde, ilk olarak, ilk öncül türler olan ciğerotları, yosunlar, yakıotları, dağılmış durumda *Dryas* (tabaka-oluşturan çalı) üyeleri, söğütler ve kavaklar ile kolonize olmuştur. ❷ Otuz yıl sonra, bitki komünitesinde *Dryas* baskın duruma geldi. ❸ Birkaç on yıl sonra, alan, boyu 9 metre kadar olabilen kızılağaçlar tarafından işgal edilmiştir. ❹ Sonraki iki yüzyıl içinde, bu kızılağaçlar, önce Sitka ladini (*Picea sitchensis*) sonra batı hemlok ağacı (*Tsuga heterophylla*) ve dağ hemlok ağacının (*Tsuga mertensiana*) kombinasyonu ile baskılandı. Drenajın zayıf olduğu alanlarda, bu ladin-hemlok ormanlarının tabanı, topraktan fazla miktarda su çekip, asitleştirerek, sonunda ağaçları öldürecek olan bataklık yosunu ile işgal edildi. Bu şekilde, buzul çekilmesinden yaklaşık 300 yıl kadar sonra, vejetasyon, zayıf drene olan düzlük alanlarda yosun bataklıklarından, iyi drene olan eğimli alanlarda ise ladin-hemlok ağacı ormanından oluşuyordu.

Çevresel değişikliklerle ilişkili olarak, buzul morenleri üzerindeki süksesyon, vejetasyonda nasıl geçişlere neden olmuştur? Buzul çekilmesine maruz kalan çıplak toprak, ana kayaçtaki karbonat bileşikleri nedeni ile 8.0-8.4 pH değerin-



▲ **Şekil 54.22 Alaska, Glacier körfezinde buzul geri çekilmesi ve birincil süksesyon.** Harita üzerindeki farklı mavi renkler, 1760'dan bu yana, farklı tarihlerdeki buzul çekilmelerini göstermektedir.



▲ **Şekil 54.23 Glacier Körfezinde toprak azotunda, süksesyon boyunca olan değişiklikler.**

EĞER ÖYLE İSE? *Şekil 37.10 ve 37.11 prokaryotlar tarafından yapılan iki tip atmosferik azot tespitini göstermektedir. Birincil süksesyonun en erken evresinde, alanda hiç bir bitkinin olmadığı dönemde, hangi tip azot fiksasyonu gerçekleşmektedir? Niçin?*



▲ **Şekil 54.24 Trol çekilmesi nedeniyle okyanus tabanındaki bozulma.** Bu fotoğraflar, kuzeybatı Avustralya deniz tabanında, derin-deniz trol teknesi geçtikten önceki (üstte) ve sonraki (altta) durumu göstermektedir.

de, oldukça baziktir. Vejetasyon geliştikçe pH değeri hızla düşer. Özellikle, asidik ladin ibrelerinin çözünmesi, toprak pH'sını 7.0'den yaklaşık 4'e düşürür. Topraktaki mineral madde oranları da zaman içinde değişir. Buzul çekildikten sonra, çıplak toprakta azot içeriği düşüktür, nerdeyse tüm öncü bitki türleri, süksesyona yavaş gelişme ile ve yetersiz azot nedeni ile sarı yapraklar ile başlar. *Dryas* ve özellikle kızılağaç, atmosferik azotu tespit eden simbiyotik bakterilere sahip olmaları nedeniyle istisna oluştururlar (bakınız Bölüm 37). Toprak azot miktarı süksesyonun kızılağaç evresi boyunca hızla artar ve ladin evresi boyunca da artmaya devam eder (**Şekil 54.23**). Öncül bitkiler, toprak özelliklerini değiştirerek, yeni bitkilerin gelişmesine izin verir ve yeni gelenler de yine çevreyi çeşitli şekillerde değiştirir ve süksesyona katkı yaparlar.

İnsanların Yol Açtığı Bozunmalar

Ekolojik süksesyon, çevre bozunmasına bir yanıt olup, günümüzdeki bozunum en güçlü ajanı insan aktiviteleridir. Tarımsal gelişmeler, Kuzey Amerika'nın geniş çayırlık alanlarını ortadan kaldırmıştır. Şehirler için ağaç kesme, orman açma, madencilik ve çiftçilik, Amerika Birleşik Devletlerinin pek çok yerinde ve tüm Avrupa'da, geniş ormanlık alanları, küçük ve birbirleriyle bağlantısı olmayan koruluk alan parçalarına dönüştürmüştür. Bu vejetasyon tipi, artık tarım yapılamayan eski tarım alanlarında, şehirdeki boş arsalarda ve inşaat alanlarında da bulunmaktadır.

Komünitelere insan müdahalesi, Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupa ile sınırlı olmayıp, yeni bir sorun da değildir. Tropikal yağmur ormanları, kerestecilik, hayvan otlatma ve çiftçilik faaliyetleri sonucu hızla yok oluşunu sürdürmektedir. Yüzyıllardır süren aşırı otlatma ve tarımsal bozulmalar, mevsimsel çayırlık alanları uçsuz bucaksız çorak alanlara çevirerek, Afrika'nın pek çok yerindeki açlığa katkı yapmaktadır.

İnsanlar, karasal ekosistemler kadar deniz ekosistemlerini de bozarlar. Deniz tabanının ağır ağlar ile kazındığı okyanus trol avcılığının etkileri, ormanların ortadan kaldırılması ya da karasal alanların kazınması ile aynıdır (**Şekil 54.24**). Trol avcılığı, deniz tabanındaki ve sedimentlerindeki, mercanları ve diğer yaşam formlarını kazır ve sürükler. Trol avcılığı, bir yılda, neredeyse Güney Amerika kadar bir alanı ve yıllık açılan orman alanlarının 150 kat fazlası olan, yaklaşık 15 milyon km^2'lik okyanus alanını kapsamaktadır.

İnsan aktiviteleri nedeniyle bozunma, çoğunlukla çok ciddi bir durum olup, birçok komünitede tür çeşitliliğini azaltmaktadır. Bölüm 56'da, insanın neden olduğu bozulmaların, yaşamın çeşitliliğini nasıl etkilediğine daha yakından bakacağız.

KAVRAM KONTROLÜ 54.3

1. Yüksek ve düşük düzeyli müdahaleler, genel olarak, niçin tür çeşitliliğini azaltmaktadır?
2. Süksesyon boyunca, ilk gelen türler, diğer türlerin ulaşmasını nasıl kolaylaştırmaktadır?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Çayırlık alanların pek çoğu, tipik olarak her birkaç yılda bir, düzenli yangınlara maruz kalırlar. Eğer bu bozunumlar görece ılımlı ise, 100 yıllık bir süreçte hiç yangın olmadığı durumda, bu alanlardaki tür çeşitliliği nasıl etkilenecektir? Açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

KAVRAM **54.4**

Biyocoğrafik faktörler komünite çeşitliliğini etkiler

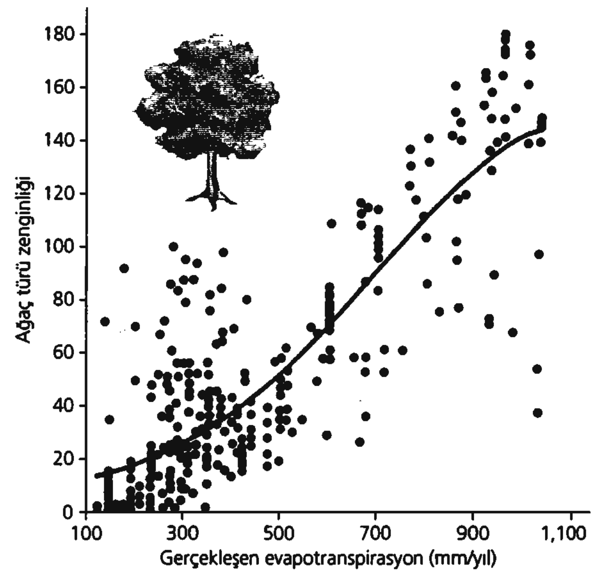
Şimdiye kadar, tür etkileşimleri, baskın türler ve çeşitli müdahale tipleri gibi, komünitelerin çeşitliliğini etkileyen, görece küçük çaplı ya da lokal faktörleri inceledik. Ekologlar, biyolojik komünitelerde gözlenen yüksek çeşitliliğe katkı yapan, geniş çaplı biyocoğrafik faktörler üzerinde de çalışırlar. Özellikle, iki biyocoğrafik faktörün katkısı -komünitenin bulunduğu enlem ve işgal ettiği alan- yüzyıldan fazla bir zamandır araştırılmaktadır.

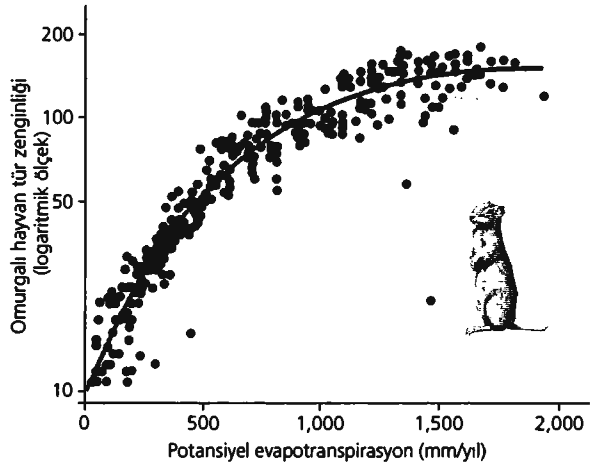
Enlem Dereceleri

Charles Darwin ve Alfred Wallace, 1850'li yıllarda, tropiklerdeki bitki ve hayvan yaşamının, dünyanın diğer yerlerine kıyasla, daha bol ve çeşitli olduğuna dikkat çektiler. O zamandan bu yana, pek çok araştırıcı bu gözlemi doğrulamıştır. Yapılan bir çalışma, Michigan'daki iki hektarlık, yaprak döken bir orman alanı tipik olarak, 10-15 ağaç türüne sahipken, tropikal Malezya'da, 6.6 hektarlık (1 ha= 10.00 m^2) bir alanda 711 ağaç türünün bulunduğunu göstermiştir. Hatta, Alp'lerin kuzeyinde, tüm Batı Avrupa'da yalnızca 50 ağaç türü vardır. Pek çok hayvan grubu, enleme bağlı olarak benzer değişimler gösterir. Örneğin, Brezilya'da 200'den fazla karınca türü varken, Alaska'da yalnızca 7 tür bulunmaktadır.

Tür zenginliğinde, enleme bağlı değişiklikler ile ilgili iki anahtar faktör, muhtemelen evrimsel geçmiş ve iklimdir. Evrimsel süreç boyunca, daha fazla türleşme olayları olduğu için, komünitedeki tür zenginliği artabilir (bakınız Bölüm 24). Ilıman kuşaktaki ya da kutuplardaki komüniteler, buzullaşma nedeni ile ortaya çıkan büyük bozunumların ardından hızlı bir şekilde "yeniden başlatıldıklarından", tropikal komüniteler, genellikle onlardan daha yaşlıdır. Başka bir faktör ise tropikal ormanlardaki gelişme mevsiminin, yüksek enlemlerdeki tundra komünitelerindekinden yaklaşık beş kat daha uzun olmasıdır. Aslında, tropiklerdeki biyolojik zaman, kutuplara yaklaştıkça onlardakinden beş kat daha hızlı ilerler; böylece türleşme olayları arasındaki zaman aralığı, tropiklerde daha kısadır.

Tür zenginliği ve çeşitliliğindeki enlemsel gradiyentin birincil nedeni iklimdir. Karasal komünitelerde, çeşitlilikle ilişkili iki temel iklimsel faktör, güneş enerjisi girdisi ve kullanılabilir suyun bulunmasıdır; bunların her ikisi de tropiklerde görece daha fazladır. Bu iki faktör, **evapotranspirasyon**un komünitedeki hızını ölçerek birlikte değerlendirilebilir; evapotranspirasyon, topraktan buharlaşan su ve bitkilerden terleme ile atılan suyun toplamı anlamındadır. Güneş ışımasının, sıcaklık ve su uygunluğunun fonksiyonu olarak evapotranspirasyon, bol yağmurlu sıcak alanlarda, sıcaklığın düşük olduğu ya da az yağış alan alanlara kıyasla çok daha yüksektir. *Potansiyel evapotranspirasyon*, suyun kullanıma hazır olması durumunda, potansiyel su kaybı ölçümü; güneş ışığı miktarı ve sıcaklık tarafından belirlenir ve her ikisinin bol olduğu bölgelerde en yüksek değerine ulaşır. Bitki ve hayvan türlerinin zenginliği, evapotranspirasyonun bu iki parametresi ile ilişkilidir (**Şekil 54.25**).

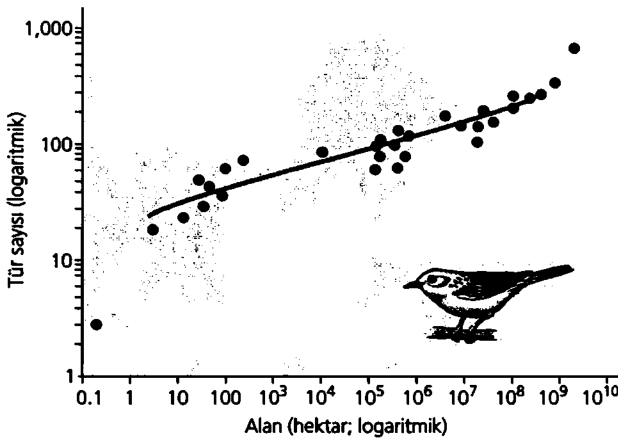




▲ **Şekil 54.25 Enerji, su ve tür zenginliği. (a)** Kuzey Amerika ağaçlarında tür zenginliği, mevcut evapotranspirasyon ile öngörülebilir biçimde artarken, **(b)** Kuzey Amerika, omurgalı tür zenginliği, daha çok potansiyel evapotranspirasyon ile artar. Evapotranspirasyon değerleri yağış eşdeğerleri olarak ifade edilmiştir.

Alan Etkileri

Doğa bilimci ve kaşif olan Alexander von Humboldt, 1807 yılında, tür zenginliğinin tanınan ilk modellerinden biri olan **tür-alan eğrisini** tanımladı. Diğer tüm faktörler eşit varsayıldığında, komünitenin coğrafik alanı ne kadar büyük



▲ **Şekil 54.26 Kuzey Amerika'da yerleşmiş kuş türleri için, tür-alan eğrisi.** Alan ve tür sayıları logaritmik olarak işaretlenmiştir. Veriler, 3 tür bulunan Pensilvanya'dan (0.2 ha), 625 tür içeren, tüm Amerika Birleşik Devletleri ve Kanada'ya (1.9 milyar ha) kadar uzanmaktadır.

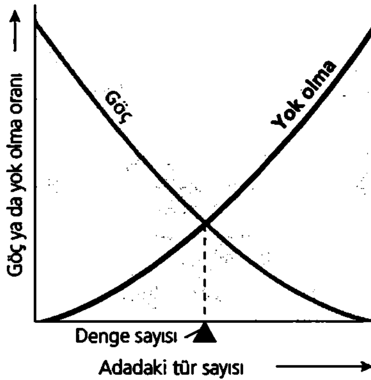
ise, sahip olduğu tür sayısı da o kadar fazladır. Bu model için uygun açıklama, büyük alanların, küçük alanlara göre daha büyük çeşitlilikte habitat ve mikrohabitat sunmasıdır. Koruma biyolojisinde, komünitedeki anahtar takson için çizilen tür-alan eğrileri, ekologların, belirli habitatların potansiyel kayıplarının, komünite tür çeşitliliğini nasıl etkileyeceğini öngörmelerine yardımcı olur.

Şekil 54.26, Kuzey Amerika'da üreyen kuşlar için tür-alan eğrisidir (haritalanmış alanda üreyen kuş populasyonları, göçmen kuş populasyonlarıyla karşılaştırılmış). Eğim, hangi tür zenginliğinin, komünite alanıyla arttığı dereceye işaret etmektedir. Farklı alan-tür eğrilerinin eğimleri değişirken, alan artışı ile birlikte artan tür çeşitliliği temel fikri, Yeni Gine'deki karınca çeşitliliği çalışmalarından, farklı büyüklüklerdeki adalardaki bitki türlerinin sayısına kadar, çeşitli durumlara uygulanır. Gerçekte, bundan sonra tartışacağımız ada biyocoğrafyası, tür-alan eğrilerinin en iyi örneklerini sağlar.

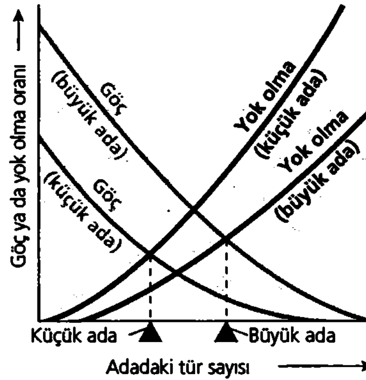
Ada Denge Modeli

Adalar, izole olmaları ve sınırlı büyüklükleri nedeniyle, komünitelerin tür çeşitliliğini etkileyen biyolojik faktörlerin çalışılması için çok uygun ortamlar sağlarlar. Burada, adalar ile sadece okyanus adalarını değil, karalardaki gölleri, ovalarla ayrılmış dağ zirvelerini ya da insan müdahalesi ile bozulmuş alanlarla çevrili doğal ağaçlık alanlar gibi habitat alanlarını, diğer bir deyişle, o "ada" türü için uygun olmayan bir çevre ile sarılmış herhangi bir parçalı habitatı da kast etmekteyiz. Amerikalı ekolog Robert MacArthur ve E.O.Wilson, 1960'larda, belirli fiziksel özelliklere sahip bir adada tür çeşitliliğinin anahtar belirleyicilerini tanımlayan genel bir ada biyocoğrafyası modeli geliştirmiştir (**Şekil 54.27**).

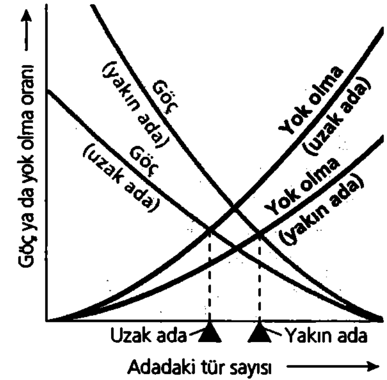
Uzaktaki anakaradan türlerin gelip yerleşeceği, yeni oluşmuş bir okyanus adasını düşünün. Adadaki tür sayısını belirleyen iki faktör, adaya göç eden yeni türlerin oranı ve adada yok olan türlerin oranıdır. Belirli bir zamanda, adadaki iç ve dış göç oranları, halihazırda var olan tür sayısından etkilenir. Adadaki tür sayısı arttıkça, göç eden yeni tür sayısı azalır; çünkü, adaya ulaşan herhangi bir bireyin, adada mevcut olmayan bir türün temsilcisi olma şansı azalmaktadır. Aynı zamanda, adaya daha fazla tür yerleştikçe, rekabette elenme olasılığının daha fazla olması yüzünden, ortadan kalkma oranları da artacaktır.



(a) Göç ve ortadan kalkma oranları. Bir adadaki denge tür sayısı, adaya göç eden yeni türler ile ortadan kalkan türler arasındaki dengeyi temsil eder.



(b) Ada büyüklüğünün etkisi. Büyük adalar, sonunda küçük adalara kıyasla daha büyük denge tür sayısına sahip olabilirler, çünkü büyük adalara göç oranları daha yüksek olma, ortadan kalkma oranları daha düşük olma eğilimindedir.



(c) Anakaradan uzaklığın etkisi. Yakın adalar, uzak adalara kıyasla daha fazla denge tür sayısına sahip olma eğilimindedirler; çünkü yakın adalara göç oranları daha yüksek olup ortadan kalkma daha düşüktür.

▲ **Şekil 54.27 Ada Biyocoğrafyası Denge Modeli.** Siyah üçgenler, dengedeki tür sayısını temsil etmektedirler.

Adanın gelecekteki iç ve dış göç oranlarını etkileyecek iki fiziksel özellik; adanın büyüklüğü ve anakaradan uzaklığıdır. Küçük adalar genelde, potansiyel kolonize olacak türlerin buralara ulaşma şansı daha düşük olduğundan, daha düşük göç oranına sahiptirler. Örneğin, fırtınalarla denizlere dağılan kuş türlerinin, büyük adalara yerleşme şansı, küçük adalara göre daha yüksektir. Küçük adalar, genelde daha az kaynak sahibi oldukları, daha az çeşitli habitatlara ve daha küçük populasyon büyüklüklerine sahip oldukları için, daha yüksek yok olma oranlarına da sahiptir. Anakaradan uzaklık da çok önemlidir; eşit büyüklükteki iki adadan karaya yakın olan, diğerine göre ada içerisine daha yüksek göç oranına sahiptir. İçeriye göçün yüksek oranları yüzünden, yakın adalar, adaya yerleşmiş türlerin, var olan türlerin korunmasına yardımcı olmaları ve yok olmalarını önlemeleri nedeniyle, daha düşük yok olma oranına sahip olma eğilimindedirler.

MacArthur ve Wilson'ın bu modeli, *ada denge modeli* olarak adlandırılır, çünkü, türlerin göç etme ve yok oluş oranları eninde sonunda bir dengeye ulaşacaktır. Bu denge noktasındaki tür sayısı, adanın büyüklüğü ve anakaradan olan uzaklığı ile bağlantılıdır. Herhangi bir ekolojik dengede olduğu gibi, bu denge de dinamik olup, iç ve dış göç devam eder ve tür kompozisyonu zaman içinde değişebilir.

MacArthur ve Wilson'ın, çeşitli ada zincirlerindeki bitki ve hayvan çeşitliliği çalışmaları, ada denge modeli içinde, tür çeşitliliğinin ada büyüklüğü ile arttığı öngörüsünü destekler (**Şekil 54.28**). Tür sayıları, tür sayısının artan ada uzaklığı ile azaldığı tahmini ile de uyum göstermektedir.

Ada denge modeline dayanan tür kompozisyonu tahminleri, kolonizasyonun tür kompozisyonunu etkileyen ana süreç olduğu, görece kısa süreler ve yalnızca sınırlı sayıdaki vakalara uygulanabilir. Daha uzun süreler boyunca, fırtına gibi abiyotik müdahaleler, adaptif evrim değişkenleri ve türleşme, genellikle adadaki tür kompozisyonunu ve komünite yapısını değiştirir. Buna rağmen bu model, koruma biyolojisinde, özellikle, habitat rezervlerinin planlanmasında ve habitat kaybının tür çeşitliliği üzerindeki etkilerini tahmin etmede başlangıç noktası olarak, geniş çapta uygulanmaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ 54.4

1. Tropikal bölgelerde ki tür çeşitliliğinin, ılıman ve kutup bölgelerine göre niye daha yüksek olduğunu açıklayan iki hipotez tanımlayınız.
2. Ada büyüklüğü ve anakaradan uzaklığının, adadaki tür zenginliğini nasıl etkilediğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** MacArthur ve Wilson'ın ada biyocoğrafyası modeline dayanarak, adaların kuş türlerindeki zenginliği, yılan ve kertenkele türlerindeki zenginlik ile kıyasladığınızda ne beklerdiniz? Açıklayınız.

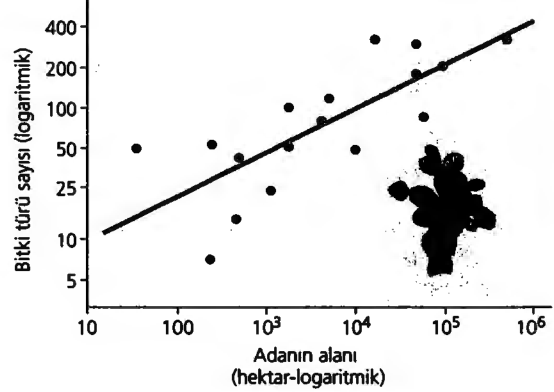
Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

▼ Şekil 54.28 **SORGULAMA**

Tür zenginliği alan ile nasıl bir ilişki içindedir?

ALAN ÇALIŞMASI Ekolog Robert MacArthur ve E.O. Wilson, Galápagos adalarındaki bitki türü sayısını, farklı adaların büyüklükleri ile ilişkilendirerek çalışmışlardır.

BULGULAR



SONUÇ Bitki tür zenginliği, ada denge modelini destekler şekilde ada büyüklüğü ile birlikte artar.

KAYNAK R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ (1967).

EĞER ÖYLE İSE? Bu çalışmada, büyüklükleri yaklaşık 40 hektardan 10.000 hektara kadar olan 4 adanın her biri 50 kadar bitki türü içermektedir. Böyle bir varyasyon, ada denge modeli üzerine basit varsayımlarla ilgili, bize ne söyler?

KAVRAM 54.5

Patojenler, yerel ya da küresel olarak, komünite yapısını değiştirir

Şimdiye kadar, biyolojik komüniteleri yapılandıran çeşitli faktörleri gözlemiş bulunuyoruz, bu bölümü patojenlerin dahil olduğu, komünite etkileşimlerini açıklayarak bitireceğiz; **patojenler**, hastalık oluşturan mikroorganizmalar, virüsler, viroidler ya da prionlardır (Viroidler ve prionlar, sırasıyla, enfeksiyon yapan RNA molekülleri ve proteinlerdir; bakınız Bölüm 19.) Bilim insanları, patojenlerin komünitelerdeki etkilerinin ne kadar evrensel olduğunu, ancak son zamanlarda anlamışlardır.

Birazdan göreceğiniz gibi, patojenler komünite yapısını hızlı ve büyük oranda değiştirebilirler. Özellikle yeni bir habitata girdiklerinde; bir fungus nedeni ile olan, kestane salgınında olduğu gibi, belirgin etkiler gösterirler (bakınız Kavram 54.2). Patojen yeni habitatta özellikle virulant olabilir, çünkü yeni konaklar, doğal seçilim ile patojene direnç kazanma şansına sahip olmamışlardır. Bu istilacı fungusun Amerika kestanesi üzerindeki etkisi, fungusun doğal habitatı içinde yayılış gösteren Asya kestane türüne olan etkisinden

çok kuvvetli olmuştur. İnsanlarda benzer şekilde, artan küresel ekonomi nedeniyle yayılan hastalıklara duyarlılık gösterirler. Ekologlar, ekolojik bilgilerini, hastalık nedeni olan bu patojenlerin izlenmesi ve kontrolünde kullanmaktadırlar.

Patojenler ve Komünite Yapısı

Patojenler, populasyonları sınırlayıcı potansiyellerine rağmen, şimdiye dek görece az sayıda ekolojik çalışmaya konu olmuştur. Günümüzde, bu dengesizlik, hastalığın ekolojik önemini vurgulayan olaylara yönlendirilmektedir.

Mercan resifi komüniteleri, yeni keşfedilmiş patojenlere karşı artan duyarlılık göstermektedir. Bilinmeyen bir patojenin neden olduğu beyaz-bant hastalığı, Karayip resiflerinin yapı ve kompozisyonunda çarpıcı değişikliklere neden olmuştur. Hastalık, mercanların dallarının kaidesinden uçlarına kadar dokuların bantlar şeklinde dökülmesine yol açarak mercanı öldürmektedir. Bu hastalık yüzünden, geyik boynuzu mercanı (*Acropora cervicorni*), 1980'lerden sonra Karayip adaları resifinden kaybolmuştur. Aynı bölgede, *Acropora palmata* türü de büyük zarar görmüştür. Böyle alanlar, ıstakozlar kadar *Lutjanus* cinsine ait ve diğer balık türleri için de anahtar habitatlar sağlarlar. Mercanlar öldüğünde, alglerin hızlı ve aşırı büyümesi gerçekleşir. Algler üzerinden beslenen cerrah balıkları ve diğer herbivorlar, balık komünitesi içinde dominant hale gelirler. Sonunda, mercanlar fırtınalar ve bozunmaya neden olan diğer etkenler yüzünden bozulurlar. Resifin üç boyutlu karmaşık yapısı kaybolur ve çeşitlilik aniden düşer.

Patojenler karasal ortamlarda da komünite yapısını etkiler. Kaliforniya'nın orman ve savanlık alanlarındaki pek çok ağaç türünde, ani meşe ölümleri (SOD) nedeniyle ölümler görülmektedir. Bu yeni keşfedilen hastalık etkeni, fungus benzeri bir protist olan *Phytophthora ramorum*'dur (bakınız Bölüm 28). SOD ilk kez Kaliforniya'da 1995 yılında, doğa yürüyüşçülerinin San Francisco körfezi çevresinde, ölen ağaçları fark etmeleriyle, tanımlanmıştır. Bu parazit, 2010 yılına gelindiğinde, 800 km'den daha fazla yayılmıştır. O dönemde, orta Kaliforniya kıyılarından güney Oregona kadar bir milyondan fazla meşe ve diğer ağaç türlerini öldürmüştür. Bu meşelerin kaybı, besin ve habitat için meşelere bağımlı olan ağaçkakan ve meşe baştankarasının da dahil olduğu, en azından 5 kuş türünde azalmalara neden olmuştur. Günümüzde SOD için bir tedavi bulunmamasına rağmen, bilim insanları, patojenle savaşma umudu ile, *P. ramorum* türüne ait genomun sekansını çıkarmışlardır.

İnsan aktiviteleri patojenleri, dünya çapında benzeri görülmemiş oranlarda taşımaktadır. Basit DNA sekansları ile yapılan genetik analizler (bakınız Bölüm 21), *P. ramorum*'un, Kuzey Amerika'ya muhtemelen Avrupa'dan çiçek ticareti ile geldiğini öne sürmektedir. Benzer şekilde, insan hastalıklarına neden olan patojenler, küresel ekonomi nedeniyle yayılmaktadır. İnsanlarda "domuz gribi" etkeni olan H1N1 virüsü, ilk kez 2009 yılının başlarında Meksika, Veracruz'da keşfedilmiştir. Enfekte bireylerin uçaklarla diğer ülkelere gitmesi ile hızla tüm dünyaya yayılmıştır. 2010'un ortalarında, 40 yıl içinde, dünyanın ilk grip pandemisinde, 17.000'den fazla insan ölmüştür.

▼ **Şekil 54.29**

ETKİ

Lyme hastalığı konak türlerinin belirlenmesi



Araştırmacı öğrenci, beyaz ayaklı farelerden keneleri topluyor.

Yıllardır, beyaz-ayaklı fareler, genç keneler tarafından yoğun olarak parazitlenmeleri nedeniyle, Lyme hastalığı etkeni için birincil konak olarak düşünülmüştü. Araştırıcılar, fareleri, Lyme hastalığına karşı aşılayıp alana tekrar verdikleri zaman, enfekte kene sayısı fazla değişmedi. Bu sonuçlar, biyologları, New York'da, Lyme patojeni için yeni konaklar aramaya yöneltmiştir. Öncelikle 11 potansiyel konak türü yakalanmış ve üzerlerindeki kene larva yoğunluğuna bakılmıştır. Her bir konak türünün, kenelere patojenin dış yüzey proteinlerini kodlayan allel takımını naklettiğini bulmuşlardır. Daha sonra araştırıcılar, herhangi bir konağa artık tutunamayan keneleri sahadan topladılar ve önceki konaklarını belirlemek üzere genetik veritabanını kullandılar. Gözlenen kenelerin yarısından fazlası için, fark edilmeyen kır farelerinin konak olduğunu öğrenmeleri araştırıcıları şaşırtmıştır.

NEDEN ÖNEMLİ Komünite ekologları, patojene konak olan türleri tanımlayarak, bolluk ve dağılımlarını belirleyerek, yayılan hastalıkların pek çoğundan sorumlu olan bu konakların kontrolünde kullanabilecekleri bilgiyi elde ederler.

İLAVE OKUMA D. Brisson et al., Conspicuous impacts of inconspicuous hosts on the Lyme disease epidemic, *Proceedings of the Royal Society B* 275:227–235 (2008).

BAĞLANTI KUR Kavram 23.1'de (s.470) populasyonlar arasındaki genetik varyasyon tanımlanmaktadır. Farklı yerlerdeki kır faresi populasyonları arasındaki genetik varyasyon, bu çalışmanın sonuçlarını nasıl etkileyebilirdi?

Komünite Ekolojisi ve Zoonotik Hastalıklar

Yeni ortaya çıkan insan hastalıklarının dörtte üçü ve en tehlikeli olarak bilinen hastalıkların pek çoğu **zoonotik patojenler** tarafından oluşturulur. Zoonotik patojenler, enfekte hayvan ile doğrudan temas ya da vektör olarak adlandırılan bir aracı tür vasıtasıyla hayvanlardan insanlara geçen patojenler olarak tanımlanır. Zoonotik hastalıkları yayan vektörler, genelde kene, bit ve sivrisinek gibi parazitlerdir. Patojen için vektör ve konakların komünitesini belirlemek hastalıklardan korunmaya yardımcı olabilir (**Şekil 54.29**).

Ekologlar, komünite ilişkileri ile ilgili bilgilerini, zoonotik hastalıkların yayılmasını izlemek için de kullanırlar. Bir örnek olarak, kuş gribinin etkeni, kuşların dışkı ve tükürükleri ile yayılan çok bulaşıcı bir virüstür (bakınız Bölüm 19). Bu virüslerin pek çoğu yabani kuşları hafif etkiler; ancak, insan enfeksiyonlarının en yaygın kaynağı, evcil kuşlarda önemli zararlara neden olur. H5N1 diye adlandırılan özel bir virüs suşu, 2003'den beri, yüzlerce milyon kümes hayvanını ve 250'den fazla insanı öldürmüştür. Milyonlarca kişi de enfeksiyon riski altındadır.

Eğer kuş gribi, doğal olarak yabani kuşların hareketleri ile yayılıyorsa, evcil kuşları karantinaya alarak ya da nakillerini izleyerek yapılan kontrol programları, etkisiz olabilir. H5N1 suşu, 2003 yılından 2006'ya kadar, güneydoğu Asya'dan Avrupa ve Afrika'ya hızla yayılmışsa da, Avustralya ya da Amerika'da, 2010 yılının ortalarına dek görülmemiştir. Enfekte yabani kuşların Amerika'ya girecekleri en uygun yer, Asya'dan her yıl Bering denizini geçen ördek, kaz ve sahil kuşları için de giriş noktası olan Alaska'dır. Ekologlar, Alaska'da göçmen ve yerli kuşları yakalayıp test ederek, virüsün yayılmasını çalışmaktadırlar (**Şekil 54.30**). Bu ekolojik dedektifler, Kuzey Amerika'ya giren ilk hastalık dalgasını yakalamaya çalışmaktadırlar.

Komünite ekolojisi, patojenlerin hayat döngülerini ve konakları ile olan etkileşimlerini anlamadaki temeli oluşturur. Patojen etkileşimleri, fiziksel çevredeki değişikliklerden de çok etkilenir. Patojenleri ve neden oldukları hastalıkları kontrol etmek için, bilim insanlarının bir ekosistem bakış açısına gereksinimleri vardır -patojenlerin diğer türler ile ve çevrelerindeki tüm durumlarla nasıl bir ilişki içinde olduklarının bilgisi. Ekosistemler Bölüm 55'in konusu olacaktır.



▲ **Şekil 54.30 Kuş gribini izleme.** Boise State Üniversitesi mezun öğrencilerinden Travis Booms, hastalığın yayılmasını izleyen bir proje kapsamında, genç şahinleri bantlamaktadır.

KAVRAM KONTROLÜ **54.5**

1. Patojen nedir?
2. **EĞER ÖYLE İSE?** Memelilerin viral hastalığı olan kuduz, günümüzde İngiliz adasında bulunmamaktadır. Eğer, orada hastalık kontrolünden sorumlu olsaydınız, kuduz virüsünün bu adalara ulaşmasını önlemek amacıyla hangi uygulamaları yapabilirdiniz?

Önerilen yanıtlar için Ek A' ya bakınız.

54 BÖLÜM TEKRARI

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 54.1

Komünite etkileşimleri, bu etkileşimlerin ilgili türler arasında faydalı, zararlı ya da etkili olup olmama durumuna göre sınıflandırılır (s: 1194-1200)

- **Türler arası** çeşitli **etkileşimler**, ilişki halindeki türlerin, hayatta kalma ve üremelerini etkiler. Bu etkileşimler, **türler arası rekabet, avlanma, herbivorluk, simbiyoz** ve **kolaylaştırma** ilişkilerini kapsar. **Parazitizm, simbiyoz** ve **kommensalizm**, simbiyotik etkileşim biçimleridir.
- **Rekabette dışlama**, aynı kaynaklar için rekabet eden iki türün aynı yerde sürekli olarak birlikte olamayacağını söyler. **Kaynak paylaşımı**, türlerin bir komünitede birlikte var olmasını sağlayan niş farklılaşmasıdır.

? *Sağdaki tabloda listelenmiş her bir ilişki biçimini sergileyen tür çiftlerine örnek veriniz.*

Türler arası etkileşimler	Tanım
Rekabet (−/−)	İki ya da daha fazla tür, kıt kaynaklar için rekabet ederler.
Predasyon (+/−)	Predatör olan türlerden biri, av olan diğerini öldürür ve yer. Avlanma, mimikri dahil çok çeşitli adaptasyonlara neden olur.
Herbivorluk (+/−)	Herbivor, bitki ya da algin bir kısmını yer. Bitkiler, herbivorlara karşı çeşitli kimyasal ve mekanik savunmalara sahip olup, herbivorlar beslenmek için özelleşmiş adaptasyonlara sahiptirler.
Simbiyoz	İki ya da daha fazla türün bireyleri birbirleri ile yakın temas içinde yaşar. Simbiyoz; parazitizm, mutualizm ve kommensalizmi içine alır.
Parazitizm (+/−)	**Parazit**, gerekli besin maddelerini, ikinci bir organizmadan alır; zarar gören organizma, parazitin **konağıdır**.
Mutualizm (+/+)	Bu etkileşimden iki tür de yarar sağlar.
Kommensalizm (+/0)	Biri etkilenmez iken, diğer tür bu ilişkiden yarar sağlar.
Kolaylaştırma (+/+ ya da 0/+)	Türler birbirlerinin, hayatta kalma ve üremeleri üzerinde, simbiyoz yakın ilişkisi olmadan, olumlu etki yaparlar.

KAVRAM 54.2

Biyolojik komüniteleri çeşitlilik ve trofik yapı karakterize eder (1200-1206)

- **Tür çeşitliliği**, komünitedeki türlerin sayısını -onun **tür zenginliğini**- ve onların nispi **bolluklarını** ölçer. Türlerin bolluklarının benzer olduğu bir komünite, içinde bir ya da iki türün bol olup, kalanların nadir olduğu bir komüniteden daha çeşitlidir.
- Daha çeşitli olan komüniteler daha fazla **biyokütle** üretirler ve daha az çeşitli komünitelere göre, daha az büyüme varyasyonu gösterirler. Egzotik türlerin yayılımına karşı da daha dirençlidirler.
- **Trofik yapı,** üreticilerden en üst karnivorlara kadar olan trofik düzeyleri birbirine bağlar. Dallanan besin zincirleri ve karmaşık trofik etkileşimler **besin ağlarını** oluşturur. **Enerji hipotezi,** besin zincirlerinin uzunluğunun, zincir boyunca olan enerji iletimindeki yetersizlik tarafından sınırlandığını öngörür.
- **Dominant tür**, komünitedeki en bol olan tür olup, yüksek rekabet yeteneğine sahiptir. **Kilit taşı tür**, genelde daha az bulunan tür olup, ekolojik nişi yüzünden komünite yapısı üzerinde aşırı bir etki yapar. **Ekosistem mühendisleri**, fiziksel çevreyi etkileyerek, komünite yapısı üzerinde etkili olurlar.
- **Tabandan-yukarıya doğru model,** alt trofik düzeyden üst düzeylere, primer üreticilerin bolluğunu kapsayan, içinde besleyici mineraller ve diğer abiyotik faktörlerin temel olarak komünite yapısını belirlediği, tek yönlü bir etki sunar. **Tepeden-aşağıya doğru model,** avcıların herbivorları, onların da birincil üreticileri kontrol ettiği yani her trofik düzeyin bir üst düzeyi tarafından kontrol edildiği bir model sunar.

? *Shannon çeşitlilik indeksi gibi indekslere dayanarak, daha yüksek tür zenginliğine sahip komüniteler, daha az tür zenginliğine sahip komünitelere göre daima daha yüksek çeşitlilik gösterirler mi? Açıklayınız.*

KAVRAM 54.3

Bozunum tür çeşitliliğini ve kompozisyonunu etkiler (1207-1210)

- Artan kanıtlar, kararlılık ve denge durumuna göre, **bozunma** ve denge eksikliğinin pek çok komünite için bir kural olduğunu göstermektedir. **Orta derecede bozunma hipotezine** göre ılımlı düzeyde bozunumlar, düşük ya da yüksek düzeyli bozunmalara göre daha yüksek tür çeşitliliğini teşvik eder.
- **Ekolojik süksesyon,** bir müdahaleden sonra, birbiri ardına gelen komüniteler ve ekosistem değişiklikleridir. Süksesyon başladığında, hiç toprak olmadığı yerde **birincil (primer) süksesyon** olur; **ikincil (sekonder) süksesyon**, müdahaleden sonra toprağın kalmış olduğu alanda başlar. Süksesyon boyunca komünite değişikliklerini oluşturan mekanizmalar, kolaylaştırma ve engellemedir.
- İnsanlar, bozunum olaylarının en yaygın ajanları olup, komünite üzerindeki etkileri genellikle tür çeşitliliğini azaltır. İnsanlar, komünite yapısı üzerinde önemli olabilen, yangın gibi bazı doğal müdahalelerin de önüne geçerler.

? *Şekil 54.24'deki bozunum daha çok birincil mi yoksa ikincil süksesyon başlangıcı mıdır? Açıklayınız.*

KAVRAM 54.4

Biyocoğrafik faktörler komünite çeşitliliğini etkiler (1211-1213)

- Tür çeşitliliği genel olarak, tropiklerden kutuplara doğru enlemsel olarak azalma gösterir. Tropikal çevrenin daha yaşlı oluşu, tropiklerin tür çeşitliliğinin fazla olmasının nedenini açıklayabilir. İklim de, tür çeşitliliğini enerji (ışık ve sıcaklık) ve su dolayısıyla etkiler.
- **Tür-alan eğrilerinde** görüldüğü gibi, tür çeşitliliği komünitenin coğrafik büyüklüğü ile doğrudan ilişkilidir.
- Adalardaki tür çeşitliliği, ada büyüklüğüne ve anakaradan olan uzaklığına bağlıdır. Ada denge modeli, ekolojik bir adadaki tür zenginliğinin, yeni göçler, yok oluşlar ile ayarlandığında, denge durumuna ulaşıldığını söyler. Bu model, abiyotik müdahalelerin, evrimsel değişikliklerin ve özelleşmenin komünite yapısını değiştirebileceği çok uzun dönemler için uygulanamayabilir.

? *Buzullaşma dönemleri, çeşitliliğin enlemsel örüntülerini nasıl etkilemiştir?*

KAVRAM 54.5

Patojenler, yerel ya da küresel olarak, komünite yapısını değiştirir (1213-1215)

- Son çalışmalar, **patojenlerin** karasal ve denizel komünitelerin yapılanmasında oynadıkları rolün altını çizmektedir.
- **Zoonotik patojenler**, hayvanlardan insana geçer ve yeni ortaya çıkan, yaygın insan hastalıklarına neden olurlar. Komünite ekolojisi, bu patojenlerle ilişkideki anahtar tür etkileşimlerini tanımlamak; yayılmalarını takip ve kontrol edebilmek için genel bir çerçeve oluşturur.

? *Bir zoonotik patojenin vektörü, patojenin konağından nasıl bir farklılık gösterebilir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Bir komünite içinde, türler arasındaki beslenme ilişkileri komünitenin nesini belirler?
   a. sekonder süksesyonunu,
   b. ekolojik nişini,
   c. tür zenginliğini,
   d. tür-alan eğrisini
   e. trofik yapısını
2. Rekabette dışlanma ilkesine göre;
   a. iki tür aynı habitatta birlikte olamaz.
   b. iki tür arasındaki rekabet daima bir türün yok olması ya da göç etmesi ile sonuçlanır.
   c. populasyon içindeki rekabet, en iyi uyum göstermiş bireylerin hayatta kalmasını destekler.
   d. tam olarak aynı nişe sahip iki tür komünite içinde birlikte var olamaz.
   e. türlerden biri habitattan ayrılana dek her iki türde üremeyi durduracaktır.
3. Ara müdahale hipotezine göre, komünitenin tür çeşitliliği, aşağıdakilerden hangisi tarafından artırılır?
   a. sıklıkla büyük bozunmalar
   b. bozunma olmayan kararlı koşullar
   c. hafif düzeyde bozunmalar
   d. doğal bozunumu elimine etmek üzere yapılan insan müdahalesi
   e. insanların yol açtığı yoğun bozunumlar
4. Ada biyocoğrafyası denge modeline göre, tür zenginliği hangi adada en büyük olacaktır?
   a. büyük ve anakaraya yakın olanda
   b. büyük ve uzak olanda
   c. küçük ve uzak olanda
   d. küçük ve anakaraya yakın olanda
   e. çevresel olarak homojen olanda

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

5. Kilit taşı avcı türler, komünite içindeki tür çeşitliliğini, hangi durumda sürdürebilirler?
   a. diğer avcıları rekabette dışlarlar.
   b. komünitenin dominant türü üzerinde avlanırlar.
   c. diğer avcıların göçüne izin verirler.
   d. komünite içindeki bozuklukları azaltırlar.
   e. sadece, komünitenin en nadir bulunan türü üzerinden avlanırlar.
6. Besin zincirleri bazen kısadır, çünkü;
   a. her bitki türü üzerinden yalnızca tek bir herbivor tür beslenir.
   b. bir türün lokal olarak yok olması, besin zincirindeki diğer türlerin de yok olmasına neden olur.
   c. bir trofik düzeydeki enerjinin çoğu, bir üst düzeye geçerken yitirilir.
   d. avcı türler, av türlerine kıyasla daha az çeşitli ve daha düşük bollukta olma eğilimindedir.
   e. çoğu üretici, yenilebilir değildir.
7. Aşağıdakilerden hangisi, bir kırsal alan komünitesinde, yukardan-aşağıya doğru kontrol olarak değerlendirilebilir?
   a. bitki biyokütlesinin yağış miktarı ile sınırlanması.
   b. sıcaklığın, bitkiler arası rekabete etkisi.
   c. topraktaki besinsel elementlerin, yabani çiçeklere karşı otların bolluğu üzerine etkisi.
   d. bitki türü çeşitliliği üzerinde bizonların otlama yoğunluğunun etkisi
   e. nemin bitki büyüme oranları üzerine etkisi.
8. Tür zenginliğinin tropikal bölgelerde ılıman bölgelere kıyasla daha yüksek olduğunu açıklayan en olası hipotez hangisidir?
   a. tropikal komüniteler daha gençtir.
   b. tropikal bölgeler genel olarak daha fazla su ve daha yüksek solar radyasyona sahiptir.
   c. yüksek sıcaklıklar daha hızlı türleşmeye neden olurlar.
   d. evapotranspirasyon azalırken çeşitlilik artar.
   e. tropikal bölgeler daha yüksek göç oranlarına ve çok düşük yok oluş oranlarına sahiptirler.
9. Komünite 1, dört türe ayrılmış (A, B, C ve D) 100 birey içermektedir. Komünite 2, üç türe ayrılmış 100 birey içermektedir. (A, B, ve C).
   Komünite 1: 5A, 5B, 85C, 5D
   Komünite 2: 30A, 40B, 30C

   Her bir komünite için Shannon çeşitliliğini (*H*) hesaplayınız. Hangi komünite daha çeşitlidir?

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

10. **ÇİZİNİZ** Chesapeake körfezinde bulunan (bakınız Şekil 54.15) mavi yengeç (*Callinectes sapidus*) önemli bir türdür. Mavi yengeç, omnivordur ve midyeler kadar, denizin kıyı kısmındaki su içi bitkilerini (*Zostera marina*) ve diğer birincil üreticileri de yer. Aynı zamanda kendi türüne alt bireyleri de yer (kannibal). Kendisi ise, insanlar ve nesli tehlikede olan Kemp Ridley deniz kaplumbağaları tarafından tüketilir. Bu bilgiye dayanarak, mavi yengecin içinde olduğu bir besin ağı çiziniz. Yukardan-aşağıya modelin bu sistem için uygun olduğunu varsayarsanız, insanların mavi yengeçleri tüketmeyi bırakmaları halinde, denizel su içi bitkilerinin bolluğunda nasıl bir değişim olacaktır?
11. **EVRİMSEL BAĞLANTI**

    Belirli organizmaların türler arası rekabete olan adaptasyonlarının, her zaman niçin karakter kayması örnekleri olması gerekmediğini açıklayınız. Bir araştırıcı, rekabet eden iki türün karakter kayması yaşadığını doğrulamak için neyi göstermelidir?
12. **BİLİMSEL SORGULAMA**

    Bir çölde bitkiler üzerinde çalışmakta olan bir ekolog, aşağıdaki denemeyi gerçekleştirmiştir. Ekolog, her biri bir miktar çalı ve küçük ağaççık ve çok sayıda yıllık yabani çiçek türü içeren iki benzer alanı belirledi. Her iki alanda da, miktarları kabaca aynı sayıda olan beş aynı yabani çiçek türü buldu. Sonra, alanlardan birini, alanın en yaygın tohum yiyen hayvanı olan kanguru kemirgenlerinden korumak üzere tel örgü ile kapattı. İki yıl sonra, dört yabani çiçek türü kapalı alanda yok olmuş ancak, bir tür çok fazla artış göstermişti. Kontrol alanında tür çeşitliliği değişmemişti. Komünite ekolojisi prensiplerini kullanarak, araştırıcının bu sonuçlarını açıklayan bir hipotez öneriniz. Hangi ek kanıtlar, hipotezinizi destekleyecektir?
13. **BİLİM, TEKNOLOJİ VE TOPLUM**

    Kurtlar, 1935 yılına gelindiğinde, avlama ve kapanla yakalama sayesinde Amerika Birleşik Devletlerinde, Alaska dışında ortadan kaldırılmıştı. O zamandan beri kurtlar, nesli tehlike altında olan türler olarak korunmakta olup, Kanada'dan güneye taşınmış ve kuzey Büyük Göller bölgesinde ve Kayalık Dağlarında yeniden yerleşmeye başlamışlardır. Populasyonun toparlanmasını hızlandırmak isteyen koruma ekologları, Yellowstone Ulusal parkına yeniden kurt sokmuşlardır. Lokal çiftçiler, sığır ve koyunları üzerindeki avlanma etkisinden korktukları için, kurtların geri getirilmesine karşı çıkmışlardır. Yellowstone Ulusal parkında kurtların yeniden yerleştirilmesinin nedenleri nelerdir? Çiftçiler ile kurtlar arasındaki çatışmayı hafifletmek üzere ne yapılabilirdi?
14. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**

    Yaşamın genetik temeli Bates mimikrisinde, lezzetli bir tür, lezzetli olmayan bir türü taklit ederek korunur. Lezzetli, parlak renkli, birkaç sinek türünün rüzgar ile üç uzak adaya taşındığını varsayın. Birinci adada o türün avcıları yoktur; ikinci adada avcı var, ancak benzer renkte olmayan, lezzetsiz türler yoktur; üçüncü ada da ise hem avcılar hem de aynı renkte lezzetsiz türler bulunmaktadır. 100-150 kelimelik kısa bir yazı ile eğer renklenme genetik olarak belirlenen bir özellik ise; Her bir adadaki evrimsel süreç içinde, lezzetli türlerin renklenmesinde neler olabileceğini tahmin ediniz. Tahminlerinizi açıklayınız.

Seçilmiş yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.



▲ **Şekil 55.1 Antarktika'daki bu buz dağı neden kan kırmızıdır?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

55.1 Fiziksel yasalar ekosistemlerde enerji akışını ve kimyasal döngüleri yönetir
55.2 Ekosistemlerde birincil üretimi, enerji ve sınırlayıcı diğer faktörler denetler
55.3 Enerji, trofik düzeyler arasında sadece %10'luk bir verimlilikle aktarılır
55.4 Biyolojik ve jeokimyasal süreçler, ekosistemlerdeki besin maddesi ve su döngüsünü gerçekleştirir
55.5 Restorasyon ekologları, bozulmuş ekosistemlerin daha doğal bir duruma geri döndürülmesine yardım eder

GENEL BAKIŞ

Soğuk Ekosistem

Antarktika'da, Taylor Buzulu'nun üç yüz metre altında kükürt-ve demir içeren iyonların üzerinde alışılmadık bir bakteri populasyonu yaşar. Bu organizmalar oksijen ya da ışıksız koşullarda ve okyanustan üç kat daha tuzlu olduğu için donmayan ve sıcaklığı -10°C olan suyun içinde çok zor koşullarda yaşamlarının sürdürürler. Bu bakteri topluluğu yeryüzünden en az 1.5 milyon yıl süre izole halde varlığını nasıl sürdürebilmiştir? Kemoototrof olan bu bakteriler gereksinim duydukları enerjiyi kükürtçe zengin ortamdan aldıkları kükürdü oksitleyerek elde ederler (bakınız Bölüm 27). Bu bakteriler, gerçekleştirdikleri reaksiyonlarda son elektron alıcısı olarak demiri kullanırlar. Su buzulun tabanından aktıktan sonra hava ile temas edince, sudaki indirgenmiş demir oksitlenerek donmadan önce suyun renginin kırmızıya dönüşmesine neden olur. Bu belirgin renk, buzulun bu bölgesinin Kan Şelalesi olarak anılmasına neden olur (**Şekil 55.1**).

Bakteri topluluğu ve içinde yaşadıkları ortam, birlikte, bir **ekosistem** oluşturur. Bir ekosistem, belli bir bölgede yaşayan organizmalar ve bu organizmaların karşılıklı olarak etkileştikleri abiyotik faktörlerin tamamından oluşur. Bir ekosistem çok geniş bir alanı kapsayabilir. Bir göl ya da orman ya da yere düşmüş bir kütüğün altındaki açık boşluk ya da bir çöldeki pınar gibi bir mikrokozmos ekosistem olabilir (**Şekil 55.2**). Populasyonlar ve komünitelerde olduğu gibi, ekosistemlerin sınırları her zaman belirgin değildir. Pek çok ekolog, bütün biyosferi bir küresel ekosistem, yani Dünya üzerindeki bütün yerel ekosistemlerin bir birleşimi olarak görür.

Bir ekosistemin büyüklüğü ne olursa olsun ekosistem dinamikleri, enerji akışı ve kimyasal döngüler olmak üzere, iki süreci kapsar. Bu ikisi populasyon ya da komünite olgusu ile tamamen açıklanamaz. Enerji pek çok ekosisteme güneş ışığı olarak girer. Ototroflar tarafından kimyasal enerjiye dönüştürülür. Besindeki organik bileşikler olarak heterotroflara geçirilir ve ısı olarak çevreye yayılır. Karbon ve azot gibi kimyasal elementler ekosistemin abiyotik ve biyotik bileşenleri arasında döngüye girer (dolaşım gösterir). Fotosentetik ve kemosentetik organizmalar bu elementleri inorganik formda hava, toprak ve sudan özümleyerek biyokütleye dönüştürür. Bu biyokütlenin bir kısmı hayvanlar tarafından tüketilir. Bu elementler, bitki, hayvan ve organik artıklar ile ölü organizmaları ayrıştıran bakteri ve funguslar gibi organizmaların metabolik faaliyetleri sonucunda inorganik formda ortama geri dönerler.

Hem enerji ve hem de madde, fotosentez ve beslenme ilişkileri yoluyla ekosistemlerde dönüştürülür. Fakat maddenin aksine, enerji geri dönüşemez. Bir ekosistemin, çoğu durumda güneşten olmak üzere, dıştaki bir kaynaktan sürekli olarak enerji alması gerekir. Enerji ekosistemlerde akar, buna karşın madde ekosistemin içinde ve ekosistemler arasında döngüye girer.

Yediğimiz besinden tükettiğimiz oksijene, insanların varlığını sürdürmesi ve rahatı için kritik olan kaynaklar ekosistem süreçlerinin ürünleridir. Bu bölümde, ekosistemlerde yapılan araştırmalara vurgu yaparak, enerji akışı ve kimyasal döngü dinamiklerini inceleyeceğiz. Ekosistem çalışması yapmanın yollarından biri, sıcaklık ya da besin maddelerinin miktarının değiştirilmesi gibi, çevresel faktörleri değiştirerek ekosistemlerin nasıl yanıt verdiklerinin araştırılmasıdır. Ayrıca, bazı insan etkinliklerinin enerji akışı ve kimyasal döngüler üzerindeki etkilerini de göreceğiz. Son olarak, bozulmuş ekosistemlerin daha doğal bir duruma gelmesi üzerine odaklanan ve giderek gelişen restorasyon ekolojisini inceleyeceğiz.



▲ Şekil 55.2 **Bir çöldeki pınar ekosistemi.**

KAVRAM 55.1

Fiziksel yasalar ekosistemlerde enerji akışını ve kimyasal döngüleri yönetir

İkinci Ünite'de, hücrelerin termodinamik yasalarına göre, enerji ve maddeyi nasıl dönüştürdüklerini öğrendiniz. Hücre biyologları gibi, ekosistem ekologları da bir sistemin içinde enerji ve madde dönüşümlerini çalışırlar ve her ikisinin sistemin sınırlarının dışına çıkan miktarlarını ölçerler. Bir ekosistemde enerjinin dönüşümünü ve kimyasal elementlerin hareketlerini izleyebiliriz. Bunu, bir komünitedeki türleri beslenme ilişkilerine göre, trofik düzeylerde sınıflandırarak yapabiliriz (bakınız Bölüm 54).

Enerjinin korunumu

Ekosistem ekologları organizmaların fiziksel ortam ile etkileşimlerini araştırdıklarından, ekosistem yaklaşımlarının pek çoğu fizik ve kimya yasalarına dayanır. 8. Bölüm'de tartıştığımız termodinamiğin birinci yasası, enerjinin yaratılmayacağını ve yok edilemeyeceğini, fakat sadece aktarılabileceğini ya da dönüştürülebileceğini belirtir. Dolayısıyla, bir ekosistemde enerji transferini (aktarımını), güneş ışığı olarak girip, organizmalardan ısı olarak çıkışına kadar, potansiyel olarak ölçebiliriz. Bitkiler ve diğer fotosentez yapan organizmalar güneş enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürürler, fakat toplam enerji miktarı değişmez: organik moleküllerde depolanmış enerji miktarının, bitki tarafından hasat edilen toplam güneş enerjisi miktarından ısı olarak yansıtılan ve saçılan enerji miktarının çıkarılmasıyla elde edilen enerjiye eşit olması gerekir. Bu enerji transferlerini denetleyen faktörleri saptamak için enerji bütçelerinin hesaplanması ve ekosistemlerden akan enerjinin izlenmesi, ekosistem ekolojisinin bir alanıdır. Bu tür transferler bir habitatın kaç adet organizmayı barındırabileceğini ve insanların bir bölgeden hasat edebilecekleri besin miktarının belirlenmesine yardım eder.

Her bir enerji alışverişinin evrenin entropisini artırdığını belirten ikinci termodinamik yasasının anlamlarından biri, enerji dönüşümlerinin yetersiz oluşudur; her zaman bir miktar enerji ısı olarak kaybolur (bakınız Bölüm 8). Ekolojik enerji dönüşümlerinin verimliliğini, ampullerin ve araç motorlarının verimliliklerini ölçtüğümüz gibi ölçebiliriz. Ekosistemlerden akan enerji sonuçta ısı olarak uzaya geri döner. Dolayısıyla eğer güneş Dünya'ya sürekli olarak enerji sağlamasaydı, pek çok ekosistem tükenmiş olurdu.

Kütlenin Korunumu

Enerji gibi, madde de yaratılamaz ya da yok edilemez. Bu madde korunum yasası ekosistemler için termodinamik yasaları kadar önemlidir. Kütle dönüştürüldüğü için, bir kimyasal elementin bir ekosistem içinde hangi ölçüde döngüye girdiğini ya da zamanla o ekosistem tarafından hangi ölçüde kazanılıp hangi ölçüde kaybedildiğini saptayabiliriz.

Enerjinin aksine, kimyasal elementler ekosistemlerin içinde sürekli olarak döngüye girerler. CO_2'deki, bir karbon atomu bir ayrıştırıcı tarafından topraktan serbest bırakılır, bir çimen tarafından fotosentezle alınır, bir bizon ya da diğer ot yiyen hayvan tarafından tüketilir ve sonunda bizonun dışkısıyla toprağa geri döner. Bir bütün olarak, ekosistemlerde ve biyosferde kimyasal döngülerin ölçülmesi ve analizi ekosistem biyolojisinin önemli bir özelliğidir. Her ne kadar, elementler küresel ölçekte önemli ölçüde kazanılıp kaybedilmez ise de, bir ekosistemde kazanılır ya da kaybedilirler. Bir orman ekosisteminde, mineral besin maddelerinin çoğu- bitkilerin topraktan aldıkları gerekli elementler- yağmur suyunda çözünmüş çözünenler olarak ya da toz olarak veya yerdeki kayalardan aşınma sonucu girer. Bunun dışında, azot bir biyolojik süreç olan azot fiksasyonu ile sağlanır (bakınız Şekil 37.10). Kayıplar anlamında, bazı elementler gazlar halinde geri dönerken, diğer bazıları suyla ekosistemin dışına taşınır. Organizmalar gibi, ekosistemler de enerji ve kütle absorblayıp, ısı ve atık madde bırakan açık sistemlerdir.

Doğada, ekosistemlerde döngüye girenlerin miktarına göre, kazançlar ve kayıpların çoğu küçüktür. Yine de, bir ekosistemin belli bir element için bir kaynak mı yoksa havuz mu olduğunu girdiler ve çıktılar arasındaki denge belirler. Eğer bir mineral elementin çıktısı girdisini aşarsa, sonuçta o ekosistemde verimliliği sınırlandıracaktır. Daha sonra bu bölümde ve Bölüm 56'da göreceğimiz gibi, insan etkinlikleri sıklıkla girdi ve çıktıların dengelerini önemli ölçüde değiştirmektedir.

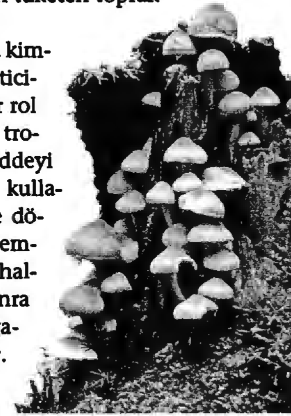
Enerji, Kütle ve Trofik Düzeyler

Bölüm 54'te görmüş olduğunuz gibi, ekologlar türleri, besin maddesi ve enerji için gereksinim duydukları ana kaynaklara dayanarak çeşitli trofik düzeylere yerleştirirler. Sonuçta bütün diğerlerini destekleyen trofik düzey ototroflardır. Ototroflar aynı zamanda ekosistemin **birincil üreticileri** olarak isimlendirilirler. Bu canlıların çoğu fotosentez yapan organizmalardır. Fotosentez yapan organizmalar, şekerleri ve diğer organik bileşikleri sentezlemek için ışık enerjisini kullanırlar. Daha sonra şekerler ve diğer organik bileşikler hücre solunumu için enerji kaynağı ve büyüme için yapı maddesi olarak kullanılır. Her ne kadar, kemosentetik prokaryotlar, derin deniz hidrotermal yanardağ ağızları (bakınız Şekil 52.16) ve toprak ya da buz altındaki derin yerler (bakınız Şekil 55.1) gibi ekosistemlerde birincil üretici iseler de, bitkiler, algler ve fotosentetik prokaryotlar biyosferin başlıca ototroflarıdır.

Birincil üreticilerin üzerindeki trofik düzeyde yer alan organizmalar heterotroflardır. Heterotroflar enerji kaynağı için doğrudan ya da dolaylı birincil üreticilerin çıktılarına bağımlıdırlar. Bitkileri ve diğer birincil üreticileri yiyen herbivorlar birincil tüketicilerdir. Herbivorları yiyen karnivorlar ikincil tüketici ve karnivorları yiyen karnivorlar ise üçüncül tüketicilerdir.

Döküntüyle beslenenler (detritivorlar) ve **ayrıştırıcılar** diğer bir heterotrof grubudur. Bu kitapta bu terimi, enerjilerini **döküntüden (detritus)** alan tüketicileri ifade etmede kullanacağız. Döküntü, ölü organizma kalıntıları, dışkılar, dökülmüş yapraklar ve odun gibi cansız organik maddelerden oluşur. Döküntüyle beslenenlerin çoğu da, ikincil ve üçüncül tüketiciler tarafından yenir. Detritus yiyicilerin iki önemli grubu, prokaryotlar ve funguslardır (**Şekil 55.3**). Bu organizmalar organik maddeyi parçalayan enzimler salgılarlar; daha sonra parçalanma ürünlerini absorblayarak (özümleyerek) bir ekosistemdeki tüketiciler ve birincil üreticileri birbirine bağlarlar. Örneğin bir ormanda bulunan kuşlar, yaprak döküntüleri ve bu döküntülerle birlikte bulunan prokaryotları ve fungusları tüketen toprak solucanlarını yer.

Detritivorlar aynı zamanda kimyasal elementlerin birincil üreticilere geri dönmesinde kritik bir rol oynarlar. Detritivorlar bütün trofik düzeylerdeki organik maddeyi birincil üreticiler tarafından kullanılabilen inorganik bileşiklere dönüştürür. Böylece bir ekosistemdeki kimyasal döngülerin bir halkası kapanmış olur. Daha sonra üreticiler bu elementleri organik bileşiklerde döngüye sokar. Eğer ayrışma durursa, döküntü birikeceğinden ve yeni organik madde sentezlemek için gerekli etkili madde tükeneceğinden yaşam durur. **Şekil 55.4**'te bir ekosistemdeki trofik ilişkiler özetlenmiştir.



▲ **Şekil 55.3 Bir ölü ağacı ayrıştıran mantarlar.**

KAVRAM KONTROLÜ 55.1

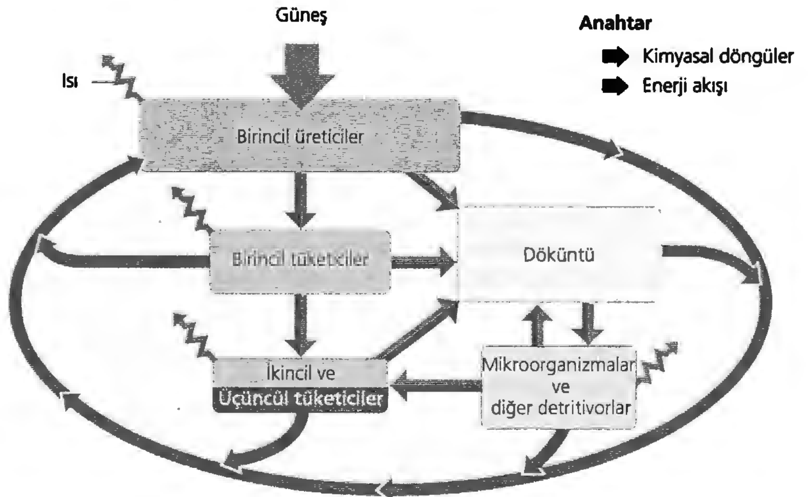
1. Bir ekosistemde enerjinin aktarımı, neden enerji dolaşımı değil de, enerji akışı olarak isimlendirilir?
2. EĞER ÖYLE İSE? Afrika'da Serengeti ovasında azot döngüsünü çalışıyorsunuz. Denemeniz sırasında, göç eden bir Afrika antilop sürüsü sizin çalışma bölgenizde otluyor. Çalışma bölgenizde antilop sürüsünün azot döngüsü üzerinde etkisini ölçmek için neyi bilmeniz gerekir?
3. BAĞLANTI KUR Kavram 8.1'de termodinamiğin ikinci yasasına ilişkin tartışmayı inceleyiniz (s.144). Bu fiziksel yasa, bir ekosistemin enerji kaynağının sürekli olarak neden yenilenmesi gerektiğini nasıl açıklar?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 55.2

Ekosistemlerde birincil üretimi enerji ve sınırlayıcı diğer faktörler denetler

Bölüm 1'de okuduğunuz gibi, enerji aktarımı konusu bütün biyolojik ilişkilerin temelini oluşturur. Ekosistemlerin çoğunda, belli bir zaman diliminde ototroflar tarafından kimyasal enerjiye dönüştürülen ışık enerjisi miktarı-organik bileşik yapısında- ekosistemin **birincil üretimidir**. Bu fotosentez ürünleri ekosistem metabolizması ve enerji akışı çalışmalarının çoğunda başlangıç noktasıdır. Sayfa 1218'deki genel bakışta açıklandığı gibi, kemoototrofların birincil üretici olduğu ekosistemlerde başlangıçta enerji girişi kimyasal olup, başlangıç ürünleri ise mikroorganizmalar tarafından sentezlenen organik bileşiklerdir.



► **Şekil 55.4 Bir ekosistemde enerji ve besin maddesi dinamiklerine genel bir bakış.** Enerji bir ekosisteme girer, ekosistemden akar ve daha sonra çıkar. Buna karşılık esas olarak ekosistem içerisinde döngüye girer. Bu genelleştirilmiş şemada, enerji (koyu turuncu oklar) güneşten ışın olarak girer, besin ağlarından kimyasal enerji aktarımı olarak hareket eder ve ısı olarak uzaya geri yansıtılır. Trofik düzeylerden besin maddelerinin aktarımlarının büyük bit kısmı (mavi oklar) döküntü oluşmasına neden olur. Daha sonra bu döküntüler birincil üreticilere geri döner.

Ekosistem Enerji Bütçeleri

Birincil üreticilerin çoğu enerjice zengin organik molekülleri sentezlemek için ışık enerjisini kullandıklarından, tüketiciler gereksinim duydukları organik yakıtları, Şekil 54.15'te görüldüğü gibi, besin zincirleri aracılığıyla ikinci elden (ya da hatta üç-ya da dördüncü elden) alırlar. Bu nedenle, fotosentetik üretimin toplam miktarı bütün ekosistemin enerji bütçesinde harcama sınırlarını belirler.

Küresel Enerji Bütçesi

Her gün, dünya atmosferi yaklaşık 10^{22} jul (1 J= 0.239 kal.) kadar bir güneş radyasyonu tarafından bombardıman edilmektedir. Bu miktar, 2009 yılında tüketilen enerji düzeylerinde, yaklaşık bütün insan populasyonunun enerji gereksinimini 25 yıllık bir süre sağlamaya yeter. Bölüm 52'de açıklandığı gibi, Dünya yüzeyine vuran güneş enerjisinin şiddeti, enlemelere bağlı olarak değişiklik gösterir. En fazla enerji girdisini tropikler alır. Güneşten gelen ışınların çoğu bulutlar ve atmosferdeki tozlar tarafından absorbe edilir, dağıtılır ya da yansıtılır. Sonunda Dünya yüzeyine ulaşan güneş ışını miktarı ekosistemlerin olası fotosentez çıktılarını sınırlandırır.

Dünya yüzeyine ulaşan güneş ışınının sadece az miktardaki bir kısmı fotosentezde kullanılır. Işınların çoğu buz ve toprak gibi fotosentez yapmayan maddelerin yüzeyine çarpar. Fotosentez yapabilen organizmalara ulaşan ışınların sadece belli dalga boyunda olanları fotosentetik pigmentler tarafından absorbe edilir (bakınız Şekil 10.9); geri kalanı geçirilir, yansıtılır ya da ısı olarak kaybolur. Bunun sonucunda, fotosentez yapan organizmalara ulaşan görünür ışığın yaklaşık sadece %1'i kimyasal enerjiye dönüştürülür. Bununla beraber, Dünya'daki birincil üreticiler her yıl 150 milyar ton (1.50×10^{14} kg) organik madde üretirler.

Brüt ve Net Üretim

Bir ekosistemdeki toplam net üretim ekosistemin **brüt birincil üretimi (GPP)** olarak bilinir- bir birim zamanda organik moleküllerdeki kimyasal enerjiye dönüştürülen ışık enerjisi miktarı (ya da kemoototrofik sistemlerde kimyasallar). Bu üretimin tamamı birincil üreticilerde organik madde olarak biriktirilmez. Çünkü birincil üreticiler bu moleküllerin bir kısmını kendi hücresel solunumları için kullanırlar. **Net birincil üretim (NPP)** toplam birincil üretimden, birincil üreticilerin kendi "ototrofik solunumları" (R_a) için kullandıkları enerji çıktıktan sonra geri kalan enerjiye eşittir:

$$NPP = GPP - R_a$$

Ortalama olarak NPP, GPP'un yaklaşık yarısıdır. Ekologlar için net birincil üretim kilit bir ölçüdür. Çünkü bu enerji, ekosistemdeki tüketicilerin kullanabilecekleri birikmiş kimyasal enerjiyi gösterir.

Net birincil üretim, birim alanda birim zamandaki enerji (J/m^2.yıl) ya da birim alana birim zamanda eklenen biyokütle (g/m^2.yıl) olarak gösterilebilir. (Biyokütlenin genellikle kuru organik madde olarak ifade edildiğini not ediniz.) Bir ekosistemdeki NPP fotosentez yapan ototrofların, toplam ürün olarak isimlendirilen, toplam biyokütlesi ile karıştırılmamalıdır. Net birincil üretim belli bir zaman diliminde eklenen yeni biyokütle miktarıdır. Her ne kadar ormanların mevcut ürünleri fazla ise de, ormanların net birincil üretimi bazı çayırlarınkinden daha düşüktür; çayırlar ormanlar kadar biyokütle biriktiremezler. Çünkü hayvanlar bu bitkileri hızla tüketirler ve çimenler ile otsu bitkiler ağaçlardan daha hızlı ayrışırlar.

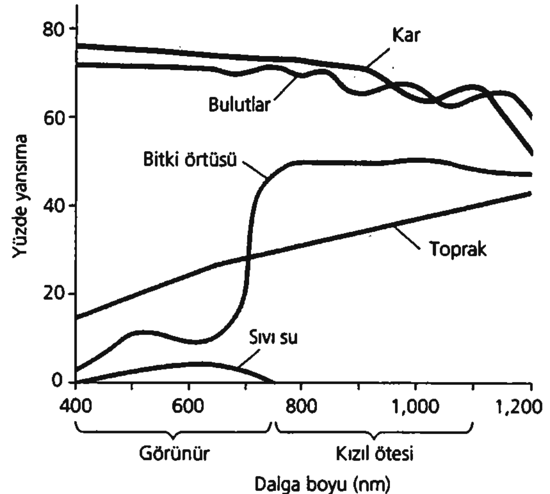
Uydular küresel birincil üretim araştırmalarında kuvvetli araçtırlar (**Şekil 55.5**). Uydu verilerinden üretilen görüntüler farklı ekosistemlerin net birincil üretim açısından büyük değişiklik gösterdiklerini ortaya çıkarmıştır. En verimli karasal ekosistemler arasında olan tropik yağmur ormanları, gezegenimizde net birincil üretimin en büyük bölümünü oluştururlar. Haliçler ve mercan resiflerinde de net birincil üretim çok yüksek olmakla birlikte, bu ekosistemlerin küresel olarak toplam net üretime yaptıkları katkı küçüktür. Çünkü bu ekosistemler tropik yağmur ormanlarının kapladığı yüzey alanının sadece onda biri kadardırlar. Bunun aksine, okyanuslar nispeten verimsizdirler (**Şekil 55.6**). Okyanusların geniş yü-

▼ **Şekil 55.5** **ARAŞTIRMA YÖNTEMİ**

Uydularla Birincil Üretimin Belirlenmesi

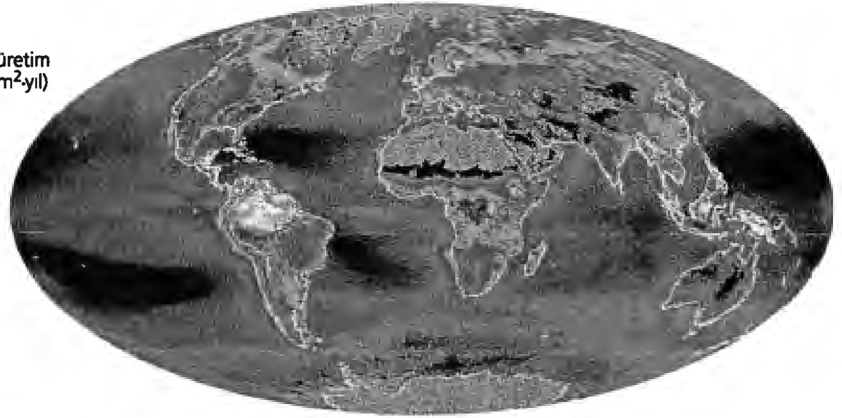
UYGULAMA Klorofil görünür ışığı yakaladığından (bakınız Şekil 10.9), fotosentetik organizmalar kızıl ötesi dalga boyuna göre, görünür dalga boyunda (yaklaşık 380-750 nm), (750-1,100nm) daha fazla ışık absorblarlar. Bilim insanları uyduları kullanarak, absorbsiyondaki bu farklılığı, yeryüzünün farklı bölgelerinde fotosentez hızının ölçülmesinde kullanırlar.

TEKNİK Uyduların çoğu "gördüklerini" belirlerler. Bunu, onlara geri yansıtılan dalga boylarının oranını karşılaştırarak yaparlar. Bitki örtüsü, görünür ışına göre, kızıl ötesi ışını daha fazla yansıtır. Bitki örtüsünün oluşturduğu bu yansıtma bulut, toprak ve sıvı haldeki suyunkinden çok farklıdır.



BULGULAR Bilim insanları uydulardan elde ettikleri verileri, Şekil 55.6'daki gibi, birincil üretim haritalarının yapımında kullanırlar.





▶ **Şekil 55.6 Küresel net üretim.** Bu harita, bitki örtüsünce absorblanan güneş ışığı miktarı gibi, uydular tarafından toplanan verilere dayanmaktadır. Tropik karasal alanların en yüksek üretim oranlarına sahip olduklarına dikkat ediniz (haritada sarı ve kırmızı).

? *Bu küresel harita sulak alanlar, mercan resifleri ve kıyısal bölgeler gibi, oldukça verimli bazı habitatların oransal önemini gerçek olarak yansıtmakta mıdır? Açıklayınız.*

zey alanı, birlikte, küresel net birincil üretime karasal ekosistemler kadar katkı yaptıkları anlamına gelir.

Net birincil üretim, belli bir zaman diliminde yeni katılan biyokütle miktarı olarak belirtilmesine karşın, **net ekosistem üretimi (NEP)** o süre içerisinde *toplam biyokütle birikiminin* bir ölçüsüdür. Net ekosistem üretimi, toplam birincil üretimden sistemdeki bütün organizmaların (R_T) toplam solunumları çıkarıldıktan sonra elde edilen değer olarak tanımlanır- NPP için hesaplanırken olduğu gibi sadece birincil üreticilerinki değil, fakat ayrıştırıcılar ve diğer heterotroflar da dahil edilirler:

$$NEP = GPP - R_T$$

NEP ekologlar için kullanışlıdır. Çünkü bir ekosistemin zamanla karbon kazandığını mı yoksa kaybettiğini mi belirler. Bir orman pozitif bir NPP'ye sahip olabilir, fakat eğer heterotrofların CO_2 serbest bırakma hızları, birincil üreticilerin CO_2'i organik bileşiklere bağlama hızını aşarsa, orman karbon kaybetmeye devam eder.

NEP'i hesaplamanın en yaygın yolu ekosistemlere giren ya da çıkan CO_2 ya da O_2'nin net akışını ölçmektir. Eğer yapraklara daha fazla CO_2 girerse, sistem karbon biriktirir. Çünkü O_2 çıkışı doğrudan fotosentez ve solunum ile eşleştiğinden (bakınız Şekil 9.2), O_2 çıkaran bir sistem de karbon biriktirir. Ekologlar karalarda, tipik olarak sadece ekosistemlerden net CO_2 akışını ölçerler; atmosferdeki büyük O_2 havuzunda O_2'deki küçük değişiklikleri ölçmek zordur. Okyanuslarda, araştırıcılar her iki yaklaşımı kullanırlar. O_2 ölçümlerini kullanan yeni bir deniz araştırmasında, açık okyanusun büyük bir bölümünü örten besin maddesince fakir bazı sularda şaşırtan bir biçimde yüksek NEP ölçülmüştür (**Şekil 55.7**). Bu sonuç, biyologları okyanuslarda bölgesel ve küresel verimliliği yeniden değerlendirmelerine ve denizlerde üretimi kısıtlayan faktörleri araştırmaya sürüklemiştir.

Ekosistemlerde üretimi ne sınırlandırmaktadır? Bu soruyu başka bir şekilde sorarsak, belli bir ekosistemde üretimi artırmak için hangi faktörleri değiştirmeliyiz? Bu soruyu ilk olarak sucul ekosistemler için yanıtlayacağız.

▼ Şekil 55.7

ETKİ

Okyanuslarda Üretim

Dünya okyanuslarının büyük bir kısmını oluşturan düşük besin maddeli bölgelerde net ekosistem verimliliğini (NEP) ölçmek zordur. Birincil üretim ve toplam solunum oranları (hızları) düşüktür ve onlar arasındaki fark-NEP- hatta da düşüktür. Prensipte, bilim insanları NEP'i sudaki O_2 miktarını ölçerek hesaplayabilirler. Böyle olsa da, son yıllara kadar, gerekli verileri elde etme yoluna sahip olamamışlardır. Fakat 2008'de, araştırıcılar şamandıralara takılan yüksek çözünürlüklü sensorlar (algılayıcılar) kullanarak Pasifik okyanusunun kısımlarında NEP'i ölçebilmişlerdir. Şamandıralar yaklaşık 1,000 m derinliğe "bırakılmışlar" ve daha sonra 9 gün sürüklendikten sonra, otomatik olarak yüzeye çıkmışlardır. Bu sırada yukarıya çıktıkça O_2 konsantrasyonlarını ölçmüşlerdir. Toplamda, araştırıcılar üç yıllık bir çalışmada ortalama 25g C/m^2'lik bir NEP gözlemişlerdir.



NEDEN ÖNEMLİ Okyanusların geniş bölgelerinde fitoplankton topluluklarının bilim insanlarının birkaç yıl öncesine kadar düşündüklerinden daha verimlidir. Biyologlar Dünyadaki karbon döngüsü ve dünyanın çevresinde denizlerde üretimi neyin sınırlandırdığı konusunda yeni bir anlayış kazanmışlardır.

İLAVE OKUMA S.C. Riser and K.S. Johnson, Net production of oxygen in the supratropical ocean, Nature 451:323-325 (2008)

BAĞLANTI KUR Sucul ekosistemlerde üreticiler olarak fotosentetik birhücrelilerin rolü ile ilgili kavram 28.7 (s. 597)'de tartışmayı inceleyiniz. Kullanılabilir ışığın yanında, okyanuslarda hangi faktörlerin birincil üretimi sınırlandırması olasıdır?

Sucul Ekosistemlerde Birincil Üretim

Sucul ekosistemlerde (deniz ve tatlısu), hem ışık ve hem de besin maddeleri birincil üretimin kontrol edilmesinde önemlidir.

Işığın Sınırlandırıcı Etkisi

Fotosentezin güneş ışığı ile gerçekleştiği göz önüne alındığında, okyanuslarda birincil üretimin kontrol edilmesinde ışığın anahtar bir değişken olduğu beklenebilir. Gerçekten, ışığın giriş derinliği bir okyanus ya da gölün fotik zonunda birincil üretimi etkiler (bakınız Şekil 52.13). Güneş ışınlarının yaklaşık yarısı suyun ilk 15 metresinde absorbe edilir. "Temiz" suda bile, ışınların sadece %5-10'u 75 m'lik bir derinliğe ulaşabilir.

Eğer ışık okyanusta birincil üretimi sınırlandıran başlıca değişken olsaydı, kutuplardan başlayarak ışığı en şiddetli alan ekvatora doğru, üretimin bir gradiyent boyunca artması gerekirdi. Fakat, Şekil 55.6'da böyle bir gradiyent bulunmadığı görülecektir. Okyanuslarda diğer bir faktörün birincil üretimi çok etkilemesi gerekir.

Besin Maddelerinin Sınırlayıcı Etkileri

Besin maddeleri okyanusların ve göllerin çoğunda, birincil üretimi ışıktan daha fazla sınırlandırır. Azot ya da fosfor, denizlerde üretimi en fazla etkileyen besin maddeleridir. Bu besin maddelerinin konsantrasyonu, fitoplanktonlar tarafından hızla alınmaları ve döküntünün çökelme eğiliminde olması nedeniyle tipik olarak fotik zonda düşüktür.

Şekil 55.8'de ayrıntılı gösterildiği gibi, besin maddesi zenginleştirme deneyleri, azotun New York'taki, Uzun Ada'nın güney kıyılarında fitoplankton büyümesini sınırlandırdığını doğrulamıştır. Bu çalışmanın pratikteki uygulamalarından biri, alg "patlamalarının" önlenmesi olmuştur. Alg patlamasına fitoplanktonları gübreleyen, yüzey akışı ile aşırı azot girişi neden olmaktadır. Bu araştırmadan önce, okyanusta alg patlamalarına fosfat kirliliğinin neden olduğu düşünülmüştü, fakat tek başına fosfatların ortadan kaldırılması, azot kirlenmesi de kontrol altına alınmadığı takdirde yardımcı olamaz.

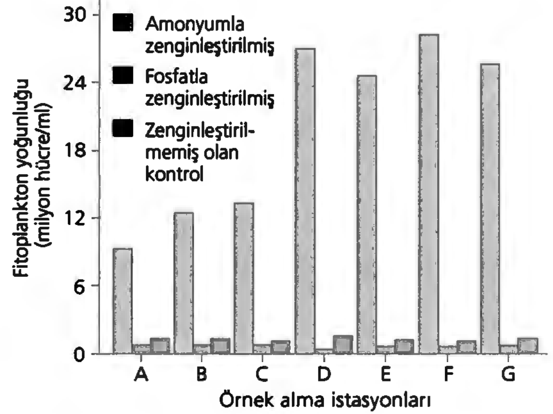
Sucul üretim sadece azot ve fosfor gibi makrobesin maddelerince sınırlandırılmaz. Okyanusun bazı büyük alanlarında azot konsantrasyonu yeterince yüksek olmasına karşın fitoplankton yoğunluğu düşüktür. Atlantik Okyanusundaki Sargasso Denizi fitoplankton yoğunluğunun az olması nedeniyle dünyadaki en berrak sulara sahiptir. Besin maddesi zenginleştirme denemeleri bir mikrobesleyici olan demirin bu bölgede birincil üretimi sınırlandırdığını göstermiştir (**Tablo 55.1**). Demirin büyük bir bölümü rüzgarların taşıdığı tozlarla karalardan okyanuslara girer, fakat bir bütün olarak okyanuslarla karşılaştırıldığında, bu ve diğer bazı bölgelerde nispeten azdır.

Bazı okyanus ekosistemlerinde demirin, üretimi sınırlandırdığının bulunması, deniz ekologlarını Pasifik Okyanusu'nda daha geniş ölçekli okyanus gübreleme denemeleri yapmalarını sağlamıştır. Bu araştırma aynı zamanda okyanusu gübrelemenin bir sera gazı olan CO_2'i de uzaklaştırmak için bir araç olduğunu da göstermiştir. Bir çalışmada, araştırıcılar okyanusun 72 km^2'lik bir kısmına çözünmüş

▼ **Şekil 55.8** SORGULAMA

Uzun Ada kıyıları boyunca fitoplankton üretimini hangi besin maddeleri sınırlar?

DENEY Moriches Körfezi yakınlarında yoğunlaşmış olan ördek çiftliklerinden gelen kirlilik, New York'taki Uzun Ada kıyılarına hem azot ve hem de fosfor ilave etmektedir. Wood Hole Denizbilim Enstitüsünden Jhon Ryther ve William Dunstan, hangi mineral besin maddesinin bu alandaki fitoplankton gelişimini sınırladığını belirlemek için, birkaç istasyondan (A-G olarak tanımlanmış) almış oldukları olduğu deniz suyundan bir fitoplankton türü olan *Nannochloris atomus*'u elde edip kültüre aldılar. Onlar, bu kültürlerin bazılarına amonyum (NH_4^+) ya da fosfat (PO_4^{3-}) ilave ettiler.



BULGULAR Amonyumun ilave edilmesi, kültürlerde çok yoğun biçimde fitoplankton gelişmesine neden oldu, fakat fosfat ilavesi buna yol açmadı.

SONUÇ Fosfor ilavesinden sonra fosforla zenginlenmiş olan ortamda *Nannochloris* gelişiminde bir artış olmazken azot eklendiğinde fitoplankton yoğunluğu çarpıcı biçimde artışın görülmüş olması, araştırıcıları, bu ekosistemde fitoplankton gelişimini sınırlayan mineral besin maddesinin azot olduğunu sonucuna götürmüştür.

KAYNAK J. H. Ryther and W. M. Dunstan, Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment, *Science* 171:1008–1013 (1971).

EĞER ÖYLE İSE? Eğer yeni ördek çiftlikleri, sudaki kirlilik miktarını önemli ölçüde artırdıysa, bu deneyin sonuçlarının neyi değiştirmesini beklersiniz? Cevabınızı açıklayınız.

Tablo 55.1 Sargasso Denizi Örneklerinde Mineral Besin Maddelerince Zenginleştirme Deneyi

Deney Kültürüne Besin Maddelerinin Eklenmesi	Kültürler* Tarafından ^{14}C'nin Göreceli Alınımı
Yok (kontroller)	1.00
Azot (N) + fosfor (P)	1.10
N + P + metaller (demir hariç)	1.08
N + P + metaller (demir dahil)	12.90
N + P + demir	12.00

*^{14}Kültürler tarafından 14C'ün alınması, birincil üretimi ölçer.

Kaynak: D. W. Menzel and J. H. Ryther, Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron, *Deep Sea Research* 7:276–281 (1961).

demir tuzları serpiştirmişler ve yedi günlük bir dönemde fitoplankton yoğunluğundaki değişimi ölçmüşlerdir. Sudaki klorofil konsantrasyonundaki artışın da gösterdiği gibi, yoğun bir fitoplankton patlaması gözlenmiştir. İlave demir katılması atmosferdeki azotu fikse eden siyanobakterilerin büyümesini teşvik etmiş (bakınız Bölüm 27), fazladan azot ise fitoplankton çoğalmasını teşvik etmiştir.

Karbon dioksitin havadan uzaklaştırılmasını sağlayan bir araç olarak demir gübrelemesi yapılması tartışmalıdır. Demir gübrelemesi denemeleri sonucunda, organik karbonun derin okyanus sularına ve sedimanlara çöktüğüne ilişkin az kanıt vardır. Bunun yerine, sığ sularda ikincil tüketiciler ve ayrıştırıcılar tarafından döngüye sokulma eğilimindedir. Aynı zamanda ekologlar deniz komüniteleri üzerinde geniş ölçekli gübrelemenin etkilerinden endişelenmektedirler. Bu nedenle, demir gübrelemesinin kısa sürede herhangi bir zamanda uygulanması pek mümkün gözükmemektedir.

Derin, besin maddesince zengin suların okyanus yüzeyine çıktığı bölgelerde verimlilik alışılmadık bir biçimde yüksektir. Bu gerçek, denizlerde birincil verimliliği besin maddesi kullanılabilirliğinin belirlediği şeklindeki hipotezi desteklemektedir. Alttaki suların yüzeye çıkması, denizlerde besin zincirinin temelini oluşturan fitoplanktonların büyümesini teşvik ettiğinden, bu tür bölgeler oldukça verimli, özgün ekosistemlere ev sahipliği yapmalarının yanında, başlıca balıkçılık alanlarıdır. Ekvator boyunca, Güney Okyanus (aynı zamanda Antarktik Okyanusu olarak da isimlendirilir) ve Peru'nun, Kaliforniya'nın ve Afrika'nın bazı kısımlarında alttaki suyun yüzeye ulaştığı büyük su karışım bölgeleri vardır.

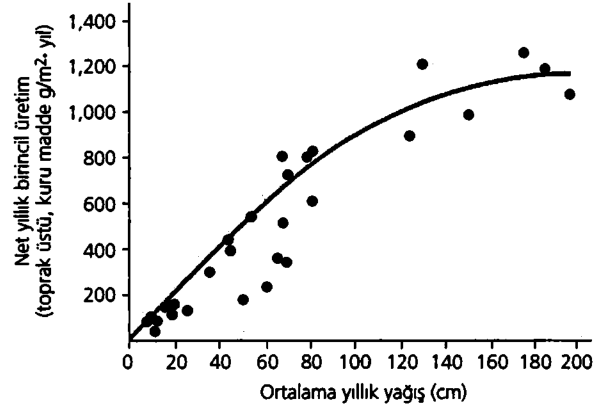
Besin maddesi sınırlandırması, tatlısu göllerinde de yaygındır. 1970'lerde, bilim insanları çiftliklerden ve çimenliklerden akan lağım suyu ve gübrenin göllere bol miktarda besin maddesi girişine neden olduğunu göstermiştir. Siyanobakteriler ve algler bu eklenen besin maddelerine hızla yanıt verirler. Bunun sonucunda sudaki oksijen ve berraklık azalır. **Ötrofikasyon** (Yunanca *eutrophos*, iyi beslenmiş anlamındadır) olarak bilinen bu ekolojik süreç göllerden pek çok balık türünün kaybına neden olur (bakınız Şekil 52.16).

Ötrofikasyonun kontrol edilebilmesi için, hangi besin maddesinin kirlenmeye neden olduğunun bilinmesi gerekir. Azot, göllerde verimliliği nadiren sınırlandırırken, gölün tamamında yapılan bir dizi deneme kullanılabilir fosforun siyanobakterilerin büyümesini sınırlandırdığını göstermiştir. Bu ve diğer ekolojik araştırmalar fosfat içermeyen deterjanların kullanımının ve su kalitesi ile ilgili diğer reformların önünü açmıştır.

Karasal Ekosistemlerde Birincil Üretim

Bölgesel ve küresel ölçekte, sıcaklık ve nem, karasal ekosistemlerde verimliliği kontrol eden ana faktörlerdir. Bitki büyümesini artıran, sıcak ve nemli koşullara sahip tropik yağmur ormanları, bütün karasal ekosistemler arasında en verimli olanlarıdır (bakınız Şekil 55.6). Bunun aksine, genel olarak çöller gibi sıcak ve kurak ve de arktik tundra gibi soğuk ve kurak sistemlerde verimlilik düşüktür. Ilıman iklime ve orta verimlilikte olan ılıman orman ve çayır ekosistemleri bu iki ucun arasında yer alır.

Nem ve sıcaklık gibi iklim değişkenleri karasal ekosistemlerde NPP'nin öngörülmesinde çok yarayışlıdır. **Şekil 55.9**'da,



▲ **Şekil 55.9 Karasal ekosistemlerde net birincil üretim ve yıllık yağış arasındaki küresel bir ilişki.**

NPP ve yıllık yağışla ilgili grafiğin de gösterdiği gibi, birincil üretim daha nemli ekosistemlerde daha fazladır. Yıllık yağış ile birlikte, kullanışlı diğer bir gösterge gerçek evapotranspirasyondur. *Gerçek evapotranspirasyon* bitkiler tarafından transpirasyonla ve doğadan evaporasyonla çıkan toplam su miktarıdır. Evapotranspirasyon, sıcaklık ve evaporasyon ve de transpirasyonu yürüten kullanılabilir güneş enerjisi miktarı ile artar.

Besin maddelerinin Neden Olduğu Kısıtlamalar ve Bu Kısıtlamaları Azaltan Adaptasyonlar

EVRİM Topraktaki mineral besin maddeleri, aynı zamanda, karasal ekosistemlerde birincil üretimi sınırlandırır. Sucul ekosistemlerde olduğu gibi, azot ve fosfor karasal üretimi en fazla sınırlandıran besin maddeleridir. Küresel olarak, bitki büyümesini en fazla azot sınırlandırır. Fosforun neden olduğu sınırlandırmalar ise, pek çok tropik ekosistemde olduğu gibi, fosfat moleküllerinin sudan süzülerek uzaklaştığı daha yaşlı topraklarda yaygındır. Ayrıca, bazik pH'lı çöllerde ve diğer ekosistemlerde kullanılabilir fosfor miktarı düşüktür. Bu tür ekosistemlerde fosforun bir kısmı çökeldiği için bitkiler tarafından kullanılamaz. Kıt olsa bile, sınırlandırıcı olmayan bir besin maddesinin ilavesi üretimi arttırmaz. Bunun aksine, sınırlandırıcı bir besin maddesinin katılması, diğer bazı besin maddeleri sınırlandırıcı oluncaya değin, üretimi artırır.

Bitkilerde sınırlandırıcı besin maddelerinin alınımını artırabilen çeşitli adaptasyonlar gelişmiştir. Bitki kökleri ve azot fikse eden bakteriler arasındaki simbiyoz, daha önce görmüş olduğunuz önemli mutualizm örneklerinden biridir. Mikorizal birlikler, diğer önemli bir mutualizm örneğidir. Bu birlikler, bitki kökleri ve fosfor ve de diğer sınırlandırıcı elementleri bitkilere sağlayan funguslar arasında oluşturulur (bakınız Bölüm 36 ve 37). Bitkiler köklerin temas ettiği toprak yüzeyini artıran kök tüyleri ve diğer anatomik özelliklere sahiptir (bakınız Bölüm 35). Aynı zamanda, bitkiler toprağa enzimler ve diğer maddeleri bırakırlar. Bu maddeler sınırlandırıcı olan besin maddelerinin kullanılabilirliklerini artırır; daha büyük molekülerden bir fosfatı koparan fosfatazlar

ve demir gibi mikrobesinlerin topraktaki çözünürlüğünü arttıran şelatlayıcı ajanlar böyle maddelerdir.

Karasal ekosistemlerde birincil üretim üzerindeki besin maddelerinin etkisi ile ilgili çalışmaların tarımda uygulamaları bulunmaktadır. Çiftçiler yöresel toprak ve ürüne göre besin maddelerini dengeli kullanarak ürün miktarını en üst düzeye çıkarırlar. Sınırlandırıcı besin maddeleri ile ilgili bu bilgiler Dünya üzerinde milyarlarca insanın beslenmesine yardım etmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 55.2

1. Dünya atmosferine çarpan güneş enerjisinin neden sadece küçük bir bölümü birincil üreticiler tarafından biriktirilir?
2. Ekologlar deneysel olarak bir ekosistemdeki birincil üretimi sınırlandıran faktörü nasıl belirleyebilirler?
3. BAĞLANTI KUR Kavram 10.3 (ss.198-199) fotosentezde Calvin döngüsünü açıklamaktadır. Birincil üretimi en çok sınırlandıran besin maddeleri olan azot ve fosforun Calvin döngüsünün sürmesi için neden gerekli olduklarını açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

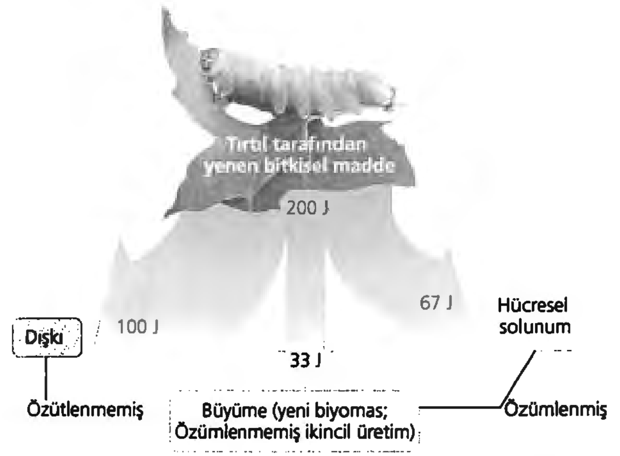
KAVRAM 55.3

Enerji trofik düzeyler arasında sadece %10'luk bir verimlilikle aktarılır

Bir ekosistemde, tüketiciler tarafından belli bir dönemde, yeni biyokütleye dönüştürülen kimyasal enerji miktarı **ikincil üretim** olarak isimlendirilir. Organik maddenin birincil üreticilerden birincil tüketiciler olan herbivorlara aktarıldığını düşünün. Ekosistemlerin çoğunda, herbivorlar üretilen bitkisel maddenin sadece küçük bir kısmını yer; herbivorlar toplam bitkisel üretimin yaklaşık sadece altıda birini tüketirler. Bundan başka, yedikleri bütün bitkisel maddeyi sindiremezler. Bunu bir hayvan çiftliğinden geçen herhangi bir kimse kolaylıkla görebilir. Bir ekosistemdeki üretimin büyük çoğunluğu sonuçta detritivorlar (döküntü yiyiciler) tarafından tüketilir. Enerji aktarımı ve döngüsünü daha yakından inceleyelim.

Üretimin Verimliliği

İlk olarak ikincil üretimi tek bir organizmada-tırtıl- inceleyeceğiz. Bir tırtıl bir bitkinin yaprağı üzerinde beslendiğinde, ikincil üretim için, 200 J'luk (48 kal) enerjinin sadece 33 J'luk kısmını ya da o yapraktaki potansiyel enerjinin altıda birini kullanılır (**Şekil 55.10**). Tırtıl, kalan enerjinin bir kısmını (organik bileşiklerde birikmiş olan) hücresel solunum için kullanırken, son kalanını da dışkısına geçirir. Dışkılardaki enerji geçici olarak ekosistemde kalır, fakat dışkı detritivorlar tarafından tüketildikten sonra enerjinin çoğu ısı olarak kaybolur. Tırtılın solunumu için kullanılan enerji en sonunda ekosistemden ısı olarak kaybolur. Bu durum, enerjinin ekosistemlerde döngüye girdiğinin değil, aktığının söylenmesinin nedenidir. Sadece, büyüme ya da yavruların üretimi yoluyla herbivorlar tarafından biyokütle olarak biriktirilen kimyasal enerji ikincil tüketiciler tarafından besin olarak kullanılabilir.



▲ **Şekil 55.10 Bir besin zincirinde enerjinin aktarılması.** Aslında, tırtılın besinin %17'sinden daha azı ikincil üretim olarak kullanılır (büyüme).

Aşağıdaki denklemi kullanarak enerji dönüştürücüleri olarak hayvanların verimliliğini ölçebiliriz:

$$\text{Üretim verimliliği} = \frac{\text{Net ikincil üretim} \times \%100}{\text{Birincil üretimin özümlenmesi}}$$

Net ikincil üretim, büyüme ve üreme tarafından temsil edilen ve biyokütlede biriktirilmiş enerjidir. Özümleme (asimilasyon), dışkıda kaybolan hariç, içeri alınan, büyüme, üreme ve solunum için kullanılan toplam enerjiden oluşur. Bu nedenle, **üretim verimliliği** solunumda kullanılan *değil*, özümlenmiş besinde biriktirilmiş enerji yüzdesidir. Şekil 55.10'daki tırtılın üretim verimliliği %33'tür; özümlenmiş 100 J'luk enerjinin 67 J'luk kısmı solunum için kullanılmaktadır. (Dışkıda sindirilmemiş madde cinsinden kaybedilen 100 J'luk enerji özümleme olarak sayılamaz.) Kuşlar ve memelilerin üretim verimlilikleri tipik olarak düşüktür. Enerjinin büyük bir kısmını yüksek vücut sıcaklıklarını korumada kullandıklarından, bu hayvanların üretim verimlilikleri %1-3'tür. Ektoterm olan balıkların (bakınız bölüm 40) üretim verimlilikleri yaklaşık %10'dur. Böcekler ve mikroorganizmalar daha da verimlidirler. Bu canlılarda üretim verimliliği %40 ya da daha fazladır.

Trofik Verimlilik ve Ekolojik Piramitler

Şimdi, bireysel tüketicilerin üretim verimliliklerinden trofik düzeyler aracılığıyla enerji akışına geçelim.

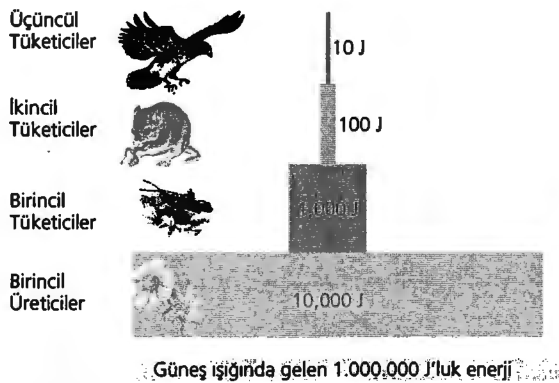
Trofik verimlilik bir trofik düzeyden diğerine aktarılan üretim yüzdesidir. Trofik verimliliklerin her zaman üretim verimliliklerinden daha düşük olması gerekir. Çünkü trofik verimlilikte sadece solunumda oluşan enerji kaybı ve dışkıdaki değil, aynı zamanda bir sonraki trofik düzey tara-

fından tüketilmeyen, daha aşağıdaki bir trofik düzeydeki organik maddedeki enerji dikkate alınır. Trofik verimlilikler genel olarak sadece %10 olup, ekosistem tipine bağlı olarak, yaklaşık %5 ile %20 aralığında değişir. Başka bir deyişle, bir trofik düzeydeki kullanılabilir enerjinin %90'ı bir sonrakine aktarılmaz. Bu kayıp besin zinciri uzadıkça artar. Örneğin, eğer kullanılabilir enerjinin %10'u birincil üreticilerden tırtıllar gibi birincil tüketicilere aktarılırsa ve aktarılan bu enerjinin %10'u karnivorlar olarak isimlendirilen ikincil tüketicilere geçirilirse, net birincil üretimin sadece %1'i ikincil tüketiciler tarafından kullanılabilir (%10'un %10'u).

Bir besin zincirinde enerjinin giderek yok olması bir ekosistemin destekleyebildiği üst düzeydeki karnivorların bolluğu üzerinde büyük bir sınırlandırıcı etki yapar. Bir besin zincirinde, fotosentez ile fikse edilen kimyasal enerinin sadece yaklaşık %0.1'i bir yılan ya da bir köpekbalığı gibi üçüncül tüketicilere akabilir (bakınız Bölüm 54).

Bir besin zincirinde her bir aktarımda enerjinin kaybı bir *net üretim piramidi* ile gösterilebilir. Net üretim piramidinde trofik düzeyler sıralı düzenlenmiştir **(Şekil 55.11)**. Her bir sıranın genişliği her bir trofik düzeyin net üretimi ile uyumlu olup, jul olarak ifade edilir. Üst düzey avcıları temsil eden en üst düzeyde oransal olarak az sayıda birey yer alır. Üst avcı türlerinin populasyonlarının özgün olarak küçük oluşu, bu türlerin yok olma tehlikesiyle karşı karşıya olmalarının bir nedenidir (Bölüm 23'te tartışıldığı gibi, populasyon büyüklüğünün küçük olmasının evrimsel sonuçlarının yanında).

Trofik verimliliklerin düşük oluşunun önemli sonuçlarından biri, bir biyokütle piramidinde görülür. Bir biyokütle piramidinde her bir kademe, bir trofik düzeydeki mevcut ürünü (bütün organizmaların toplam kuru maddesi) temsil eder. Biyokütle piramitlerinin çoğu tabanda birincil üreticilerden tepedeki üst düzeydeki karnivorlara gidildikçe daralır. Çünkü trofik düzeyler arasındaki enerji aktarımları çok yetersizdir **(Şekil 55.12a)**. Bununla birlikte, bazı sucul ekosistemlerde biyokütle piramitleri tersine dönmüştür: Birincil tüketiciler üreticilere ağır basar **(Şekil 55.12b)**. Bu şekilde



▲ **Şekil 55.11 İdeal bir net üretim piramidi.** Bu örnekte besin zincirinde her bir bağlantının trofik verimliliği %10 olarak varsayılmıştır. Birincil üreticilerin, net birincil üretim için kullanabildikleri enerjinin yaklaşık sadece %1'ini dönüştürebildiklerine dikkat ediniz.

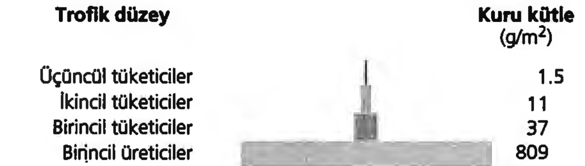
tersine dönmüş biyokütle piramitlerinin ortaya çıkış nedeni, üreticilerin-fitoplanktonlar-büyük bir populasyon büyüklüğüne ya da mevcut ürüne ulaşmadan, hızla büyümesi, üremesi ve zooplanktonlar tarafından hızla tüketilmesidir. Başka bir deyişle, fitoplanktonların **yenilenme süresi** kısadır. Bu, üretimleri ile karşılaştırıldığında, fitoplanktonların sahip oldukları mevcut ürünün düşük olduğunu gösterir:

$$\text{Yenilenme süresi} = \frac{\text{Mevcut ürün (g/m}^2\text{)}}{\text{Üretim (g/m}^2\text{.gün)}}$$

Fitoplanktonlar sürekli olarak böylesi büyük bir hızda biyokütlelerini yenilediklerinden, kendi ürettikleri biyokütleden daha fazla zooplankton biyokütlesini destekleyebilir. Buna karşılık, fitoplanktonun üretimi zooplanktonunkinden çok daha fazla olduğundan, bu ekosistemin *üretim* piramidinin tabanı, Şekil 55.11'de görüldüğü gibi hala daha geniştir.

Ekosistemlerde enerji akış dinamiğinin insanlar açısından önemli sonuçları vardır. Et tüketimi, fotosentezle üretilen besinlerin vücuda alınmasının oransal olarak verimsiz bir yoludur. Bir insanın protein almak için yiyebildiği eşit miktardaki soya fasulyesi ile bir sığır beslendiğinde, yaklaşık sadece 70 gr'lık bir sığır eti ya da daha azı üretilmektedir. Aslında dünya genelinde tarım çok daha fazla insanı besleyebilir ve bütün insanlar daha verimli beslendikleri takdirde- bitkisel madde yiyen birincil tüketiciler gibi- daha az toprağa gereksinim duyulur. Dolayısıyla, Dünya'nın insan taşıma kapasitesine ilişkin hesaplamalar (bakınız Bölüm 53) büyük ölçüde beslenme şeklimize ve her birimizin kullandığı kaynaklara bağlıdır.

Bundan sonraki kısımda, besin zincirlerinde besin maddesi ve enerji aktarımının ekosistemlerde kimyasal döngülerin daha büyük resminin bir kısmı olduğunu göreceğiz.



(a) Biyokütle piramitlerinin çoğunda giderek yükselen trofik düzeylerin biyokütlesinde kesin bir azalma görülür. Bu veriler Florida'daki bir bataklıktan alınmıştır



(b) İngiliz kanalı gibi bazı sucul ekosistemlerde, birincil üreticiler (fitoplanktonlar) tarafından üretilen az miktardaki mevcut ürün birincil tüketiciler (zooplankton) tarafından üretilen büyük miktardaki mevcut ürünü destekler.

▲ **Şekil 55.12 Biyokütle (mevcut ürün) piramitleri.** Rakamlar her bir trofik düzeydeki bütün organizmaların kuru kütlesini belirtmektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 55.3

1. Eğer 100 J'luk bir enerji içeren bitki tohumlarını yiyen bir böcek o enerjinin 30 J'luk kısmını solunumda kullanır ve 50 J'luk kısmını ise dışkısıyla atarsa, bu böceğin net ikincil üretimi ne kadar olur? Üretim verimliliği nedir?
2. Tütün yaprakları, bitki tarafından üretimi enerjetik olarak pahalı olan zehirli bir madde olan nikotin içerir. Bir bitki kaynaklarından bir kısmını nikotin üretmek için kullanmasının bitkiye sağladığı avantaj ne olabilir?
3. **BAĞLANTI KUR** Şekil 40.20'de dört hayvanın oransal enerji bütçeleri gösterilmiştir. Şekil 55.10'da verilen tırtılın enerji harcaması Şekil 40.20'de resmi gösterilen kadınınkinden farklı olmasını sağlayan bazı yollar nelerdir?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

KAVRAM 55.4

Biyolojik ve jeokimyasal süreçler, ekosistemlerdeki besin maddesi ve su döngüsünü gerçekleştirir

Her ne kadar ekosistemlerin çoğu bol miktarda enerji alırsa da, kimyasal, elementler sadece sınırlı miktarlarda bulunur. Bu nedenle Dünya'daki yaşam gerekli kimyasal elementlerin dolaşımına bağlıdır. Bir organizmanın kimyasal stokları, besin maddeleri özümlendikçe ve atıklar verildikçe sürekli olarak yenilenir. Organizmalar öldüklerinde, karmaşık moleküllerindeki atomlar ayrıştırıcıların etkisiyle daha basit bileşikler şeklinde atmosfere, suya ve toprağa geri döner. Parçalanma, bitkilerin ve diğer ototrofların yeni organik madde yapımında kullandıkları inorganik besin maddeleri havuzlarının yenilenmesini sağlar. Besin maddelerinin döngüleri hem biyotik ve hem de abiyotik bileşenleri içerdiğinden, **biyojeokimyasal döngüler** olarak isimlendirilirler.

Biyojeokimyasal Döngüler

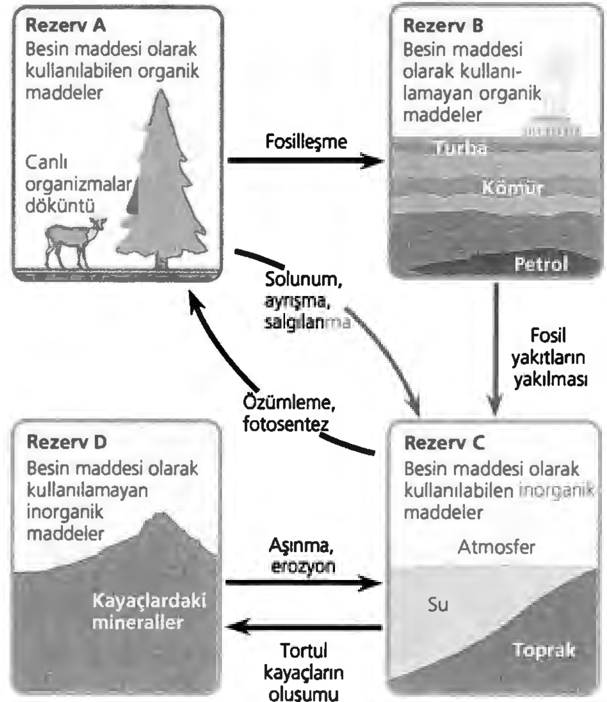
Bir biyojeokimyasal döngüde bir elementin özel rolü o elemente ve ekosistemin trofik yapısına bağlıdır. Bununla birlikte, biyojeokimyasal döngüler kolaylık olması açısından, küresel ve yerel olmak üzere, başlıca iki sınıfta toplanabilir: Karbon, oksijen, kükürt ve azotun gaz halindeki formları atmosferde oluşabilir ve bu elementlerin döngüleri önemli ölçüde küreseldir. Örneğin, bir bitkinin CO_2 olarak kazandığı karbon ve oksijen atomlarının bir kısmı uzak bir yerde bir organizmanın solunumu sonucunda atmosfere verilebilir. Her ne kadar toz ile taşınırlarsa da, fosfor, potasyum ve kalsiyum dahil, diğer elementler dünya yüzeyinde gaz formunda oluşamayacak kadar ağırdır. Karasal ekosistemlerde, bu elementler bitki kökleri tarafından topraktan absorbe edildikten sonra, en sonunda ayrıştırıcılar tarafından toprağa geri verilir ve yerel olarak döngüye girerler. Bununla birlikte, sucul ekosistemlerde, bu elementlerin akıntılarla taşınan çözünmüş formları, daha geniş olarak döngüye girerler.

İlk olarak elementlerin ana kaynaklarını içeren besin maddesi döngüsü genel modellerini ve rezervler arasında aktarılan süreçleri inceleyelim (**Şekil 55.13**). Her bir rezerv, iki özellikle tanımlanır. Bu özelliklerden ilki, bu rezervin organik ya da inorganik maddeler içerip içermediğidir. İkincisi ise, maddelerin organizmalar tarafından doğrudan kullanılıp kullanılmadığıdır.

Canlı organizmalar ve döküntüdeki (Şekil 55.13'te rezerv A) besin maddeleri, tüketiciler bu besin maddeleri ile beslendiklerinde ve detritivorlar cansız organik maddeyle beslendiklerinde diğer organizmalar için kullanılabilir hale gelirler. Canlı organik maddenin bir kısmı, uzun zaman önce fosilleşmiş organik rezervlere (rezerv B) geçmiştir. Bu geçiş, ölü organizmalar kömür, petrol ve turbaya (fosil yakıt) dönüştürüldüğünde gerçekleşmiştir. Bu rezervlerdeki besin maddeleri gnel olarak doğrudan özümlenemez.

Suda çözünmüş olan ve toprak ya da havada (rezerv C) mevcut olan inorganik elementlerin (elementler ve bileşikler) hepsi kullanılabilir. Organizmalar maddeleri bu rezervlerden doğrudan özümlerler ve bu kimyasalları, hücresel solunum, salgılama ya da ayrıştırma gibi nispeten hızlı süreçlerle geri döndürürler. Her ne kadar organizmaların çoğu kayalarda bağlı (rezerv C) inorganik elementleri doğrudan alamaz ise de, bu besin elementleri aşınma ve erozyon ile yavaşça kullanılabilir hale gelir. Benzer şekilde, fosil yakıtlar yakılıp, duman atmosfere verildiğinde, kullanılamayan organik maddeler kullanılabilir inorganik besin maddesi rezervlerine dönüşür.

Bundan sonraki iki sayfada, **Şekil 55.14**'de su, karbon, azot ve fosfor döngüleri ayrıntılı verilmiştir.



▲ **Şekil 55.13 Besin maddesi döngüsünün genel bir modeli.** Oklar, besin maddelerinin rezervler arasında hareketini sağlayan süreçleri göstermektedir.

▼ Şekil 55.14

İnceleme Su ve Besin Maddesinin Döngüsü

Su, karbon, azot ve fosforun başlıca rezervlerini ve her bir döngüyü yürüten süreçleri göz önünde bulundurarak her bir döngüyü yakından inceleyiniz. Şekillerdeki okların genişliği, yaklaşık olarak, her bir sürecin biyosferde suyun ve bir besin maddesinin taşınmasına yaptığı oransal katkıyı yansıtmaktadır.

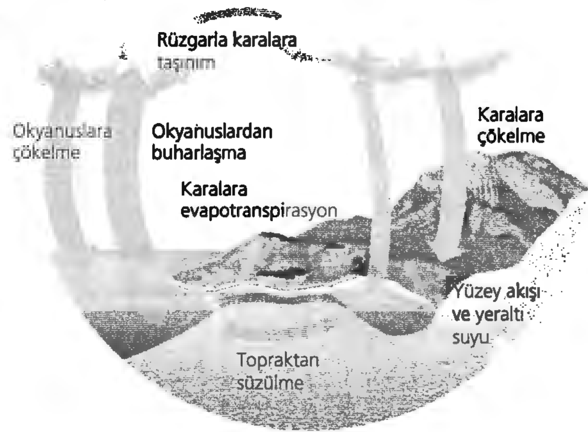
Su Döngüsü

Biyolojik önemi Su, bütün organizmalar için gereklidir (bakınız Bölüm 3) ve suyun kullanılabilirliği, özellikle karasal ekosistemlerde birincil üretim ve ayrışma olmak üzere, ekosistem süreçlerinin hızını etkiler.

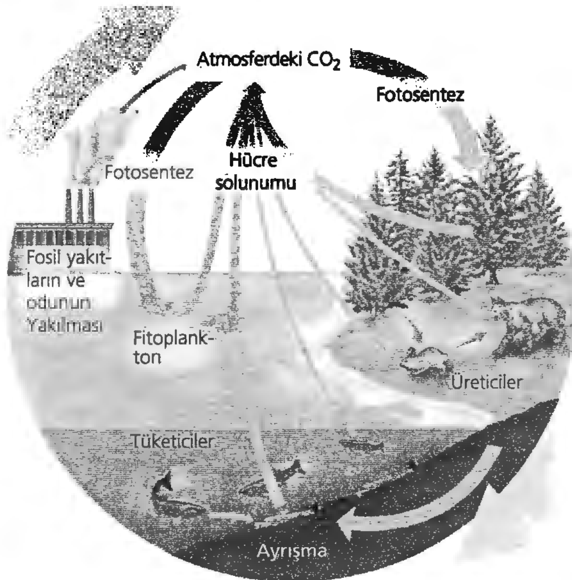
Yaşam için kullanılabilir formları Bazı organizmalar su buharını kullanabilirlerse de, sıvı haldeki su, suyun kullanıldığı başlıca fiziksel fazdır. Topraktaki suyun donması karasal bitkilerin su kullanabilirliklerini sınırlandırır.

Rezervler Okyanuslar biyosferdeki suyun %97'sini içerir. Yaklaşık %2'si buzullarda ve kutuplardaki buzullarda, geri kalanının %1'i göllerde, nehirlerde ve yeraltında bulunur. Atmosferdeki kısmı ise önemsizdir.

Anahtar süreçler Güneş enerjisiyle sıvı suyun buharlaşması, su buharının bulutlar şeklinde yoğunlaşması ve yağış, su döngüsünü yürüten ana süreçlerdir. Karasal bitkiler transpirasyon ile büyük miktarlarda suyu atmosfere verirler. Yüzey ve yeraltı suları suyun okyanusa dönmesini sağlar ve böylece döngü tamamlanır.



Karbon döngüsü

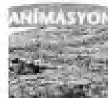


Biyolojik önemi Karbon bütün organizmalar için gerekli organik moleküllerin iskeletini oluşturur

Yaşam için kullanılabilir formları Fotosentez yapan organizmalar fotosentez sırasında CO_2'i kullanırlar ve karbonu, hayvanlar, funguslar, heterotrofik Protista üyeleri ve prokaryotlar dahil, tüketiciler tarafından kullanılan organik formlara dönüştürürler.

Rezervler Fosil yakıtlar, topraklar, sucul ekosistemlerdeki sedimanlar, okyanuslar (çözünmüş karbon bileşikleri), bitki ve hayvan biyoması ve atmosfer (CO_2) karbonun başlıca rezervleridir. En büyük rezerv kireçtaşı gibi çökel kayaçlardır; fakat bu havuz, karbonun çok yavaş yenilenmesini sağlar.

Anahtar süreçler Bitkiler ve fitoplanktonlar tarafından yapılan fotosentez sonucu her yıl çok büyük miktarlarda CO_2 atmosferden uzaklaştırılır. Bu miktar, yaklaşık olarak, üreticiler ve tüketiciler tarafından yapılan hücresel solunumla atmosfere verilen CO_2'ye eşittir. Fosil yakıtların ve odunun yanması atmosfere fazladan önemli miktarda CO_2 girişine neden olmaktadır. Jeolojik zamanlar boyunca, volkanlar da önemli bir CO_2 kaynağı oluşturmuşlardır.



BioFlix Karbon Döngüsü üzerine hazırlanmış olan BioFlix® 3-D Animasyonu için **www.masteringbiology.com** Sitesindeki Çalışma Alanını Ziyaret Ediniz.

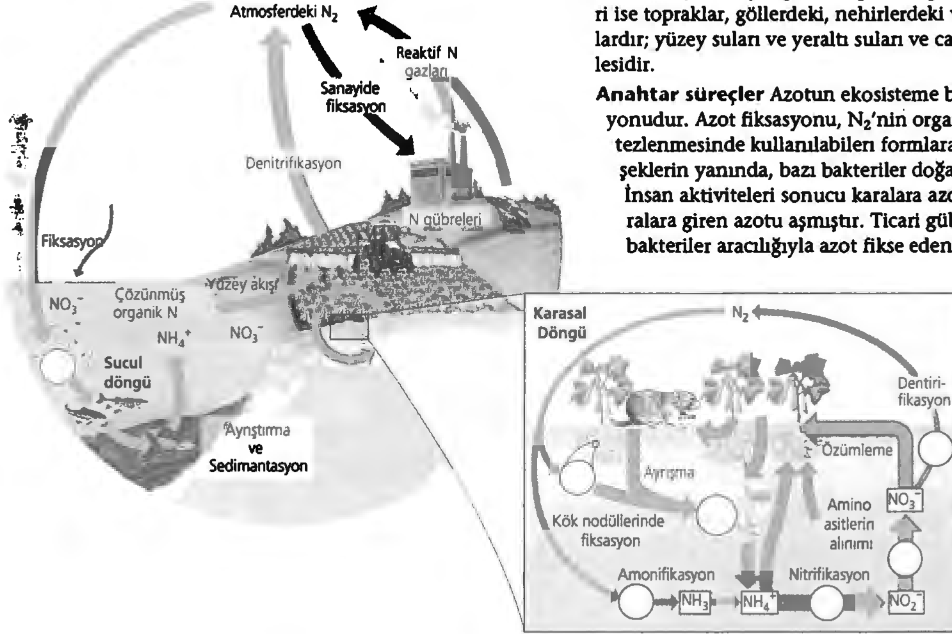
Azot Döngüsü

Biyolojik önemi Azot, aminoasitlerin, proteinlerin ve nükleik asitlerin bir kısmı olup, genellikle sınırlandırıcı bir bitki besin maddesidir.

Yaşam için Kullanılabilen Formları Bitkiler azotun inorganik formunu-amonyum ($NH4^+$) ve nitrat (NO_3^-)- ve amino asitler gibi bazı organik formlarını özümleyebilirler. Çeşitli bakteriler, nitrit (NO_2^-) yanında, bütün bu formları kullanabilirler.

Rezervleri %80 oranında serbest azot gazı (N_2) içeren atmosfer, azotun başlıca kaynağıdır. Diğer inorganik ve organik azot rezervleri ise topraklar, göllerdeki, nehirlerdeki ve okyanuslardaki sedimanlardır; yüzey suları ve yeraltı suları ve canlı organizmaların biyokütlesidir.

Anahtar süreçler Azotun ekosisteme başlıca giriş yolu azot fiksasyonudur. Azot fiksasyonu, N_2'nin organik azotlu bileşiklerin sentezlenmesinde kullanılabilen formlara dönüştürülmesidir. Şimşeklerin yanında, bazı bakteriler doğal olarak azotu fikse ederler. İnsan aktiviteleri sonucu karalara azot girişi, doğal yoldan karalara giren azotu aşmıştır. Ticari gübreler ve kök nodüllerinde bakteriler aracılığıyla azot fikse eden baklagiller başlıca iki katkı yapıcıdır. Topraktaki diğer bakteriler, azotu farklı formalara dönüştürür (Şekil 37.9'a da bakınız). Bazı bakteriler denitrifikasyon yapar. Denitrifikasyon nitratın azot gazına dönüştürülmesidir. Ayrıca insan aktiviteleri sonucu, azot oksit formunda, büyük miktarda reaktif azot gazı atmosfere çıkmaktadır.



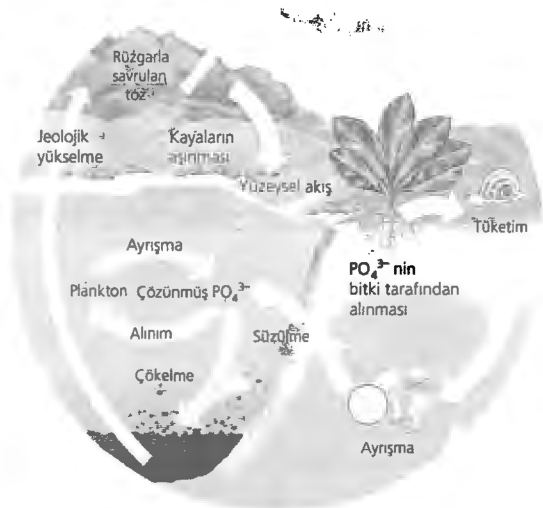
Fosfor Döngüsü

Biyolojik Önemi Organizmalar fosfora, nükleik asitler, fosfolipidler, ATP ve diğer enerji biriktiren moleküllerin ana bileşenleri ve de kemikler ile dişlerin mineral bileşenleri olarak gereksinim duyarlar.

Canlılar için kullanılabilir Formları Bitkilerin absorbladıkları ve organik bileşiklerin sentezinde kullandıkları fosfat ($PO4^{3-}$) fosforun biyolojik olarak önemli inorganik formudur.

Rezervleri Fosfor en fazla denizden kökenlenen çökel kayaçlarda bulunur. Ayrıca, toprak, okyanuslar (çözünmüş formda) ve organizmalarda büyük miktarlarda fosfor mevcuttur. Toprak partikülleri PO_4^{3-}'e bağlandığından, ekosistemlerde fosfor döngüsü oldukça yereldir.

Anahtar süreçler Kayaçların aşınması sonucu göreceli olarak toprağa $PO4^{3-}$ katılır; belli bir miktar yer altı ve yüzey sularına, oradan da en sonunda denize ulaşır. Üreticiler tarafından alınan ve biyolojik moleküllere bağlanan fosfat, tüketiciler tarafından tüketilebilir. Fosfat, biyokütlenin parçalanması ya da tüketiciler tarafından salgılanma sonucu toprağa geri döner. Önemli sayılabilecek fosfor içeren gazlar bulunmadığından, sadece az miktarda fosfor, çoğunlukla toz ve deniz spreyleri formunda atmosferde taşınır.



Ekologlar çeşitli ekosistemlerde kimyasal döngülerin ayrıntısını nasıl incelemektedirler? Yaygın olarak iki yöntemde izotoplar kullanılmaktadır. Bu yöntemlerden biri, bir ekosistemdeki biyotik ve abiyotik bileşenlerde doğal olarak ortaya çıkan ve radyoaktif özellikte olmayan izotopların hareketinin izlenmesidir (bakınız Şekil 55.7). İkincisi ise özel elementlerin radyoaktif izotoplarını ilave ettikten sonra hareketinin izlenmesidir. Bilim insanları aynı zamanda 1950'lerde ve 1960'ların başlarında atom bombası testleri sırasında atmosfere verilen radyoaktif karbonu (^{14}C) kullanabilmişlerdir. Bilim insanları ^{14}C'nin "ani yükselişlerini", karbonun bitkiler, topraklar ve okyanus suyu dahil, ekosistem bileşenlerinde nerede ve hangi hızda dolaştığını izlemek için kullanmışlardır.

Ayrışma ve Besin maddesi Döngü Hızları

Şekil 55.14'teki diyagramlar ayrıştırıcıların (detritivorlar) karbon, azot ve fosfor döngüsünde oynadıkları önemli rolü göstermektedir. Bu besin maddelerinin farklı ekosistemlerde döngü hızları aşırı değişkenlik gösterir. Bu, büyük ölçüde, ayrıştırma hızlarındaki farklılıklardan kaynaklanır.

Sucul ve karasal ekosistemlerde, ayrışma, birincil üretimi sınırlandıran faktörlerin aynıları tarafından sınırlandırılır (bakınız Bölüm 55.2). Bu faktörler sıcaklık, nem ve besin maddesi kullanılabilirliğinden oluşur. Ayrıştırıcılar, çoğunlukla sıcak ekosistemlerde daha hızlı büyür ve maddeleri daha hızlı ayrıştırırlar (**Şekil 55.15**). Örneğin, tropik yağmur ormanlarında, organik maddenin çoğu birkaç ay ila birkaç yılda ayrışır. Buna karşın, ılıman kuşak ormanlarında, ayrışma ortalama dört ile altı yıl sürer. Bu farklılık büyük ölçüde tropik yağmur ormanlarında sıcaklığın yüksek ve yağışın bol olmasının bir sonucudur.

Bir tropik yağmur ormanında ayrışma hızlı olduğundan, orman tabanında yaprak döküntüleri cinsinden nispeten az oranda organik madde birikir; ekosistemdeki besin maddelerinin yaklaşık %75'i ağaçların odunsu gövdelerinde bulunur. Toprakta besin maddelerinin oranı ise sadece %10'dur. Dolayısıyla, tropik yağmur ormanlarının toprağında bazı besin maddelerinin düşük miktarda oluşunun nedeni, bu ekosistemlerde bu elementlerin az oluşundan değil, döngü sürelerinin kısa oluşundan kaynaklanır. Ayrışmanın daha yavaş olduğu ılıman ormanlarda, toprak, ekosistemdeki organik maddenin %50'sini içerebilir. Ilıman orman döküntüsünde ve toprakta mevcut olan besin maddeleri, bitkiler onları özümlemeden bulundukları ortamda oldukça uzun bir süre kalabilir.

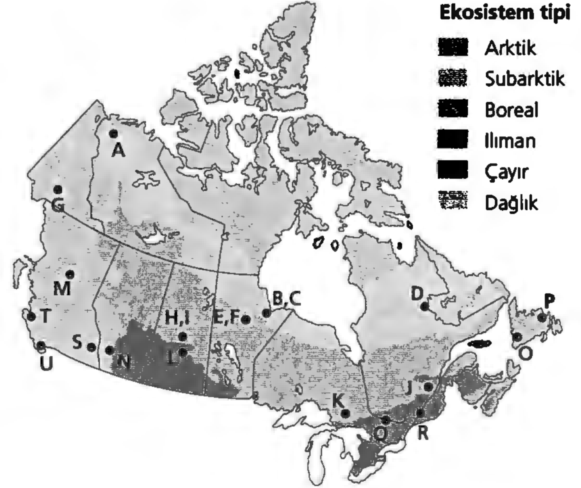
Karalardaki ayrışma da, ya ayrıştırıcıların yaşamlarını sürdürmesi için koşullar çok kurak ya da oksijen almalarını engelleyecek kadar nemli olduğunda yavaştır. Turbalıklar gibi hem soğuk hem de nemli olan ekosistemler büyük miktarlarda organik madde biriktirirler (bakınız Şekil 29.11). Ayrıştırıcılar bu tür ortamlarda yetersiz büyürler ve net birincil üretim hızı ayrışma hızını çok aşar.

Sucul ekosistemlerde, anaerobik çamurda ayrışma 50 yıl ya da daha uzun sürebilir. Tabandaki sedimanlar karasal ekosistemlerdeki döküntü tabakası ile benzerlik gösterir; fakat,

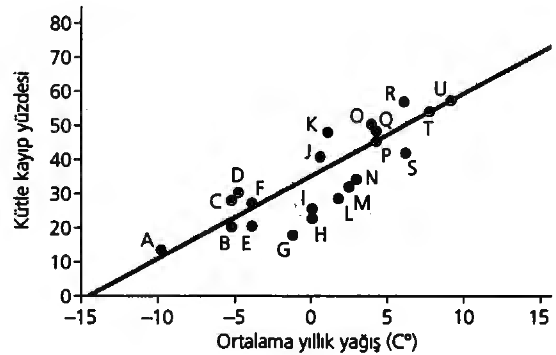
▼ **Şekil 55.15** **SORGULAMA**

Sıcaklık bir ekosistemdeki döküntülerin ayrışmasını nasıl etkiler?

DENEY Kanada Orman dairesi araştırıcıları Kanada'nın bir yanından diğer yanına, 21 bölgede toprağa aynı organik madde-döküntü- örneği koymuşlardır (aşağıdaki haritada harflerle gösterilmiştir). Üç yıl sonra, her bir örneğin ne kadarının ayrışmış olduğunu görmek için geri dönmüşlerdir.



BULGULAR Döküntünün kütlesi en sıcak ekosistemde en soğuk ekosistemden dört kat daha hızlı azalmıştır.



SONUÇ Kanada'da ayrışma hızı sıcaklık ile artar.

KAYNAK T. R. Moore et al., Litter decomposition rates in Canadian forests, *Global Change Biology* 5:75–82 (1999).

EĞER ÖYLE İSE? Bu 21 bölgede sıcaklık dışında hangi faktörler değişiklik göstermiş olabilir? Bu değişiklik, elde edilen bulguları nasıl etkilemiş olabilir?

algler ve sucul bitkiler besin maddelerini çoğunlukla doğrudan sudan özümlerler. Dolayısıyla, sedimanlar genellikle bir besin maddesi havuzudurlar ve sucul ekosistemler, sadece suyun alt tabakaları ve yüzeydeki su arasında karşılıklı değişim olduğunda (upweling bölgelerinde görüldüğü gibi) çok verimlidirler.

Vaka çalışması: Hubbard Brook Deney Ormanında Besin Maddesi Döngüsü

Ekolog Herbert Bormann, Eugene Likens ve meslektaşları New Hampshire Ak Dağları'ndaki Hubbard Brook Deneysel Ormanında 1953'ten beri, besin maddesi döngüsünü araştırmışlardır. Bu araştırıcıların araştırma alanı, suyu, her biri tek bir dere ile boşaltılan altı adet küçük vadide yetişen yaprak döken bir ormandır. Orman toprağının altında geçirimsiz ana yatak bulunmaktadır.

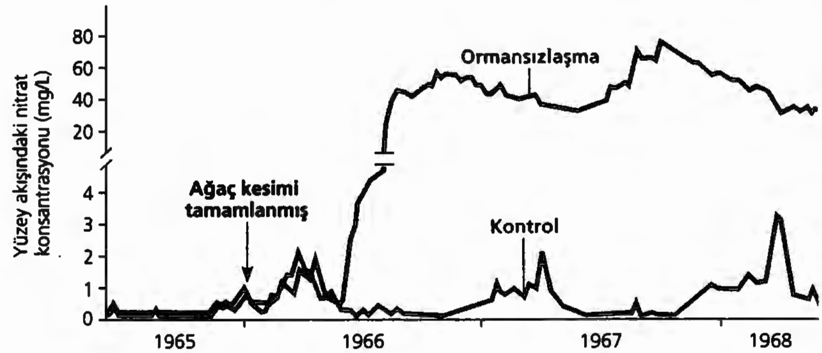
Bu araştırma ekibi, ilk olarak altı vadinin her birinde mineral bütçesini ölçmüşlerdir. Bunu, bazı kilit besin maddelerinin giriş ve çıkışını belirleyerek yapmışlardır. Araştırıcılar ekosisteme eklenen suyun ve çözünmüş minerallerin miktarını ölçmek için bazı bölgelerde yağmur suyu toplamışlardır. Su ve minerallerin kaybını izlemek için, her bir vadinin tabanında derenin iki tarafında, V şeklinde taşma savağı olan beton bir baraj yapmışlardır (**Şekil 55.16a**). Bu araştırıcılar, yağış ve kar şeklinde ekosisteme eklenen suyun yaklaşık %60'ının akarsu ile çıktığını, %40'ının ise evapotranspirasyonla kaybolduğunu bulmuşlardır.



(a) Su havzalarının tabanında, akarsuların iki yanında inşa edilen beton barajlar ve bentler, araştırıcıların, ekosistemden su ve besin maddelerinin dışa akışını izleyebilmelerini sağlamıştır.



(b) Su havzalarından biri, drenaj ve besin maddesi döngüsünde bitki örtüsünün kaybının etkilerini çalışmak için açılmıştır.



(c) Ormansızlaştırılmış su havzasından yüzeyden akan su ile nitrat konsantrasyonu kaybı, kontrol su havzasındakinden (ağaçları kesilmemiş) 60 kat daha fazla olmuştur.

▲ **Şekil 55.16 Hubbard Brook Deney Ormanında besin maddesi döngüsü: uzun-süreli ekolojik araştırma örneği.**

Ön çalışmalar, içsel döngünün sistemdeki mineral besin maddelerinin çoğunu koruduğunu göstermiştir. Örneğin, yağmur suyu ile ekosisteme giren kalsiyumun sadece %0.3'lük daha fazlası deredeki su ile vadiden ayrılmıştır. Bu küçük net kayıp, olasılıkla ana kayanın kimyasal olarak ayrışmasıyla yeniden doldurulmaktadır. Çoğu yıl, ormanda, azot dahil, bazı mineral besin maddelerinin küçük net kazançları gözlenmiştir.

Bir su havzasının deneysel olarak ormansızlaştırılması, su havzasından ayrılan suyu ve mineralleri önemli ölçüde arttırmıştır (**Şekil 55.16b** ve **c**). Üç yıl boyunca, kontrolü oluşturan su havzasına göre, yeni ormansızlaştırılmış su havzasından yüzey akışıyla %30 -40 daha fazla su kaybı olmuştur. Bunun nedeni, açık bir biçimde, topraktan suyu absorblayacak ve transpirasyon yapacak bitki bulunmayışıdır. Derede Ca^{2+} konsantrasyonu 4 kat artmış, K^+ ise 15 faktörlük bir artış göstermiştir. Nitrat, belirgin bir biçimde kaybolmuştur. Dere suyunda nitrat konsantrasyonu 60 kat artarak, içme suyundaki güvenilir sınırları aşmıştır (Şekil 55.16c). Hubbord Brook ormansızlaştırılma çalışması, bütünlüğü bozulmamış bir ekosistemden ayrılan besin maddesi miktarının esas olarak bitkiler tarafından kontrol edildiğini göstermiştir. Ekosistemlerde besin maddelerinin korunması sistemlerin verimliliklerinin sürdürülmesine ve bazı durumlarda yüzey akışıyla besin maddesinin yarattığı sorunların ortadan kaldırılmasına yardım eder (bakınız Şekil 55.8).

KAVRAM KONTROLÜ 55.4

1. ÇİZİNİZ Şekil 55.14'te ayrıntıları verilmiş olan dört biyojeokimyasal döngünün her biri için bir grafik çiziniz. Bu grafikte abiyotik kaynaklardan biyotik kaynaklara ve daha sonra tekrar geriye o kimyasalın bir atomunun olası bir yolunu gösteriniz.
2. Bir su havzasının ormansızlaşması su havzasının suyunu boşaltan akarsularda nitrat konsantrasyonlarını neden artırmaktadır.
3. EĞER ÖYLE İSE? Tropik bir yağmur ormanında besin maddesi kullanılabilirliği özellikle ağaç kesimine neden duyarlıdır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 55.5

Restorasyon ekologları bozulmuş ekosistemlerin daha doğal bir duruma geri döndürülmesine yardım eder

Ekosistemler doğal olarak bozulmaların çoğunu iyileştirebilirler (Hubbard Brook'taki deneysel ormansızlaştırma dahil). Bu iyileştirmeyi, Bölüm 54'te tartışmış olduğumuz ekolojik süksesyon evreleriyle yaparlar. Bu düzelme, çevrenin özellikle insanlar tarafında bozulması halinde, bazen yüzyıllar alabilir. Çiftçilik için açılmış tropik alanlar, besin maddesi kaybı nedeniyle hızla verimsizleşirler. Madencilik faaliyetlerinin bitmesi birkaç on yıl sürebilir. Bu alanlar genellikle bozulmuş halde terk edilirler. Ayrıca, ekosistemler, sulama sonucunda toprakta biriken tuzlar, zehirli kimyasallar ve yağ damlalarından da zarar görebilirler. Zarar görmüş ekosistemlerin yenilenmesi ve onarılmasına yardımcı olmaları için biyologlara, giderek daha fazla başvuruda bulunulmaktadır.

Restorasyon ekologları, bozulmuş ekosistemlerin iyileştirilmesini başlatmanın ya da hızlandırmanın arayışındadırlar. Genel olarak, çevresel zararın en azından geriye dönüşebilir olduğu varsayılmaktadır. Bu iyimser görüş ikinci bir varsayım ile dengelenmelidir- bu da, ekosistemlerin sonsuza kadar esnek olmadıklarıdır. Bu nedenle restorasyon ekologları ekosistemlerin bozulmalarının iyileşmesini sınırlandıran süreçleri tanıma ve etkilemeye uğraşmaktadırlar. Ekologlar, bütün bir habitatı yenilemenin mantıksız olduğu, çok şiddetli bozulmuş yerlerde, zaman ve para sınırları içerisinde, bir habitatın ya da ekolojik süreci mümkün olduğunca iyileştirmeye çalışırlar.

Aşırı durumlarda, biyolojik onarım yapılmadan önce bir ekosistemin fiziksel yapısının iyileştirilmesi gerekebilir. Eğer bir akarsu suyun hızla kırsal bir bölgeye verilmesi için yönlendirilirse, akarsuyun tabanını aşındıran suyun akışını yavaşlatmak için, restorasyon ekologları bir kıvrımlı kanal inşa edebilir. Üstü açık bir maden ocağını yenilemek için, mühendisler ilk olarak bölgede hafif bir eğim oluşturmak için araziyi tasfiye ederler. Böylece eğim toprağın üst tabakasının yayılmasını sağlar (**Şekil 55.17**).

Ekosistemin fiziksel olarak yeniden düzenlenmesi tamamlanınca -ya da gerekli olmadığında- ikinci basamak biyolojik yenilenmedir. Biyoremediasyon ve biyolojik birikim, biyolojik yenilenmede iki temel stratejidir.

Biyoremediasyon

Kirlenmiş ekosistemleri detoksifiye etmek için organizmaların-çoğunlukla prokaryotlar, funguslar ya da bitkilerin- kullanılması **biyoremediasyon** olarak isimlendirilir (bakınız Bölüm 27). Ağır metal içeren topraklara uyum sağlamış bazı bitkiler ve likenler, çinko, nikel, kurşun ve kadmiyum gibi potansiyel olarak toksik metalleri dokularında yüksek konsantrasyonlarda biriktirebilmektedir. Restorasyon ekologları, bu türleri madencilik ve diğer insan faaliyetleri ile kirlenmiş alanlara getirmekte ve daha sonra ekosistemden metalleri, uzaklaştırmak için onları hasat etmektedirler. Örneğin, Birleşik Krallık'taki araştırıcılar madencilikten kalmış uranyum tozları ile kirlenmiş toprakta büyüyen bir liken türü keşfetmişlerdir. Bu liken, uranyumu, koyu renkli bir pigmentte biriktirmektedir. Bu özellik, bu likeni

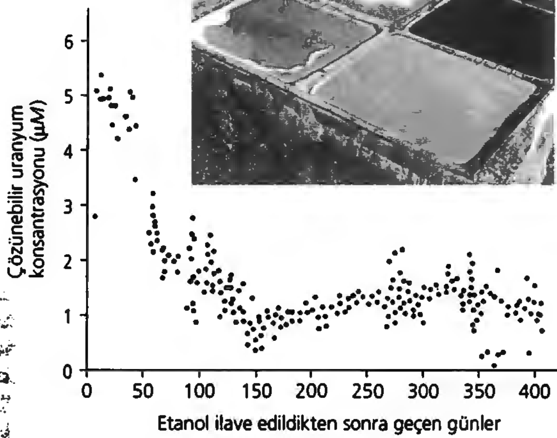


(a) 1991'de restorasyondan önce



(b) 2000'de restorasyonun tamamlanmasına yakın.

▲ **Şekil 55.17 Restorasyondan önce ve sonra New Jersey'deki çakıl ve kil maden sahası.**



▲ **Şekil 55.18 Tennesse, Oak Ridge Laboratuvarında uranyumla kirlenmiş yeraltı suyunda biyoremediasyon.** 30 yıldan beri uranyum içeren atıklar, toprakları ve yeraltı suyunu kirleten, altı kaplanmamış dört adet çukura (içteki fotoğraf) atılmıştır. Etanol katıldıktan sonra, mikrobiyal faaliyetin artması sonucu çukurların çevresindeki yeraltı suyunda çözünebilir uranyum konsantrasyonu azalmıştır.

bir biyolojik monitör ve potansiyel olarak bir temizleyici (remediatör) yapmaktadır.

Ekologlar pek çok prokaryotun toprak ve suda biyoremediasyon yapma yeteneklerini kullanmaktadırlar. Bilim insanları en azından on adet prokaryot türünün genomlarının gen dizilerini, bu canlıların biyoremediasyon potansiyellerini görmek için belirlemişlerdir. Bu türlerden biri olan *Shewanella oneidensis* isimli bakteri özellikle ümit vermektedir. Anaerobik ve aerobik koşullarda, bir düzine ya da daha fazla elementi metabolize edebilen bu bakteri, uranyum, krom ve azotun çözünmüş formlarını çözünmeyen formlara dönüştürmektedir. Böylece, bu metallerin akarsulara ya da yeraltı sularına süzülme olasılığı azalmaktadır. Tennesse'de Oak Ridge Ulusal Laboratuvarı'ndaki araştırıcılar uranyumla kirlenmiş yer altı suyuna etanol ilave ederek *Shewanella* ve diğer uranyum indirgeyen bakterilerin büyümesini uyarmıştır; bakteriler etanolu enerji kaynağı olarak kullanabilmektedir. Sadece beş ayda, ekosistemdeki çözünebilir uranyumun %80'i azalmıştır (**Şekil 55.18**). Gelecekte, gen mühendisliği, prokaryotlar ve diğer organizmaların biyoremediatörler olarak performanslarının artırılmasında daha sık kullanılabilir.

Biyolojik Olarak Ekleme

Bir ekosistemden zararlı maddeleri uzaklaştırma stratejisi olan biyoremediasyonun aksine, **biyolojik olarak ekleme**, bozulmuş bir ekosisteme gerekli mineralierin *katılımı için* organizmalar kullanılır. Restorasyon ekologlarının, ekosistem süreçlerini çoğaltmak için, bir sistemden yok olmuş ve ekosistemin iyileştirilmesini sınırlandıran kimyasal besin maddeleri gibi faktörleri belirlemeleri gerekir.

Besin maddesince fakir topraklarda yaşamlarını sürdüren bitkilerin büyümelerini teşvik ederek süksesyon ve ekosistem iyileşmesini hızlandırırlar. Amerika Birleşik Devletleri'nin batısındaki alpin ekosistemlerde madencilik ve diğer faaliyetlerle bozulmuş topraklarda azot konsantrasyonlarını artırmak için acı bakla gibi azot fikse eden bitkiler yetiştirilmektedir. Bu azot fikse eden bitkiler büyüdüklerinde, diğer doğal bitkiler yaşamlarını sürdürmek için topraktan yeterli azotu alabilmektedirler. Toprağın çok şiddetli bozulduğu ya da üst toprağın tamamen yok olduğu alanlardaki diğer sistemlerde, bitki kökleri, besin maddesi ihtiyaçlarını karşılamalarına yardımcı olan mikorizal birlikler oluşturamazlar (bakınız Bölüm 13). Minnesota'da bir çayın yenileyen ekologlar bu sınırlandırmayı fark etmişler ve toprağa mikoriza simbiyontlarını katarak türlerin iyileştirilmesini artırmışlardır.

Bir ekosistemin fiziksel yapı ve bitki komünitesinin iyileştirilmesi, hayvan türlerinin bir bölgeye yeniden yerleşerek orada kalacağının garantisi değildir. Hayvanlar tozlaşma, tohumların yayılması ve herbivorluk dahil, kritik ekosistem servislerine yardım ettiklerinden, restorasyon (yenileme) ekologları iyileştirilmiş ekosistemlere yaban hayatının ulaşmalarını o alanları kullanmalarına yardım ederler. Restorasyon ekologları bir bölgeye hayvanları bırakırlar ya da habitat koridorları açarlar. Bu habitat koridorları bazen restore edilmiş bölgeyi hayvanların bulunduğu diğer bölgelere bağlar. Bazen kuşlar için yapay yuvalar ya da diğer hayvanların o bölgede kullanabilecekleri barınaklar kazarlar. Bu ve diğer çabalar, yenilenmiş ekosistemlerin biyolojik çeşitliliklerini artırabilir ve komünitenin kalıcı olmasına yardım eder.

Dünya Genelindeki Bazı Restorasyon Projeleri

Restorasyon ekolojisi nispeten yeni bir disiplin ve ekosistemler karmaşık olduğundan, restorasyon ekologları adaptif yönetim şekilleri uygularlar: hangisinin en iyi çalıştığını bulmak için yararlı bazı yönetim tiplerini denerler.

Restorasyonun uzun süreli amacı, bir ekosistemi mümkün olabildiğince bozulmamış haline döndürmektir. Bundan sonraki iki sayfada, **Şekil 55.19**'da dünya genelinde başarılı olmuş, bazı iddialı restorasyon projeleri verilmiştir. Bu tür projelerin çok sayıda oluşu, bu projelerde çalışan insanların gönülden bağlı oluşları ve başarıları restorasyon ekolojisinin yıllarca bir disiplin olarak büyümesini sürdüreceğini göstermektedir.

KAVRAM KONTROLÜ 55.5

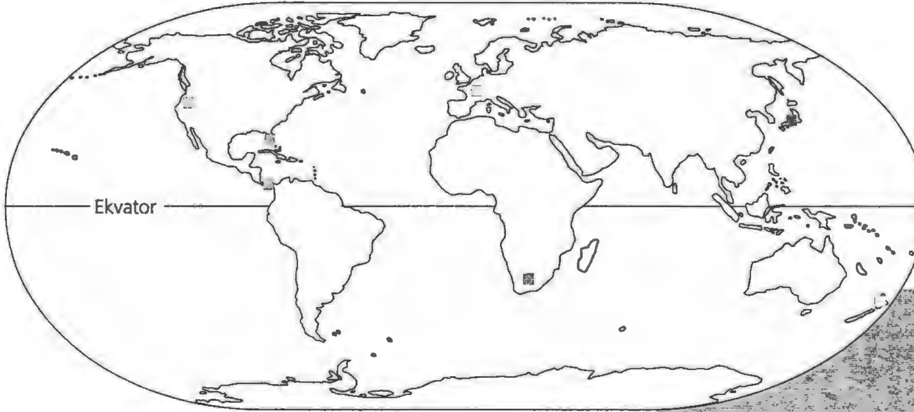
1. Restorasyon ekolojisinin başlıca amacını açıklayınız.
2. Biyoremediasyon ve biyolojik birikim hangi yönlerden farklılık gösterir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Kissimmee Nehri projesi, Maungatautari projesinden hangi yönlerden daha fazla bir bütünlük göstermektedir (bakınız Şekil 55.19)?

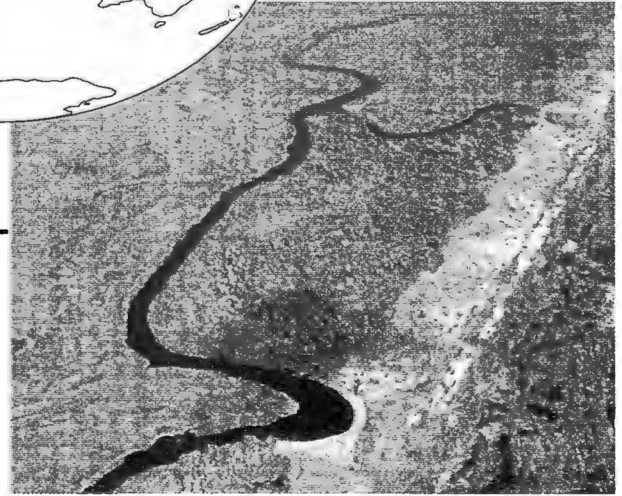
Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

▼ **Şekil 55.19**

İnceleme Dünya Genelinde Restorasyon Ekolojisinin İncelenmesi

Bu sayfalarda vurgulanan örnekler dünya genelinde gerçekleştirilen pek çok restorasyon projesinden sadece birkaçını göstermektedir. Harita üzerindeki renkli noktalar projelerin yerlerini göstermektedir.





Kissimmee Nehri, Florida

Kissimmee nehri, kıvrımlı bir nehir iken, yönü 90 km uzunluğunda bir kanala değiştirilmiştir. Nehrin yönünün değiştirilmesi, pek çok balık ve tatlısu ekosisteminde yaşayan kuş populasyonlarını tehlikeye atmıştır. Kissimmee restorasyonunda 12 km 'lik bir drenaj kanalı açılmış ve 167 km'lik doğal nehir kanalının 24 km'si yeniden yapılmıştır. Buradaki resimde Kissimmee kanalının (fotoğrafın sağ tarafında geniş, açık renkli şerit) kapatılmış bir bölümü görülmektedir. Nehir kapatılarak akışın yönü geri kalan nehre doğru yönlendirilmiştir (fotoğrafın ortası). Bu proje aynı zamanda doğal akış özelliklerini de iyileştirecektir. Böylece, bataklıkta kendi kendine yeten kuş ve balık populasyonlarının yaşamları desteklenecektir.



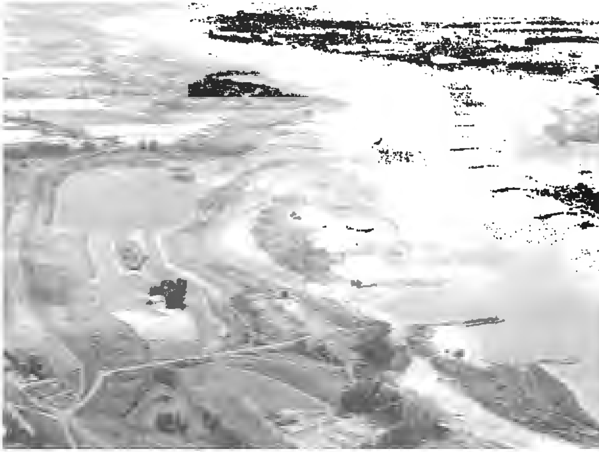
Truckee Nehri, Nevada

20 yüzyılda, baraj yapımı ve su yönlerinin değiştirilmesi sonucu Truc-ke Nehri'nde akışı azaltmış ve bunun sonucunda nehrin kenarındaki ormanlar azalmıştır. Restorasyon ekologları ve su yönetimi yetkilileri, kısa süren tohum bırakma mevsiminde, kavak ve söğüt ağaçlarının fidelerinin büyümesi için yeterli suyun verilmesini sağlamışlardır. Burada, dokuz yıl süren kontrollü akış sonuçları gösterilmiştir. Kavak-söğütten oluşan kıyı ormanlarında çok belirgin iyileşme sağlanmıştır.

Tropik kurak orman, Kostarika

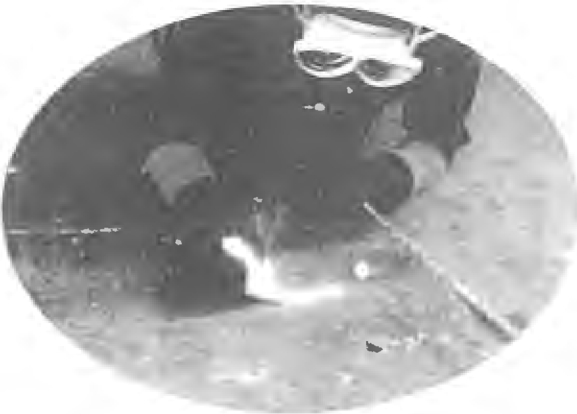
Başlıca canlı hayvan beslenmesi olmak üzere, çiftçilik için ağaç kesilmesi, Orta Amerika ve Meksika'da tropikal kurak ormanların yaklaşık %98'inin yok olmasına neden olmuştur. Kostarika, tropik kurak ormanlarının restorasyonunda, bu eğilimi tersine çevirmek için, doğal ağaçların tohumlarının açık çayırlıklara yaymak için evcil hayvanlar kullanılmıştır. Bu fotoğrafta, tohumların evcil hayvanlar tarafından yayılması sonucu, daha önce otlak olarak kullanılan yerlerde yetişen ilk ağaçlardan biri (sağ ortada) görülmektedir. Bu proje, yerel ekonomi ve eğitimle ilgilenen kuruluşların birlikte gerçekleştirdikleri bir restorasyon ekolojisi modelini göstermektedir.





Ren nehri, Avrupa

Yüzyıllarca denizcilik için dip taraması yapılması ve kanallar açılması (fotoğrafın sağ tarafında geniş, ana kanaldaki mavnalara bakınız), bir zamanlar kıvrımlı olan Ren nehrini düzleştirmiş, taşkın havzası ve bağlantılı olduğu nehirlerle bağlantısını kesmiştir. Özellikle, Fransa, Almanya, Lüksemburg, Hollanda ve İsviçre olmak üzere, Ren nehrine kıyısı olan ülkeler, bu nehri yanlardaki kanallara yeniden bağlamak için işbirliği yapmaktadırlar. Bu tür yan kanallar sucul organizmaların kullanabilecekleri habitatları çeşitlendirmekte, su kalitesini artırmakta ve su taşkınlarına karşı korumaktadır.



Kıyısal Japonya

Algler ve su altında büyüyen deniz bitkileri, çok sayıda balık ve kabuklu deniz hayvanı için önemli üretim alanlarıdır. Bir zamanlar geniş olan, fakat günümüzde gelişme sonucu azalmış olan bu yataklar Japonya'nın kıyısal alanlarında restore edilmektedir. Bu amaçla, uygun deniz tabanı habitatının inşasını, yapay substratlar kullanılarak doğal yataklardan bölgeye bitki aktarılması ve ekilmesi gibi restorasyon teknikleri (bu fotoğrafta gösterilen) uygulanmaktadır.



Sukkulent Karoo, Güney Afrika

Diğer pek çok kurak bölgede olduğu gibi, Afrika'nın güneyindeki bu çöllük bölgede, canlı hayvanların aşırı otlatılması geniş düzlüklere büyük zararlar vermiştir. Güney Afrika'da özel toprak sahipleri ve devlet kuruluşları bu eşsiz bölgede, geniş alanlarda restorasyon çalışmaları yapmaktadırlar. Bu amaçla topraklar yeniden bitkilendirilmekte ve kaynakları daha sürdürülebilir bir biçimde yönetilmektedir. Bu fotoğraf Sukkulent Karoo'nun olağandışı bitkisel çeşitliliğinin küçük bir örneğini göstermektedir; bu bölge, içerdiği 5,000 bitki türü ile dünyadaki en fazla sukkulent bitki çeşitliliğine sahiptir.



Maungatautari, Yeni Zelanda

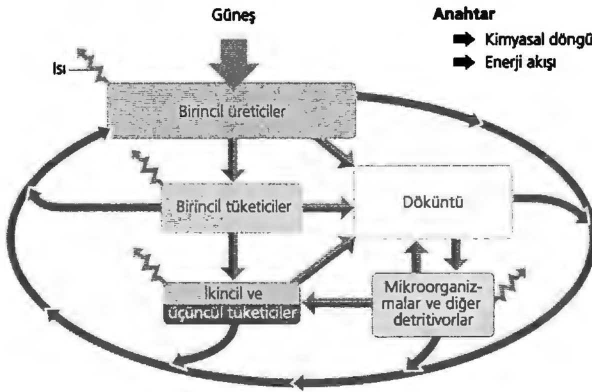
Sansarlar, sıçanlar, domuzlar ve diğer yabancı türler, Yeni Zelanda'nın doğal bitkilerine ve uçamayarak yerde yaşayan ve kivi olarak isimlendirilen bir grup kuş dahil, hayvanlar için büyük bir tehdit oluşturmaktadır. Maungatautari restorasyon projesinin amacı ağaçlandırılmış volkanik bir tepe üzerinde bulunan 3,400 hektarlık bir alandan bütün egzotik memelilerin uzaklaştırılmasını kapsamaktadır. Rezerv çevresindeki özel bir çit, sürekli olarak tuzaklar kurulmasına ve yaban hayatına zarar verebilen zehirlerin kullanılmasına olan gereksinimi ortadan kaldırmıştır. 2006'da, kritik olarak tehlike altındaki bir çift uçamayan kuş, rezerve serbest bırakılmıştır. Yeni Zelanda'nın Kuzey Adalarında bu renkli kuşun üreyebilen populasyonlarının yeniden oluşması ümit edilmektedir.

ANAHTAR KAVRAMLARIN ÖZETİ

KAVRAM 55.1

Fiziksel yasalar ekosistemlerde enerji akışını ve kimyasal döngüleri yönetir (ss. 1219-1220)

- Bir **ekosistem** bir komünitedeki bütün organizmalardan ve bu organizmaların karşılıklı etkileştiği abiyotik faktörlerden oluşur. Fizik ve kimya yasaları, özellikle enerjinin korunumu ile ilgili olmak üzere, ekosistemlere uygulanır. Enerji korunur, fakat ekosistem süreçleri sırasında ısı şeklinde bozunur.
- **Kütle korunumu yasasına** dayalı olarak, ekologlar bir kimyasal elementin bir ekosisteme hangi oranda girdiğini ve çıktığını ve o ekosistemdeki döngüsünü çalışırlar. Döngüye giren miktar ile karşılaştırıldığında, giriş ve çıkışlar genel olarak küçüktür, bununla birlikte, girdi ve çıktı dengesi ekosistemin bir elementi, zamana bağlı olarak, kazandığını mı yoksa kaybettiğini mi belirler.



Termodinamiğin ikinci yasasına dayalı olarak, bir ekosistemdeki birincil üreticilerin biyokütlesinin aynı ekosistemdeki ikincil üreticilerin biyokütlesinden daha fazlamı yoksa daha az mı olmasını beklersiniz? Nedenini açıklayınız.

KAVRAM 55.2

Ekosistemlerde birincil üretimi, enerji ve sınırlayıcı diğer faktörler denetler (ss.1220-1225)

- **Birincil üretim,** küresel enerji bütçesinin harcama sınırlarını belirler. **Toplam birincil üretim** belli bir dönemde bir ekosistem tarafından özümlenen toplam enerjidir. **Net birincil üretim,** yani ototrofların biyokütlelerinde biriken enerji, toplam birincil üretimden birincil üreticilerin hücresel solunum için kullandıkları enerjinin çıkarılmasıyla elde edilen miktara eşittir. **Net ekosistem üretimi,** bir ekosistemdeki toplam biyokütle birikimi olup, toplam birincil üretim ve ekosistemdeki toplam solunum arasındaki fark olarak tanımlanır.
- Sucul ekosistemlerde, ışık ve besin maddeleri birincil üretimi sınırlandırır.
- Karasal ekosistemlerde, büyük coğrafik ölçekte, sıcaklık ve nem gibi iklimsel faktörler birincil üretimi etkiler. Daha yerel olarak ise, topraktaki bir besin maddesi sıklıkla birincil üretimi sınırlandırıcı etki gösterir.

NPP'den NEP değerini hesaplamak için ek olarak hangi değişkenin bilinmesine gerek vardır? Örneğin, bir okyanus suyu örneğinde bu değişkeni ölçmek neden zordur?

KAVRAM 55.3

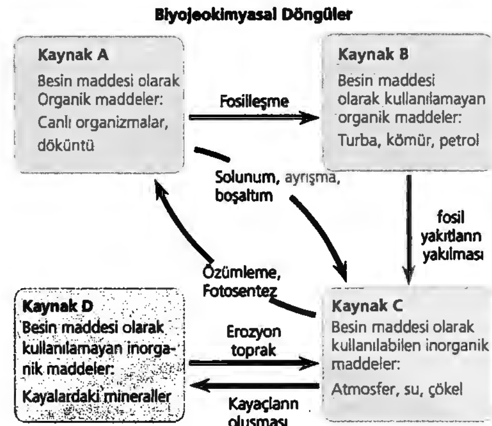
Enerji, trofik düzeyler arasında sadece %10'luk bir verimlilikle aktarılır (ss.1225-1227)

- Her bir trofik düzeyin kullanabileceği enerji miktarı net birincil üretim ve üretim verimliliği tarafından belirlenir. **Üretim verimliliği,** besin zincirinin her bir halkasında, besin enerjisinin biyokütle dönüştürülme verimliliğidir.
- Trofik verimlilik olarak isimlendirilen, bir trofik düzeyden diğerine aktarılan enerji yüzdesi genel olarak %5-20'dir. Bu değer tipik olarak %10'dur. Net üretim piramitleri ve biyokütle, **trofik verimliliğinin** düşük olduğunu gösterir.

Bir uzun mesafe koşucusunun, hareketsiz bir insana göre, üretim verimliliği neden daha düşüktür?

KAVRAM 55.4

Biyolojik ve jeokimyasal süreçler, ekosistemlerdeki besin maddesi ve su döngüsünü gerçekleştirir (ss.1227-1232)



- Su, güneş enerjisiyle sürdürülen küresel bir döngüye girer. Karbon döngüsü, fotosentez ve hücresel solunumun, esas olarak birbirinin tersi süreçler olduğunu gösterir. Azot ekosistemlere atmosferik birikim ve prokaryotların azotu fikse etmesi sonucu girer, fakat organizmalarla toprak ya da su arasındaki yerel döngüler doğal ekosistemlerde azot döngüsünün büyük bir kısmını oluşturur. Fosfor döngüsü nispeten yereldir.
- Bir besin maddesinin belli bir formdaki kısmı ve o formdaki döngüsü ekosistemler arasında değişiklik gösterir. Bunun nedeni büyük ölçüde ayrışma hızındaki farklılıktır.
- Besin maddesi döngüsü kuvvetli bir şekilde bitki örtüsü tarafından düzenlenir. Hubbard Brook olgu çalışması, ağaç kesmenin suyun yüzey akışına bağlı kayıpları arttırdığını ve büyük mineral kayıplarına neden olabileceğini göstermiştir. Ayrıca bu çalışma, çevresel sorunların kayıt altına alınması, ortaya çıkışı ve iyileştirilmesinde uzun süreli ekolojik ölçümlerin önemini göstermiştir.

Eğer ayrıştırıcılar sıcak ekosistemlerde çoğunlukla daha hızlı büyür ve maddeleri ayrıştırırsa, ayrıştırma sıcak çöllerde neden çok yavaştır?

KAVRAM 55.5

Restorasyon ekologları bozulmuş ekosistemlerin daha doğal bir duruma geri döndürülmesine yardım eder (ss. 1232-1235)

- Restorasyon ekologları biyoremediasyon olarak isimlendirilen bir süreç ile kirlenmiş ekosistemlerin detoksifiye edilmesinde organizmaları kullanırlar.

- **Biyolojik olarak eklemede**, ekologlar gerekli maddelerin ekosisteme girmesi için organizmaları kullanırlar.

? *Yüzey madenciliği ve daha sonra restorasyon için bir bölgenin hazırlanmasında, bütün toprağın bir kerede karıştırılarak tek bir yığın halinde karıştırılması yerine, üst toprağın uzaklaştırılarak derindeki topraktan ayrı konulmasının avantajı ne olabilir?*

KAVRADIKLARINIZI TEST EDİNİZ

DÜZEY 1: BİLGİ / ANLAMA

1. Aşağıdaki organizmalardan hangisi, ona ait trofik düzey ile yanlış eşleştirilmiştir.
   a. siyanobakteri-birincil üretici
   b. çekirge-birincil tüketici
   c. zooplankton-birincil üretici
   d. kartal -üçüncül tüketici
   e. fungus-ayrıştırıcı
2. Aşağıdaki ekosistemlerin hangisinde metre kare başına net birincil üretim en düşüktür?
   a. tuzlu bir bataklık
   b. açık bir okyanus
   c. bir mercan resifi
   d. bir çayır
   e. bir tropik yağmur ormanı
3. Bozulmuş ekosistemleri daha doğal bir duruma döndürmek için ekolojik prensipleri uygulayan bilim dalı aşağıdakilerden hangisidir?
   a. populasyon canlılık analizleri.
   b. karasal ekoloji.
   c. koruma ekolojisi
   d. restorasyon ekolojisi.
   e. kaynak koruma.

DÜZEY 2: UYGULAMA / ANALİZ

4. Nitrit bakterileri azot döngüsünde nasıl rol oynarlar?
   a. azot gazını amonyağa dönüştürerek.
   b. organik bileşiklerden amonyağı serbest bırakıp, toprağa döndürerek.
   c. amonyumu atmosfere geri dönen azot gazına dönüştürerek
   d. amonyumu bitkilerin absorblayacağı nitrata dönüştürerek.
   e. azotu amino asitlere ve organik bileşiklerde bağlayarak.
5. Aşağıdakilerden hangisi bir ekosistemde kimyasal döngülerin hızı üzerinde en büyük etkiye sahiptir?
   a. ekosistemin birincil üretim hızı
   b. ekosistemin tüketicilerin üretim verimlilikleri
   c. ekosistemdeki ayrışma hızı
   d. ekosistemin trofik verimliliği
   e. ekosistemde besin maddesi rezervlerinin yeri
6. Aşağıdakilerden hangisi Hubbard Brook su havzası ormansızlaştırma deneyinin sonuçları arasında sayılamaz?
   a. Bir orman ekosisteminde minerallerin çoğu döngüye girmiştir.
   b. Doğal bir su havzasından çıkan minerallerin yeri havzaya girenler tarafından doldurulmuştur.
   c. Ormansızlaştırma yüzey akışıyla su kaybını artırmıştır.
   d. Ormansızlaşmış bölgeden ayrılan sularda nitrat konsantrasyonu giderek tehlike yaratacak düzeyde yükselmektedir.
   e Ormansızlaşmış alanlarda, topraktaki kalsiyumu düzeyleri yüksek kalmıştır.
7. Aşağıdakilerden hangisi bir biyoremediasyon örneği olarak görülebilir?
   a. kullanılabilir azotu artırmak için bozulmuş bir ekosisteme azot fikse eden bakterilerin katılması
   b. bir açık bir madeni yeniden seviyelendirmek için bir buldozer kullanılması
   c. kirlenmiş sedimanları uzaklaştırmak için nehir tabanının taranması
   d. bir nehir kanalının yeniden şekillendirilmesi
   e. krom ile kirlenmiş toprağa krom biriktiren bir bitkinin tohumlarının atılması
8. Eğer bir mısır tarlasına bir fungusit uygularsanız, ayrışma ve net ekosistem üretiminin hızının (NEP) ne olmasını beklersiniz?
   a. hem ayrışma hızı hem de NEP azalacaktır.
   b. hem ayrışma hızı hem de NEP artacaktır.
   c. her ikisi de değişmeyecektir.
   d. ayrışma hızı artacak, NEP azalacaktır.
   e. ayrışma hızı azalacak, NEP artacaktır.

DÜZEY 3: SENTEZ / DEĞERLENDİRME

9. **ÇİZİNİZ** Okyanus, karalar, atmosfer ve karalardan yüzey akışıyla okyanusa yüzey akışını gösteren basitleştirilmiş küresel bir su döngüsü çiziniz. Bu yıllık yağış akışlarını şekle ekleyiniz: okyanus evaporasyonu, 425 km^3; karaya yağış olarak düşen okyanus evaporasyonu, 40 km^3; karaya yağış olarak düşen, bitkiler ve topraktan evapotranspirasyon, 70 km^3; okyanuslara yüzeyden akış, 40 km^3. Bu küresel sayılara dayalı olarak, herhangi bir yılda karaya ne kadar yağış düşer?

10. **EVRİM BAĞLANTISI**
    Bazı biyologlar ekosistemlerin evrimleşebilen, yenilenen canlı istemler olduklarını öne sürmektedirler. Çevreci James Lovelock'un Gaia hipotezi bu düşüncenin bir göstergesidir. Bu hipoteze göre, Dünya canlı, homeostatik bir bütündür-bir çeşit süper organizma. Eğer ekosistemler evrim geçirme özelliğinde ise, bu evrimleşme, Darwin'nin öne sürdüğü bir şekilde mi olacaktır? Neden ya da neden değil?

11. **BİLİMSEL SORGULAMA**
    Çalışma alanınız olarak bir ormanda yan yana bulunan iki havuzu kullanarak, bir havuzda net birincil üretim üzerinde dökülen yaprakların etkisini ölçmek için kontrollü bir deney tasarlayınız.

12. **KONU HAKKINDA YAZINIZ**
    Enerji transferi Kavram 55.4'te açıklandığı gibi, çoğu tropik ormanda ayrışma tipik olarak hızlıdır. Fakat, toprak boşluklarının suyla dolması zamanla organik maddenin ("turba"; bakınız Şekil 29.11) birikmesine neden olur. Kısa bir denemede (100-150 kelimelik) bu tür bir ekosistem için net birincil üretim, net ekosistem üretimi ve ayrışma arasındaki ilişkiyi tartışınız. NPP ve NEP olasılıkla pozitif midir? Eğer bir toprak sahibi, organik maddenin açığa çıkmasına neden olacak şekilde, tropik turbalıktan suyu çekseydi, bu işlemden NEP nasıl etkilenirdi? Ne düşünüyorsunuz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız

MasteringBIOLOGY www.masteringbiology.com

1. Temel Biyoloji® Ev Ödevleri

BioFlix Ev Ödevi Karbon Döngüsü
Aktiviteler Besin Piramitleri • Graf: Hayvan Besin Üretimi Verimliliği ve Besin yasası • Enerji Akışı ve Kimyasal Döngü • Karbon Döngüsü • Azot Döngüsü • Küresel Karbon Döngüsü
Sorular Öğrencilerin Yanlış Kavramları • Okuma Testi • Çoktan Seçme • Bölümün Sonu

2. eTekst

Kitabınızı online okuyunuz, araştırınız, notlar alınız, kitabı vurgulayınız ve daha fazlası.

3. Çalışma Alanı

Pratik Testler • Birikimli test • BioFlix -D Animasyonları • MP3 Özel Ders Seksiyonları • Videolar • Aktiviteler • Araştırmalar • Lab medyası • Sesli Sözlük • Kelime Çalışma Araçları • Sanat

56

Koruma Biyolojisi ve Küresel Değişim



▲ **Şekil 56.1 Henüz yeni tanımlanmış olan bu kuş türünün geleceği ne olacak?**

ANAHTAR KAVRAMLAR

56.1 İnsan faaliyetleri Dünya'daki biyolojik çeşitliliği tehlike altına sokmaktadır

56.2 Populasyonları koruma stratejisi, populasyon büyüklüğü, genetik çeşitlilik ve kritik habitatlar üzerine odaklanmıştır

56.3 Çoklu ekosistemleri esas alarak bölgesel koruma yapmak, biyoçeşitliliği sürdürmeye yardım eder

56.4 Dünya, insan faaliyetleri sonucu olarak hızla değişiyor

56.5 Sürdürülebilir kalkınma, biyoçeşitliliği koruyarak insanların yaşamını iyileştirebilir

GENEL BAKIŞ

Altın Bakış

Tropikal ormanın derinliklerinde bir kuş, kanatlarını katlayarak bir dal üzerinde tünekliyor. Hareketi hisseden koruma biyologu, altın bakışını kısa bir süre durdurarak ağacın dalını dürbünüyle tanıyor. Şimdiye dek tanımlanmamış bir kuş olan füme renkli kırmızı gerdanlı bal kuşu (*Melipotes carolae*), geriye doğru bakıyor (Şekil 56.1). Amerikan, Endonezyalı ve Avustralyalı biyologlardan oluşan bir ekip, 2005 yılında, Endonezya'daki uzak bir dağ silsilesindeki yaşayan saklı zenginliği kataloglamak için bir ayını geçirdiklerinde, buna benzer birçok an yaşadı. Onlar, bal kuşuna ilave olarak, düzinelerce yeni kurbağa, kelebek türü ve aralarında birkaç yeni palmiyenin de bulunduğu bitki türlerini keşfetti.

Bilim insanları, şimdiye dek, 1.8 milyon kadar canlı türü tanımlamış ve usule uygun olarak isimlendirmiştir. Bazı biyologlar, günümüzde 10 milyondan daha fazla türün var olduğunu düşünürken, bazıları bu sayının 100 milyon kadar yüksek olduğunu tahmin etmektedir. Tür yoğunluğunun en büyük olduğu yer, tropiklerdir. Maalesef, tropikal ormanlar, büyüyen insan populasyonlarını desteklemek ve onlara yer açmak için korku verici bir hızla kesilmektedir. Endonezya'da ormanları yok etme hızı, dünyadaki en yüksek olanlar arasında yer almaktadır (Şekil 56.2). Eğer ormanların bu şekilde ortadan kaldırılması kontrolsüz olarak devam ederse, füme renkli bal kuşu ve Endonezya'da yeni keşfedilmiş olan diğer türlere ne olacaktır?

İnsan faaliyetleri, biyosferde, beslenmeyle ilgili yapıyı, enerji akışını, kimyasal döngüyü ve doğal karışıklığı – bizim ve diğer tüm türlerin bağlı olduğu ekosistem süreçlerini- değiştirmektedir (bakınız Bölüm 55). Biz, fiziksel olarak Dünya'nın karasal yüzeyinin nerdeyse yarısını değiştirmiş durumdayız; ve erişilebilir tüm yüzey tatlısularının yarısından fazlasını kullanmaktayız. Aşırı avlanmadan dolayı okyanuslardaki büyük balıkçılık stokları daralmaktadır. Bazı tahminlere göre, biz, 65.5 milyon yıl önce Kretase periyoduna yakın olarak gerçekleşmiş olan büyük asteroitin tetiklediği kitlesel yok oluştakinden daha fazla sayıda türü yok olma tehlikesi altına sokabiliriz (bakınız Şekil 25.16).

Biyoloji, yaşam bilimidir. Böylece, bu son bölümümüzde, yaşamı korumayı araştıran bir disiplin üzerinde yoğunlaşmayı uygun gördük. **Koruma biyolojisi**, tüm düzeylerdeki biyolojik çeşitliliği korumak için ekoloji, fizyoloji, moleküler biyoloji, genetik ve evrimsel biyolojiyi bütünleştirir. Ekosistemdeki süreçlerin sürdürülebilmesi ve biyoçeşitlilik kaybının önüne



▲ Şekil 56.2 **Bir Endonezya şehri olan Batı Kalimantan'da tropikal ormanların kesilerek yok edilmesi.**

set çekmek için harcanan çabalar, aynı zamanda, yaşam bilimlerini sosyal bilimlere, ekonomiye ve beşeri bilimlere bağlar.

Bu bölümde, biyoçeşitlilik krizine yakından göz atacağız ve tür kaybı hızını yavaşlatmak için uygulanan bazı koruma stratejilerini inceleyeceğiz. Aynı zamanda, insan aktivitelerinin iklimsel değişim, ozon azalması ve diğer küresel boyuttaki süreçlerle çevreyi nasıl değiştirdiğini inceleyeceğiz ve bu değişikliklerin Dünya'daki yaşamı nasıl etkileyebildiğini tartışacağız.

KAVRAM **56.1**

İnsan faaliyetleri Dünya'daki biyolojik çeşitliliği tehlike altına sokmaktadır

Ortadan kalkma, canlıların ilk ortaya çıktığından beri gerçekleşen doğal bir olaydır; günümüzdeki biyoçeşitlilik krizinden sorumlu olan, ortadan kalkma *hızının* yüksek olmasıdır (bakınız Bölüm 25). Biz sadece günümüzde mevcut olan türlerin sayısını tahmin edebildiğimizden, tür kaybının gerçek hızını saptayamayız. Bununla birlikte, ortadan kalkma hızının yüksek olduğunu; insan faaliyetlerinin Dünya'daki her düzeydeki biyoçeşitliliği tehlike altına soktuğunu kesinlikle bilmekteyiz.

Biyoçeşitliliğin Üç Düzeyi

Biyoçeşitlilik –biyolojik çeşitliliğin kısaltılmış şekli- belli başlı üç düzeyde değerlendirilebilir: genetik çeşitlilik, tür çeşitliliği ve ekosistem çeşitliliği (**Şekil 56.3**).

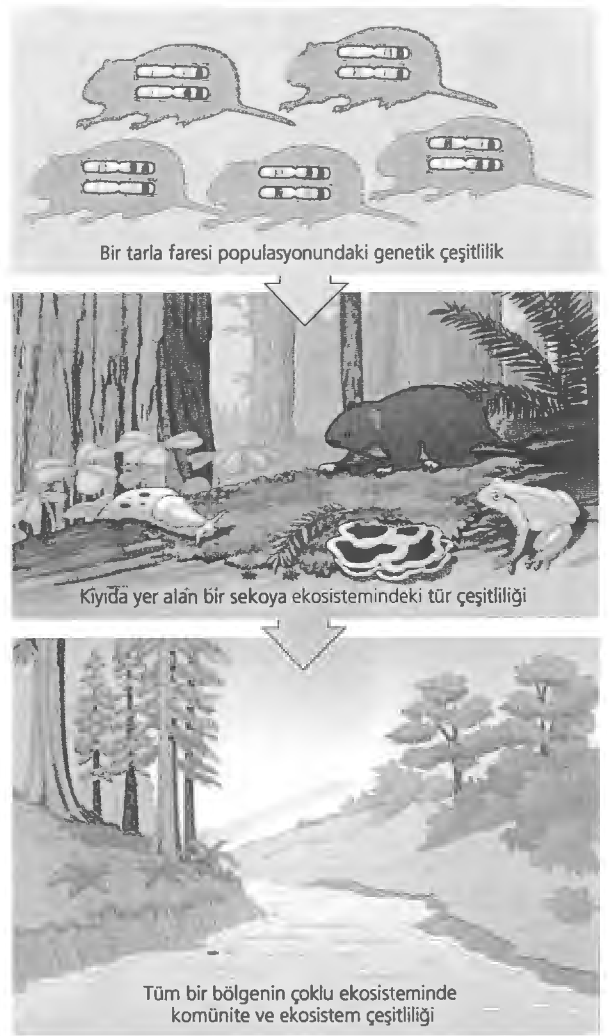
Genetik Çeşitlilik

Genetik çeşitlilik sadece populasyon *içerisindeki* bireysel genetik varyasyonları değil, aynı zamanda, lokal koşullara uyumu sağlayan adaptasyonlara sahip olan populasyonlar *arasındaki* genetik varyasyonları da kapsar (bakınız Bölüm 23). Eğer bir populasyon ortadan kalkarsa, o zaman, tür, mikro evrimleşmeyi olası kılan genetik çeşitliliğin bir kısmını kaybetmiş olabilir. Genetik çeşitlilikteki bu erozyon ise türün uyumsal potansiyelini azaltır.

Tür Çeşitliliği

Halk, biyoçeşitlilik krizinin merkezinde tür çeşitliliğinin olduğunun –bir ekosistemdeki ya da biyosferdeki türlerin çeşitliliği- farkındadır (bakınız Bölüm 54). Ortadan kalkan tür sayısı arttıkça, tür çeşitliliği azalır. Birleşik Devletlerin Tehlike Altındaki Türler Yasası (ESA), **tehlike altındaki türü (endangered species)**, "yayılış alanının tümünde ya da önemli bir kısmında yok olma durumundaki tür" olarak tanımlar. ESA, aynı zamanda, **tehlike altına girebilecek türleri (thereatened species),** gelecekte, yayılış alanlarının tümünde ya da önemli bir kısmında tehlike altında olabilecek türler olarak tanımlamıştır. Aşağıda verilmiş olan birkaç istatistiki bilgi, tür kaybı sorununu gözler önüne sermektedir:

- Doğanın ve Doğal Kaynakların Korunması için Uluslararası Birliğe (International Union for Conservation of Natura and Natural Resources) (IUCN) göre, dünyada bilinen 10.000 kuş türünün %12'si ve bilinen 5500 memeli hayvan türünün %21'i yok olma tehlikesi altındadır.



▲ **Şekil 56.3 Biyoçeşitliliğin üç düzeyi.** En üstteki diyagramda aşırı büyük olarak gösterilen kromozomlar, populasyon içerisindeki varyasyonları sembolize etmektedir.

- Bitki Koruma Merkezinin yakın zamanda yürüttüğü bir çalışma, Birleşik Devletlerde bilinen yaklaşık 20.000 bitki türünden 200 tanesinin, böyle kayıtlar tutulmaya başlandığından beri, ortadan kalkmış olduğunu; 730 bitki türünün ise yok olma tehlikesi altında olduğunu ya da gelecekte yok olma tehlikesi altına girebileceğini göstermektedir.
- Dünyadaki bilinen tatlısu balık türlerinin yaklaşık % 30'undan daha fazlası, tarihsel zaman sürecinde ya nesli tükenmiştir ya da ciddi tehlike altındadır.
- Kuzey Amerika'da, tatlısularda yaşayan 123 hayvan türünün 1900'den bu yana soyu tükenmiştir ve yüzlerce tür de yok olma tehlikesi altına girebilecek durumdadır. Kuzey Amerika tatlısu faunası için ortadan kalkma hızı, karasal hayvanlarınkinden beş kat daha yüksektir.
- *Science* dergisindeki 2004 yılında yayınlanmış olan ve amfibilerin 500'den fazla bilim insanı tarafından küresel

boyutta değerlendirildiği rapora göre, bilinen tüm amfibi türlerinin %32'si tehlike altındadır ve birçok tür ortadan kalkmaya çok yakındır.

Ekosistem Çeşitliliği

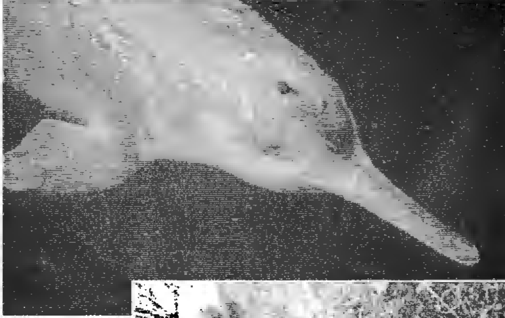
Biyosferin ekosistemlerinin çeşitliliği, biyolojik çeşitliliğin üçüncü düzeyini oluşturur. Bir ekosistem içerisindeki farklı türlerin populasyonları arasındaki birçok etkileşimden dolayı, bir türün lokal olarak ortadan kalkması ekosistemdeki diğer türler üzerinde olumsuz etkiye sahip olabilir (bakınız Şekil 54.17). Örneğin "uçan tilkiler" denen yarasalar, Pasifik adalarında lüks yiyecek olarak gittikçe artar oranda avlanmaktadır; oysa bu yarasalar adada önemli tozlaştırıcı olup bitki tohumlarının yayılmasını sağlamaktadır (**Şekil 56.5**). Koruma biyologları, uçan tilkilerin yok olmasının, Samoan Adalarının yerli bitkilerine zarar vereceğinden korkmaktadır; bu adadaki ağaç türlerinin beşte dördünün tozlaşmasının sağlanması ve tohumlarının yayılması uçan tilkilere bağlıdır.

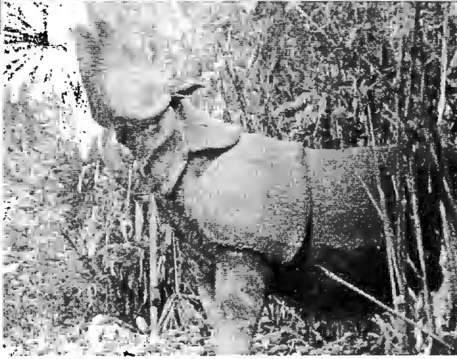
Bazı ekosistemler, insanlar tarafından çok aşırı derecede etkilenmiş durumdadır; diğerleri de hızlı adımlarla değiştirilmektedir. Avrupalıların yerleşmesinden bu yana, Birleşik Devletlerdeki sulak alanların yarısından daha fazlası, tarımda ve diğer alanlarda kullanmak üzere kurutulmuştur. Kaliforniya, Arizona ve New Mexico'da akarsu kıyılarındaki yerli komünitelerin yaklaşık %90'ı, aşırı otlatma, sel baskınlarının kontrolü, su yataklarının değiştirilmesi, yer altı su seviyesinin aşağı düşürülmesi ve yerli olmayan bitki türlerinin ortama sokulması nedeniyle etkilenmiştir.

Filipin kartalı



Yangtza Nehri yunusu





Java gergedanı

▲ **Şekil 56.4 Yok olma tehlikesindeki yüz kalp atışı.** Bunlar, E. O. Wilson'un Yüz Kalp Atışı Kulübü adını verdiği kulübün, üç üyesidir. Bu türlerin, Dünya'da 100'den daha az sayıda bireyi kalmıştır. Yangtza Nehri yunusunun bir zamanlar tamamen ortadan kalkmış olduğu sanılıyordu; fakat 2007 yılında birkaç bireyinin görüldüğü kaydedildi.

? *Bir türün gerçekten de ortadan kalkmış olduğunu kaydetmek için mekansal ve zamansal olarak hangi faktörleri göz önüne almanız gerekir?*

Biyoçeşitlilik ve İnsan Refahı

Biyoçeşitlilik kaybı konusunda neden özel bir ilgi göstermeliyiz? Bir neden, Harvard Üniversitesinden biyolog E.O Wilson'un söylediği gibi *canlıyı sevmektir* (*biophilia*); yani doğaya ve tüm yaşam formlarına bağlantı sağlayan hislerimizdir. Diğer türler önemlidir ve korunmalıdır şeklindeki kavram, biyoçeşitliliği korumamız gerektiği konusundaki ahlaki tartışmanın temelini ve birçok dinde yaygın olarak rastlanan bir konudur. Aynı zamanda, gelecekteki insan kuşakları için endişe vardır. Norveç'in eski başbakanlarından G.H. Brundtland eski bir atasözünü şu şekilde yorumlamıştır: "Biz, gezegenimizi atalarımızdan aldığımız bir hediye olarak değil çocuklarımızdan aldığımız bir borç olarak düşünmemiz gerekir." Böyle felsefi ve ahlaki gerekçelere ilave olarak, tür ve genetik çeşitlilik bize birçok pratik yararlar sağlar.

Tür Çeşitliliğinin ve Genetik Çeşitliliğin Faydaları

Tehlike altında olan birçok türün, potansiyel olarak, insanın kullanımı için yiyecek, lif ve ilâç kaynağı olması, biyoçeşitliliği çok önemli doğal kaynak yapmaktadır. Eğer biz, zirai türlere yakından akraba olan yabanıl bitki populasyonlarını kaybedersek, hastalıklara dayanıklı ürünlerin geliştirilmesinde olduğu gibi ürün kalitesini geliştirmede kullanabileceğimiz genetik kaynakları kaybederiz. Örneğin, bitki ıslahçılar, pirinçte (*Oryza sativa*) etkili olan tehlikeli çimen virüsünün



▲ **Şekil 56.5 Yok olma tehlikesindeki "uçan tilki" yarasası (*Pteropus mariannus*), bitkilerin tozlaşmasını sağlayan önemli bir türdür.**

yıkıcı salgınına, bu türün 7000 populasyonunu tarayarak ve onun virüse dirençli olan yakın akrabalarını saptayarak cevap verdi. Bu türün tek bir akrabası olan Hindistan pirincinin (*Oryza nivara*) bir populasyonunun, bu virüse karşı dayanıklı olduğu bulundu; ve bilim insanları, ıslah çalışmalarıyla dirençli olan ticari pirinç varyetelerini üretmeyi başardı. Hastalığa dirençli olan orijinal populasyon, bugün, doğada galiba ortadan kalkmıştır.

Birleşik Devletlerdeki eczanelerde hazırlanan tüm reçetelerin %25'i, köken olarak bitkilerden elde edilen maddeleri içermektedir. Araştırmacılar, 1970'li yıllarda, Afrika sahillerine yakın bir yer olan Madagaskar'da yaşayan gül renkli Cezayir menekşesinin içerdiği alkaloitlerin, kanser hücrelerinin gelişimini durdurduğunu keşfettiler (**Şekil 56.6**). Bu keşif, Hodgkin lenfoması ve çocukluk lösemisi gibi potansiyel olarak öldürücü iki kanser türünün tedavi edilmesine ve çoğu vakada da hastalığın geriletilmesine yol açmıştır. Bu türlerin kaybolması demek, onların ilaç olarak fayda sağlama olasılığının da ortadan kalkması demek olacaktır.

Her tür kaybı, özgün genlerin kaybı demektir; üstelik bu genlerin bazıları, son derece faydalı proteinleri kodlayabilir. Taq polimeraz enzimi, ilk kez, Yellowstone Ulusal Parkında bulunan bir sıcak su kaynağında yaşayan *Thermus aquaticus* isimli bakteri türünden elde edilmiştir. Otomatikleştirilmiş PCR işlemi için gerekli yüksek sıcaklıklarda kararlılığını koruduğundan bu enzimin polimeraz zincir reaksiyonları (PCR) için bulunması zorunludur (bakınız Şekil 20.8). Çeşitli ortamlarda yaşayan prokaryotların diğer birçok türünden elde edilen DNA, proteinlerin seri üretiminde kullanılmaktadır; bu proteinler ise yeni ilaçların yapımında, besin maddesi olarak, petrol yerine, diğer endüstriyel kimyasal maddeler olarak ve başka ürünler olarak kullanılmaktadır. Bununla birlikte, milyonlarca tür henüz biz onları keşfetmeden önce ortadan kalkmış olabileceğinden; biz, genlerin özgün kütüphanelerinde bulunan çok kıymetli genetik potansiyeli kaybedebiliriz.

Ekosistemlerin Sunduğu Hizmetler

Bireysel türlerin insanlara sağlamış olduğu faydalar, önemlidir; fakat, bireysel türü korumak, ekosistemleri korumak için nedenlerin sadece bir parçasını oluşturur. İnsanlar Dünya'daki ekosistemlerde ortaya çıkmıştır; biz yaşamımızı sürdürmek için, sistemlere ve onların barındırdıkları canlılara güveniriz. **Ekosistem hizmetleri**, doğal ekosistemlerde insan yaşamını sürdürmeğe yardım eden tüm süreçleri kapsar. Ekosistemler, havamızı ve suyumuzu temizler. Atıklarımızı ayrıştırır ve detoksifiye eder; aşırı hava koşullarının ve sel baskınlarının etkilerini indirger. Ekosistemlerdeki canlılar, ürünlerimizin tozlaşmasını sağlar, zararlıları kontrol eder, topraklarımızı oluşturur ve korur. Ayrıca, çeşitlilik gösteren bu hizmetler, bedava sağlanmaktadır.



◄ **Şekil 56.6 Gül renkli Cezayir menekşesi (*Catharanthus roseus*), hayat kurtaran bir bitkidir.**

Belki de, doğal ekosistemlerin bu hizmetleri için para ödemediğimizden olsa gerek genellikle onların kıymetini bilmeyiz. Ekolog Robert Costanza ve çalışma arkadaşları, 1997'de Dünya'daki ekosistem hizmetlerinin değerinin yıl başına 33 trilyon $ olduğunu hesaplamıştır; bu değer o zamandaki, Dünya'daki tüm ülkelerin gayri milli hasılaları toplamının (18 trilyon $) yaklaşık iki katına karşılık gelmektedir. Hesaplamayı daha küçük ölçekte yapacak olursak, biraz daha gerçekçi olabilir. New York City, 1996 yılında, Catskill Dağlarında bulunan ve şehir içme suyunun büyük bir kısmını sağlayacak olan bir araziyi satın alıp habitatı restore etmek için 1 milyar dolardan daha fazla para ödedi. Bu yatırımın yapılması, sulardaki kirliliğin atık lağım sularıyla, pestisitlerle ve gübrelerle artışına bağlı olarak gündeme gelmiştir. Ekosistem hizmetlerini kullanmak suretiyle suların doğal yollardan temizlenmesini sağlamak, bu şehre 8 milyar $ kazandırmıştır; aksi takdirde yeni bir su arıtım fabrikası kurmak ve bu fabrikayı işletmek için yılda 300 milyon $ harcama yapmak gerekecekti.

Ekosistemlerin işleyişi ve dolayısıyla ekosistemlerin bu hizmetleri verme kapasitelerinin biyoçeşitliliğe bağlı olduğuna ilişkin kanıtlar artmaktadır. İnsan faaliyetleri nedeniyle biyoçeşitlilik indirgendikçe, uydumuzdaki ekosistemlerin kendi yaşamımız için çok önemli süreçleri yerine getirme kapasitesi de indirgenmektedir.

Biyolojik Çeşitlilik İçin Tehlikeler

İnsanların farklı birçok aktivitesi, lokal, bölgesel ve küresel ölçeklerde biyolojik çeşitliliği tehlike altına sokar. Bu faaliyetlerin yarattığı tehlikeler, dört ana grupta toplanabilir: habitat kaybı, yabancı türlerin sokulması, aşırı avlanma ve küresel değişim.

Habitat Kaybı

Habitatın insanlar tarafından değiştirilmesi, biyosferdeki biyoçeşitlilik için tek başına en büyük tehlikedir. Habitat kaybı, tarım, kentsel gelişim, ormancılık, madencilik ve çevre kirliliği tarafından meydana getirilmektedir. Küresel iklim değişikliği, günümüzde, habitatları değiştirmektedir ve bu yüzyıldan sonra daha da büyük etkiye sahip olacaktır. Alternatif bir habitat bulunmadığı zaman ya da eğer bir tür yer değiştirme yeteneğine sahip değilse, habitat kaybı, türün ortadan kalkması anlamına gelebilir. IUCN, son birkaç yüzyıl içerisinde soyu tükenmiş, tehlike altına girmiş, hassas duruma gelmiş ya da nadir olarak tanımlanan türlerin %73'ünün fiziksel habitatlarının tahrip edilmiş olduğunu bildirmektedir.

Habitat kaybı ve habitatların parçalara bölünmesi, çok büyük bölgelerde meydana gelebilir. Orta Amerika ve Meksika'nın tropikal kurak ormanlarının yaklaşık %98'i tıraşlanmıştır (kesilmiştir). Meksika'nın Veracruz eyaletindeki



▲**Şekil 56.7 Los Angeles'ın eteğindeki tepelerde habitatların parçalara bölünmesi.** Vadideki gelişme, canlıların yaşadıkları alanı yamaçtaki dar şeritlerle sınırlayabilir.

tropikal yağmur ormanının sığır çiftlikleri için temizlenmesi, orijinal ormanın %90'ından fazlasının kaybedilmesiyle ve ormanın izole nispeten küçük yamalar şeklinde kalmasıyla sonuçlanmıştır. Diğer doğal habitatlar da insan aktiviteleriyle parçalara bölünmüştür (Şekil 56.7).

Habitat parçalarındaki daha küçük populasyonların lokal olarak kaybolma olasılıkları daha yüksek olduğundan, habitatların parçalara bölünmesi, hemen hemen tüm vakalarda tür kayıplarına yol açar. Avrupalılar, Kuzey Amerika'ya ilk vardıkları zaman güney Wisconsin'in yaklaşık 800.000 ha alanı çayırlarla kaplıydı; fakat, şimdi bu alan, orijinal alanının %0.1'inden daha az bir kısmını işgal etmektedir. Wisconsin'de arta kalan 54 tane çayırda 1948-1954 yılları arasında bitki çeşitliliği ile ilgili çalışma yürütülmüş ve bu çalışma 1987-1988'de tekrarlanmıştır. Bu iki çalışma arasında geçen zaman süresi içerisinde kalan çayırlar, sahip olduğu bitki türlerinin %8-60'ını kaybetmiştir.

Habitat kaybı, aynı zamanda, sucul biyoçeşitlilik için büyük tehlikedir. Dünya'nın en fazla tür zenginliğine sahip sucul komüniteler arasında yer alan dünyadaki mercan resiflerinin yaklaşık %93'ü, insan faaliyetlerinden zarar görmüştür. Bu tahribat, günümüzdeki hızıyla devam ederse, denizel balıkların üçte birine ev sahipliği yapan mercan resiflerinin %40-50 kadarı gelecek 30-40 yıl içerisinde ortadan kalkabilir. Tatlısu habitatları, aynı zamanda, genellikle barajların ve rezervuarların yapılması, kanal modifikasyonları ve günümüzde dünyadaki nehirlerin çoğunu etkileyen su akışının düzenlenmesi nedeniyle kaybedilmiştir. Örneğin Birleşik Devletlerin güneydoğusunda yer alan Mobil Nehri havzası boyunca inşa edilmiş olan 30'dan daha fazla sayıda baraj, nehrin derinliğini ve akışını değiştirmiştir; bu durum, 40'dan fazla midye ve salyangoz türün yok olmasına yardım etmiştir.

Yabancı Türlerin Sokulması

Bazen egzotik türler ya da yerli olmayan türler olarak da adlandırılan **yabancı türler**, insanlar tarafından türün doğal olarak bulunduğu alanlardan alınıp yeni coğrafik bölgelere bilerek ya da kazara taşınmış olan türlerdir. İnsanların gemiyle ve uçakla yapmış oldukları seyahatler, türlerin taşınmasını hızlandırmıştır. Onların yerli habitatlarda populasyonlarını sınırlayan avcılar, parazitler ve patojenler bulunmadığından, bu şekilde taşınmış olan türler, yeni bölgelere hızla yayılabilir.

Yeni ortamlara sokulmuş olan bazı türler, yerli organizmaları avlayarak ya da kaynakları kullanmada onlara üstün gelmek suretiyle kendileri için yeni olan komüniteyi tahrip eder. Kahverengi ağaç yılanı, İkinci Dünya Savaşından sonra askeri kargoda "kaçak yolcu" olarak Güney Pasifikin diğer kısımlarından Guam adasına tesadüfen girdi (Şekil 56.8a). O tarihten beri, yerli yılan türlerine sahip olmayan Guam'da bu yılanların avladığı 12 kuş türü ve 6 kertenkele türünün soyu tükenmiştir. Süzüntü ile beslenen bir yumuşakça olan zarar verici zebra midyesi, Kuzey Amerika'nın Great Lakes denen göllerine büyük olasılıkla Avrupa'dan gelen gemilerin balast suyu içerisinde 1988 yılında girdi. Zebra midyeleri, çok yoğun koloniler oluşturarak tatlısu ekosistemlerinin bozulmasına yol açmış ve yerli sucul türleri tehlike altına sokmuştur. Midyeler aynı zamanda su taşıyan yapıları tıkayarak, evsel ve endüstriyel su temininde milyarlarca dolarlık zarara neden olmuştur.

İnsanlar, birçok türü, çok iyi niyetlerle yeni ortamlara sokmuştur; fakat bunun felaketle sonuçlanan etkileri olmuştur. Birleşik Devletlerin Tarım Dairesi, oldukça geniş alana sahip çoklu ekosistemlerin bulunduğu Birleşik Devletlerin güney eyaletlerinde erozyonu kontrol altına almak amacıyla kudzu denen bir Asya bitkisini alana soktu (Şekil 56.8b). Avrupa sığırcığı, Shakespeare'in oyunlarında bahsedilen tüm



(a) Guam'a kargo içerisinde sokulmuş kahverengi ağaç yılanı



(b) Alana sokulduktan sonra Güney Carolina'da çok aşırı gelişen kudzu

▲**Şekil 56.8 Ortama sokulmuş iki tür.**

bitki ve hayvanların tümünü tanıtmaya niyetlenen bir sivil grup tarafından 1890 yılında New York'taki Central Parka getirildi. Bu tür, Kuzey Amerika'ya baştanbaşa hızla yayılmıştır; populasyonlarındaki birey sayısı, şimdi, 100 milyonu aşmış ve birçok yerli ötücü kuş türünün yerini almıştır.

Yeni alanlara sokulan türler, dünya çapında bir sorundur ve 1750 yılından beri kaydedilmiş olan ortadan kalkma olaylarının yaklaşık olarak %40'ına, alana sokulmuş olan türler katkı yapmıştır. Bu olayın verdiği zararların ve kontrol altına alma çabalarının maliyeti her yıl için milyarlarca dolardır. Sadece Birleşik Devletlerde ortama dışarıdan sokulmuş olan 50.000'den daha fazla sayıda tür vardır.

Aşırı Avlanma

Aşırı avlanma terimi, genellikle, yabanıl canlıların insan tarafından avlanma (hasat edilme) oranlarının bu türlerin populasyonlarının bu miktarları tekrar yerine koyma yeteneğini aşması şeklinde tanımlanır. Küçük adalar gibi habitatlara sınırlanmış olan türler, aşırı avlanmaya karşı özellikle duyarlıdır. Böyle türlerden birisi, yalancı penguendir; uçamayan, iri ve kanatsız bir deniz kuşu olan bu tür, Kuzey Atlas Okyanusundaki adalarda bulunmaktaydı. İnsanlar 1840'lı yıllara değin, tüyleri, yumurtaları ve eti için nesli tükeninceye dek yalancı pengueni avladı.

Aşırı avlanmaya karşı, fil, balina ve gergedan gibi üreme hızları düşük olan iri vücutlu canlılar çok duyarlıdır. Dünya'nın en büyük karasal hayvanı olan Afrika fillerinin sayısının azalması, aşırı avlanmanın etkisinin klasik örneğidir. Büyük ölçüde fildişi ticaretinden dolayı, fil populasyonları Afrika'nın çoğu kısmında son 50 yıl boyunca azalmıştır. Yeni fildişi satışının uluslararası düzeyde yasaklanması, kaçak avcılıkta artışla sonuçlanmıştır; böylece orta ve doğu Afrika'nın çoğu yerinde yasaklamanın çok az etkisi olmuştur. Fil sürülerinin katliamdan yüzyıla yakın bir süredir iyi bir şekilde korunduğu tek yer olan Güney Afrika'da, fil populasyonları kararlılıklarını korumuş ya da artış göstermiştir (bakınız Şekil 53.8).

Koruma konusunda çalışan biyologlar, tehlike altındaki türlerden alınmış dokuların kökenini izlemek için moleküler genetiğin aletlerini kullanmaktadır. Washington Üniversitesindeki araştırmacılar, fil gübresinden izole edilen DNA'yı kullanarak Afrika fili için bir DNA referans haritası oluşturmuştur. Onlar, yasal yoldan ya da kaçak olarak avlanmak suretiyle elde edilmiş olan fildişi örneklerinden izole edilmiş DNA'yı bu referans haritası ile karşılaştırarak, birkaç yüz kilometre içerisinde fillerin öldürülmüş olduğu yeri saptayabilirler (**Şekil 56.9**). Benzer şekilde, mitokondriyal DNA'nın (mtDNA) filogenetik analizini kullanan biyologlar, Japon balık marketlerinde satılan bazı balina etlerinin, fin balinası ve kambur balina gibi tehlike altındaki türlerin kaçak olarak avlanmasından elde edildiğini göstermiştir (bakınız Şekil 26.6).

Bir zamanlar bitmez tükenmez sanılan, ticari bakımdan önemli birçok balık populasyonu, aşırı avlanma nedeniyle önemli ölçüde azaltılmıştır. Artış gösteren insan populasyonu nedeniyle protein bakımından zengin yiyecekler için taleplerin artması, uzun ağlarla balıkçılık yapılması ve modern troller gibi yeni balık avlama teknolojilerinin ortaya çıkmasıyla ilintilidir; talepler, bu balık populasyonlarını daha fazla sömürüyü artık sürdüremeyecek seviyelere düşürmüştür.

▼ **Şekil 56.9**

ETKİ

Adli Ekoloji ve Fillerin Kaçak Avlanması



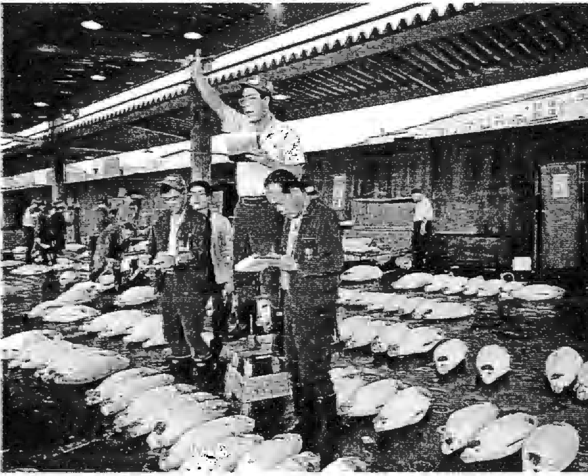
Fillerden kesilerek alınmış fildişlerinin oluşturduğu bu dizi, 2002 yılında kaçak olarak gemiyle Afrika'dan Singapur'a gönderilirken ele geçirilen 6000 kg ağırlığındaki fildişlerinin bir kısmıdır. Araştırmacılar, öncelikle yükün köken olarak yüklendiği yer olan Zambia'daki alanlarda ya da Afrika genelinde fillerin –belki de 6500 kadar fil-, fildişi için katledip edilmediğini merak etmektedir. Fildişlerinin Afrika genelinden elde edilmiş olması, daha geniş bir kaçakçılık şebekesine işaret eder. Washington Üniversitesinden Samuel Wasser ve arkadaşları, polimeraz zincir reaksiyonunu (PCR) kullanarak fildişlerinden elde ettikleri DNA segmentlerini çoğalttı. Bu segmentler, artarda dizilmiş kısa tekrarlar içeren DNA bölümlerini içermektedir (STR; bakınız Kavram 20.4, ss.420-421); tekrarların sayısı, farklı fil populasyonları arasında değişmektedir. Araştırmacılar, daha sonra, yedi ya da daha fazla lokustaki alleli, coğrafik kökeni bilinen filler için önceden hazırlanmış olan referans DNA veritabanı ile karşılaştırdı. Onların sonuçları, fillerin Afrika genelinden ziyade Zambia'nın ortasından doğu-batı yönünde geçen dar bir banttan geldiğini kesin olarak gösterdi.

NEDEN ÖNEMLİ DNA analizleri, Zambia'daki kaçak avlanma oranlarının önce tahmin edilenden 30 kat daha fazla olduğunu göstermektedir. Bu haber, Zambia devletinin kaçakçılığa karşı gösterdiği çabaların artırılmasına yol açtı. Bu çalışmada kullanılan teknikler gibi teknikler, balinaları, köpekbalıklarını ve orkideleri kapsayan tehlike altındaki birçok türün avlanmasını takip eden koruma biyologları tarafından kullanılmaktadır.

İLAVE OKUMA S. K. Wasser et al., Forensic tools battle ivory poachers, *Scientific American* 399:68-76 (2009); S. K. Wasser et al., Using DNA to track the origin of the largest ivory seizure since the 1989 trade ban, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:4228-4233 (2007).

BAĞLANTI KUR Şekil 26.6 (s. 539), elde edilmiş örneklerin referans DNA veritabanı ile karşılaştırmada koruma biyologlarının DNA analizlerini kullanmasına ilişkin bir başka örneği tanımlamaktadır. Bu örneklere benzer nasıl denir ya da farklı nasıl denir? Böyle adli metotların kaçak avcılığın diğer şüpheli vakalarında kullanılmasında hangi sınırlamalar mevcut olabilir?

Son bir kaç on yıllık döneme kadar, Kuzey Atlantik mavi yüzgeçli orkinos, ticari önemi olmayan sportif amaçlı bir balık olarak düşünülürdü ve kedi yiyeceği olarak etinin pounduna bir kaç sent ödenirdi. Ancak, toptan satıcılar 1980'li yıllarda, Japonya'ya suşi ve saşimi yapımı için özel taşıma uçaklarıyla taze dondurulmuş mavi yüzgeçli orkinos göndermeye başladı. Şimdi, piyasada, bu balığın poundu 100 $



▲ **Şekil 56.10 Aşırı avlanma.** Kuzey Atlantik mavi yüzgeçli orkinos balığı, Japon balık pazarında müzayede yoluyla satılmaktadır.

dolara çıkmıştır (**Şekil 56.10**). Böyle yüksek fiyatların teşviki sayesinde artış gösteren avlanma nedeniyle, Kuzey Atlantik mavi yüzgeçli orkinos balığı populasyonunun, 1980'deki populasyon büyüklüğünün %20'sinden daha aşağıya düşmesi sadece on yıl almıştır. Newfoundland'da 1990'lı yıllarda kuzey morina balıkçılığının çöküşü, bir zamanlar yaygın olan bir türün aşırı avlanmasının diğer bir örneğidir.

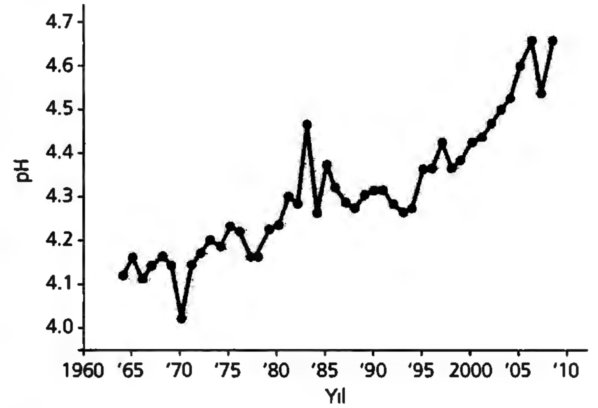
Küresel Değişim

Biyolojik çeşitlik için dördüncü tehlike küresel değişimdir ve Dünya'daki ekosistemlerin dokusunu bölgesel ölçekten küresel ölçeğe kadar değiştirir. Küresel değişim, iklimdeki, atmosfer kimyasındaki ve Dünyanın yaşamı sürdürmek için mevcut kapasitesini indirgeyen geniş ekolojik sistemlerdeki değişiklikleri kapsar.

Endişeye neden olan küresel değişimin ilk tiplerinden bir tanesi, *asit yağışıdır*; bu durumda ortama, pH'sı 5.2'den daha düşük olan yağmur, kar, dolu ya da sis düşer. Odun ve fosil yakıtların yakılması, havaya kükürt ve azot oksitleri salar; bunlar, havadaki su ile reaksiyona girerek sülfürik ve nitrik asitleri meydana getirir. Bu asitler, sonunda Dünya'nın yüzeyine düşerek bazı sucul ve karasal organizmalara zarar verir.

Ekologlar, 1960'lı yıllarda, Birleşik Devletlerin orta batısında yer alan fabrikalardan gelen hava kirliliğinden dolayı doğu Kanada'daki göllerde bulunan ölen canlıları saptadı. Örneğin, yumurtadan yeni çıkmış alabalıklar, pH 5.4'ün altına düştüğünde ölürler. Kuzey Norveç ve İsveç'teki göller ve akarsular, Büyük Britanya ve orta Avrupa'da meydana gelen kirlilikten dolayı balıklarını kaybetmektedir. Kuzey Amerika ve Avrupa'nın büyük alanlarına düşen yağışların pH'sı, 1980 yılı itibariyle, ortalama olarak 4.0-4.5 arasında değişmekteydi ve bazen 3.0 gibi düşük değerlere inmekteydi. (pH'yı gözden geçirmek için, bakınız Kavram 3.3.)

Çevresel düzenlemeler ve yeni teknolojiler, son on yılda, birçok ülkeye kükürt dioksit emisyonlarını azaltma imkanı vermiştir. Birleşik Devletlerde, kükürt dioksit emisyonları, 1993 ve 2008 yılları arasında %40'dan fazla azalmış ve yağışların asitliğini kademeli olarak indirgemiştir (**Şekil 56.11**). Bu-



▲ **Şekil 56.11 Hubbard Brook, New Hampshire'de yağışın pH'sındaki değişim.** Halen daha çok asidik olmasına karşın, Birleşik Devletlerin bu kuzeydoğu kısmındaki yağışların pH'sı, otuz yıldan daha fazla sürede artış göstermiştir.

nunla birlikte, ekologlar, sucul ekosistemlerin iyileşerek eski haline dönmesinin on yıllar alacağını tahmin etmektedir. Bu arada, Birleşik Devletlerdeki azot oksitlerin emisyonu artmakta; kükürt dioksit emisyonları ve asit yağışlar, orta ve doğu Avrupa'daki ormanlara zarar vermeye devam etmektedir.

Dünya'nın biyolojik çeşitliliğindeki küresel değişimin önemini Kavram 56.4'de küresel iklim değişikliği ve ozon tabakasının incelmesi gibi faktörleri inceleyeceğimiz yerde ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

KAVRAM KONTROLÜ 56.1

1. Biyoçeşitlilik krizini basitçe tür kaybı olarak tanımlamanın niçin çok dar bir tanımlama olduğunu açıklayınız.
2. Biyoçeşitlilik için dört ana tehlikeyi tanımlayın ve her birinin çeşitliliğe nasıl zarar verdiğini açıklayınız.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir balık türünün birisi Akdeniz'de diğeri Karayip Denizinde yaşayan iki populasyonunu düşünün. Şimdi iki senaryo hayal edin: (1) Populasyonlar birbirlerinden ayrı olarak çoğalmaktadır, (2) her iki populasyonun erginleri, üremek üzere Kuzey Atlantik'e yıllık göç etmektedir. Eğer Akdeniz populasyonu nesli tükeninceye kadar avlansaydı, hangi senaryo daha büyük genetik çeşitlilik kaybıyla sonuçlanacaktı? Yanıtınızı açıklayınız.

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 56.2

Populasyonları koruma stratejisi, populasyon büyüklüğü, genetik çeşitlilik ve kritik habitatlar üzerine odaklanmıştır

Populasyon ve tür düzeylerindeki koruma konusu üzerinde çalışan biyologlar, iki ana yaklaşımı kullanmaktadır: küçükpopulasyon yaklaşımı ve azalan –populasyon yaklaşımı.

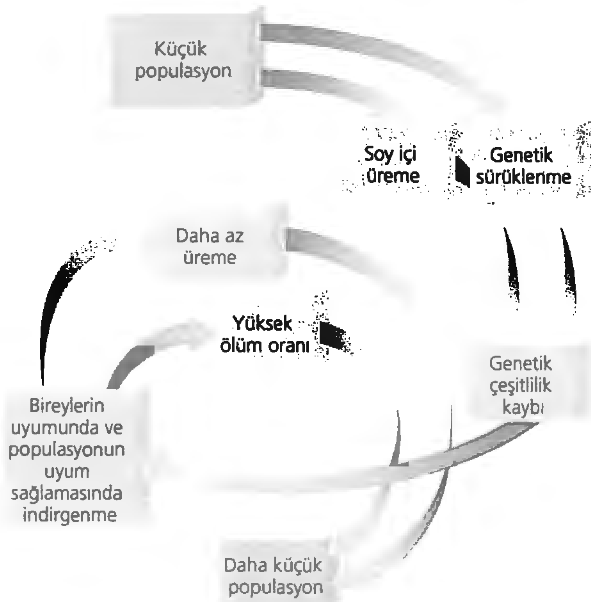
Küçük–Populasyon Yaklaşımı

Küçük populasyonlar, aşırı avlanmaya, habitat kaybına ve Kavram 56.1'de okumuş olduğunuz biyoçeşitlilik ile ilgili diğer tehditlere karşı özellikle hassastır. Böyle faktörler populasyon büyüklüğünü indirgedikten sonra, populasyonun küçük olması, kendisini yok olmaya sürükleyebilir. Küçük-populasyon yaklaşımını benimseyen koruma biyologları, populasyon büyüklükleri ciddi boyutta azaldığında ortadan kalkmaya neden olan süreçler üzerinde çalışır.

Yok Olma Girdabı: Küçük Populasyon Büyüklüğünün Evrimsel Bildirimleri

EVRİM Küçük populasyonlar, soy içi üremeye ve genetik sürüklenmeye karşı hassastır; bu süreçler, populasyonda yaşayan hiçbir birey kalmayıncaya kadar populasyonu küçültüp populasyonu **yok olma girdabına** sürükler (**Şekil 56.12**). Yok olma girdabını yöneten anahtar faktör, yeni patojenlerin ortaya çıkması gibi çevresel değişikliklere evrimsel olarak cevap verme yeteneği sağlayan genetik varyasyonun kaybolmasıdır. Hem soy içi üreme hem de genetik sürüklenme, genetik varyasyonun kaybolmasına neden olabilir (bakınız Bölüm 23) ve populasyon küçüldüğü zaman, onların etkileri daha zararlı olur. Soy içi üreme, çoğunlukla evrimsel uyum değerini azaltır; çünkü yavruların zararlı çekinik özellikler için homozigot olma olasılığı fazladır.

Küçük populasyonların hepsi, düşük genetik çeşitlilikle mahkum edilmemiştir; ve genetik değişkenliğin düşük olması, otomatik olarak, kalıcı küçük populasyonlarla sonuçlanmaz. Örneğin, 1890'lı yıllarda kuzey fil balığının aşırı avlanması sonucunda türdeki birey sayısı 20 gibi düşük bir sayıya indirgenmiştir —bu, açıkça, genetik varyasyonu indirgemiş olan bir darboğazdır. Bununla birlikte, o tarihten beri, kuzey fil balığı



▲**Şekil 56.12 Yok olma girdabına sürükleyen süreçler.**

populasyonu tekrar gelişerek, günümüzde 150.000 civarında bireye ulaşmıştır, ancak onların genetik varyasyonu, düşük düzeyini korumaktadır. Bir takım bitki türlerinin de, kalıtımsal olarak düşük genetik çeşitliliğe sahip oldukları görülmektedir. Tuzlu sazlıklarda iyi gelişim gösteren sicim otunun (*Spartina anglica*) birçok populasyonu, birçok gen lokusu bakımından genetik olarak birbirinin aynıdır. *Spartina anglica*, yaklaşık bir asır önce, hibritleşme ve allopoliploidi yoluyla yalnızca bir kaç atasal bitkiden türemiştir (bakınız Şekil 24.11). Klonlama yoluyla yayılmış olan bu tür, şimdi, Avrupa ve Asya'da gel-gitler sırasında kıyılarda biriken çamurların oluşturduğu geniş alanlarda hakim durumdadır. Böylece, düşük genetik çeşitlilik, her zaman, populasyon büyümesini engellemez.

Vaka Çalışması: *Büyük Çayırtavuğu ve Yok Olma Girdabı*

Avrupalılar Kuzey Amerika'ya vardıklarında, büyük çayırtavuğu (*Tympanuchus cupido*), New England'tan Virginia'ya kadar yaygındı ve kıtanın batısında yer alan çayırlarda baştan-başa yayılmış durumdaydı. Bölüm 23'de okuduğunuz gibi, arazinin tarım için kullanılması, bu türün populasyonlarını parçalara böldü; ve türün bolluğu hızla azaldı. İllionis'te, 19. yüzyılda, milyonlarla ifade edilen büyük çayırtavuğu sayısı, 1993'e gelindiğinde 50'nin altına düşmüştü. Araştırmacılar, İllionis populasyonundaki düşüşün, üreme verimliliğindeki düşüşle bağlantılı olduğunu saptadılar. Bilim insanları, yok olma girdabı hipotezinin test etmek üzere, başka bir yerdeki daha büyük bir populasyondan 271 kuş getirip alana sokarak genetik varyasyonu artırdı (**Şekil 56.13**, bir sonraki sayfada). Bu işlemlerden sonra İllionis populasyonu, tekrar eski durumuna döndü; bu durum, bu türün genetik varyasyon nakli yapılmak suretiyle kurtarılıncaya kadar, yok olma yolunda olduğuna işaret etmektedir.

Yaşayabilir Minimum Populasyon Büyüklüğü

Bir populasyon yok olma girdabına girmeye başlamadan önce ne kadar küçük olmalıdır? Yanıt, organizmanın tipine ve diğer faktörlere bağlıdır şeklinde olacaktır. Besin zincirinin daha yüksek basamaklarında beslenen iri vücutlu avcıların ekseriyetle daha geniş bireysel dolaşım alanı istemesi, düşük populasyon yoğunluğunun ortaya çıkmasına yol açar. Onun için, koruma biyologları, az rastlanan türlerin tümüyle ilgilenmezler. Bununla birlikte, populasyonların hepsi, yaşamlarını sürdürmek için minimum populasyon büyüklüğüne gereksinim duyar.

Bir türün yaşamını sürdürmeyi başardığı, en küçük populasyon büyüklüğünde sahip olduğu birey sayısı, **yaşayabilir minimum populasyon (MVP)** olarak bilinir. Verilen bir tür için MVP, ekseriyetle, birçok faktörü bir arada değerlendiren bilgisayar modellerini kullanmak suretiyle, tahmin edilmektedir. Örneğin, bu hesaplama, yangın ve sel gibi doğal afetlerde küçük populasyonda bulunan kaç tane bireyin öldürülmüş olabileceğine ilişkin bir tahmini içerebilir. Yok olma girdabındayken, kötü iklim koşulları iki ya da üç yıl artarda gelirse MVP'nin altına henüz inmiş olan bir populasyonu ortadan kaldırabilir.

Efektif Populasyon Büyüklüğü

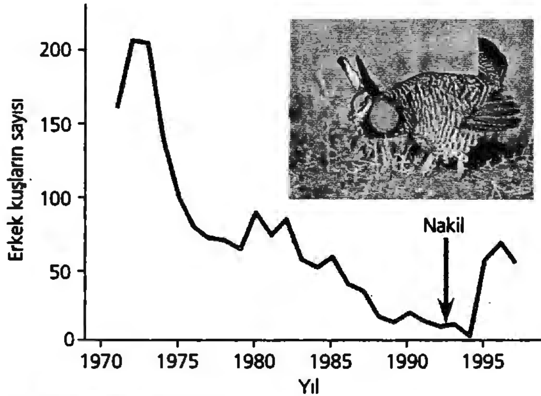
Küçük-populasyon yaklaşımında genetik varyasyon, anahtar konudur. Bir populasyonun *toplam* büyüklüğü, yanlış yola

▼ **Şekil 56.13** **SORGULAMA**

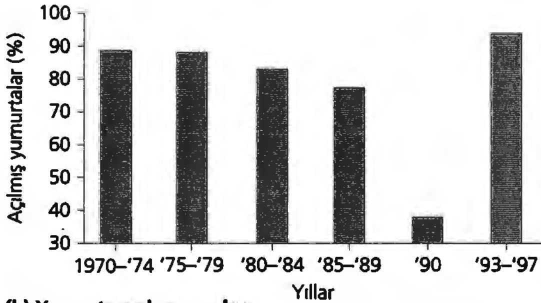
İllinois büyük çayırtavuğu populasyonunun şiddetli düşüşüne ne neden oldu?

DENEY Araştırmacıların gözlemiş olduğu büyük çayırtavuğu populasyonundaki çöküş, yumurtaların açılım oranı olarak ölçülen üreme verimliliğindeki düşüşü yansıtmaktaydı. İllinois'teki Jasper County populasyonundan alınan DNA örneklerinin, müze örneklerindeki tüylerden elde edilen DNA örnekleriyle karşılaştırılması, çalışılan populasyonda genetik varyasyonun düşmüş olduğunu gösterdi (bakınız Şekil 23.11). Ronald Westemeier, Jeffrey Brawn ve arkadaşları, 1992'de, genetik varyasyonu artırmak üzere çayırtavuklarını Minnesota, Kansas ve Nebraska'dan İllinois'e nakletmeye başladı.

BULGULAR Bu nakil olayından sonra (mavi ok), yumurtaların yaşayabilirliği hızla arttı ve populasyon geri dönmeye başladı.



(a) Populasyon dinamiği



(b) Yumurta açılım oranları

SONUÇ Genetik varyasyonun indirgenmiş olması, çayırtavuğunun Jasper County populasyonunu yok olma girdabına düşmesini başlatmıştı.

KAYNAK R. L. Westemeier et al., Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population, *Science* 282:1695–1698 (1998).

EYLEMDEKİ SORGULAMA Inquiry in Action: *Interpreting Scientific Papers* bölümünde bulunan orijinal makaleleri oku ve analiz et.

EĞER ÖYLE İSE? İllinois'de yumurta açılım yüzdesini artırma aracı olarak, nakledilen kuşların kullanılmasının başarısı verildi, niçin İllinois'e hemen ilave kuşlar nakletmeyeceksiniz?

sevk edebilir; çünkü, populasyonun yalnızca belirli üyeleri başarılı bir şekilde ürer ve allellerini yavrulara geçirir. Onun için, MVP'nin anlamlı bir şekilde tahmini için, araştırmacının **efektif populasyon büyüklüğünü** saptaması gerekir; efektif populasyon büyüklüğü, populasyonun üreme potansiyeli üzerine dayanır.

Aşağıdaki formül, üreyen bireylerin eşey oranını, N_e kısaltmasıyla gösterilen efektif populasyon büyüklüğünün hesaplanmasının içine katmıştır:

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m}$$

Formüldeki N_f ve N_m, başarılı bir şekilde üreyen dişi ve erkek bireylerin sayılarını sırasıyla göstermektedir. Toplam büyüklüğü 1000 birey olan ideal bir populasyona bu formül uygulanacak olursa, eğer her birey ürüyorsa ve eşey oranı 500 dişi 500 erkek şeklindeyse N_e, aynı zamanda 1000 olacaktır. Bu durumda, $N_e = (4 \times 500 \times 500)/ (500 + 500) = 1000$. Bu koşullardan sapmanın olması (bireylerin hepsi üremiyorsa ve /ya da eşey oranı 1:1 değilse), N_e'yi indirger. Örneğin, eğer toplam populasyon büyüklüğü 1000 ise, fakat, sadece 400 dişi ve 400 erkek ürüyorsa o zaman $N_e = (4 \times 400 \times 400)/ (400 + 400) = 800$, ya da toplam populasyon büyüklüğünün %80'ni olacaktır. Yaşam hikayesi ile ilgili çok sayıda özellik, N_e'yi etkileyebilir ve N_e'yi hesaplamak için başka formüller, aile büyüklüğünü, olgunlaşma yaşını, populasyon üyeleri arasındaki genetik akrabalığı, coğrafik olarak ayrılmış populasyonlar arasındaki gen akışının etkilerini ve populasyondaki düzensiz değişmeleri hesaba katar.

Gerçekte, üzerinde çalışılan populasyonlarda N_e, her zaman, toplam populasyonun bir kısmıdır. Böylece, küçük bir populasyondaki toplam birey sayısını belirlemek, bir populasyonun ortadan kalkmaması için yeterince büyük olup olmadığı konusunda iyi bir ölçü sağlamaz. Koruma programları, mümkün olduğunca her zaman, en azından, *üreme bakımından aktif olan* bireylerin oluşturduğu yaşayan minimum birey sayısını da içeren toplam populasyon büyüklüklerinin sürdürülmesine çaba harcar. MVP'nin üstünde kalan, varlığını sürdürebilir efektif populasyon büyüklüğünü (*Ne*) korumanın amacı, populasyonların çevresel değişikliklere uyum göstermesine yetecek kadar genetik çeşitliliği bünyelerinde koruması fikrinden gelmektedir.

Bir populasyonun MVP'si, sıklıkla, populasyonun yaşayabilirlik analizinde kullanılır. Bu analizin amacı, bir populasyonun yaşamak için şansını belirli bir zaman aralığı olarak tahmin etmektir; örneğin %95 olasılıkla belki 100 yıl gibi. Böyle modelleme yaklaşımları, koruma biyologlarının alternatif yönetim planlarının potansiyel sonuçlarını incelemesine izin verir. Modelleme, çalışılmakta olan populasyonlarla ilgili kesin bilgiler üzerine dayandığından, koruma biyolojisi, yönetilen populasyonların arazi çalışmalarıyla teorik modelleme birleştirildiği zaman en etkilidir.

Vaka Çalışması: *Büyük Çayırtavuğu ve Yok Olma Girdabı*

Duke Üniversitesinden Mark Shaffer, Yellowstone Ulusal Parkı ve çevresindeki alanlarda yaşayan boz ayılarla uzun süreli çalışmalar yaparak ilk populasyon yaşayabilirlik analiz-



▲Şekil 56.14 Boz ayı populasyonunun uzun süreli izlenmesi. Ekolog, ilaçla sakinleştirilmiş bu ayıya bir radyo verici takıyor; böylece bu ayının hareketleri Yellowstone Ulusal Parkı populasyonu içerisindeki diğer bireylerinkiyle karşılaştırılabilir.

lerinden birini 1978'de gerçekleştirdi (**Şekil 56.14**). Birleşik Devletlerde tehlike altında bir tür olan boz ayı (*Ursus arctos horribilis*), 48 komşu eyaletin şimdilik sadece 4 tanesinde bulunmaktadır. Bu eyaletlerdeki populasyonları, şiddetli bir şekilde azalmış ve parçalara bölünmüştür. 1800'lü yıllarda yaklaşık 100.000 tane boz ayı, 500 milyon hektarlık bir habitatta yaşamışken bugün, nispeten izole durumdaki altı populasyonda bulunan sadece 1000 birey, yaklaşık 5 milyon hektarlık toplam alana yayılmıştır.

Shaffer, Yellowstone boz ayı populasyonu için yaşayabilir populasyon büyüklüğünü belirlemek üzere girişimde bulundu. O, 12 yıllık bir sürede bireysel Yellowstone ayıları için elde edilen hayat hikâyesi verilerini kullanarak, çevresel faktörlerin hayatta kalma ve üreme üzerindeki etkilerinin aynısını uyguladı. Onun modelleri, uygun habitatta bulunan toplam 70-90 bireyden oluşan Yellowstone boz ayı populasyonunun % 95 şansla 100 yıl varlığını sürdürebileceğini öngörmüştür. Sadece 100 ayıdan oluşan birazcık daha büyük bir populasyon, iki kat daha fazla yani yaklaşık 200 yıllık bir süre boyunca, %95 yaşama şansına sahip olacaktır.

Yellowstone boz ayı populasyonunun gerçek büyüklüğü, Shaffer'in tahmin ettiği MVP ile nasıl karşılaştırılır? Güncel bir tahmin, büyük Yellowstone ekosistemindeki toplam bozayı populasyonunun 400 birey civarında olduğunu önermektedir. Bu tahminin N_e ile gösterilen efektif populasyon büyüklüğü ile olan ilişkisi, birkaç faktöre bağlıdır. Ekseriyetle, sadece birkaç başat erkek ayı çiftleşmektedir ve bireyler çok geniş alanlarda yaşadıklarından onların dişilerin yerlerini saptaması güç olabilmektedir. Ayrıca, dişiler yalnız besin bol bulunduğu zaman üreyebilir. Sonuç olarak, N_e toplam populasyon büyüklüğünün sadece %25'i olup yaklaşık 100 ayıdır.

Küçük populasyonlar, zamanla genetik varyasyonu kaybetme eğiliminde olduğundan dolayı, bir takım araştırma ekipleri, Yellowstone boz ayı populasyonundaki genetik değişkenliği değerlendirmek için proteinleri, mtDNA ve birbirini izleyen kısa tekrarları (bakınız Bölüm 21) analiz etmiştir. Verilere ait tüm sonuçlar, Yellowstone populasyonunun, Kuzey Amerika'daki diğer boz ayı populasyonlarındakinden daha az genetik değişkenliğe sahip olduğuna işaret etmektedir. Bununla birlikte, Yellowstone boz ayı populasyonundaki izolasyon ve genetik değişkenlikteki düşüş, 20.yüzyıl boyunca kademeliydi ve korkulduğu gibi şiddetli değildi: 1900'lü yılların erken dönemlerinde toplanmış müze örnekleri, Yellowstone boz ayıları arasındaki genetik değişkenliğin hatta o zamanlar daha düşük olduğunu göstermiştir.

Koruma biyologları, Yellowstone boz ayı populasyonunun efektif büyüklüğünü ve genetik varyasyonunu nasıl artırabilir? Ayıların izole olmuş populasyonları arasındaki göç, hem efektif ve hem de total populasyon büyüklüklerini artırabilir. Bilgisayar modelleri, her on yılda, birbirine akraba olmayan sadece iki ayının 100 bireyden oluşan populasyon içerisine sokulmasının, genetik varyasyondaki kaybı yarı yarıya azaltacağını ileri sürmektedir. Boz ayılar için ve muhtemelen çok küçük populasyonlara sahip diğer birçok tür için, populasyonlar arasındaki yayılışı artıran yolların bulunması, koruma için en acil ihtiyaçlardan birisi olabilir.

Bu vaka çalışması ve büyük çayırtavuğu ile ilgili çalışma, korumadaki küçük-populasyon modelleri ve pratik uygulamalar arasında köprü kurmaktadır. Bundan sonraki kısımda neslin tükenmesinin biyolojisini anlamaya yönelik alternatif yaklaşıma bakacağız.

Azalan –Populasyon Yaklaşımı

Azalan-populasyon yaklaşımı, populasyonlar yaşayabilir minimum populasyon büyüklüğünün çok üzerinde olsalar bile, düşüş eğilimi gösteren tehlike altındaki ve tehlike altına girebilecek populasyonlar üzerine odaklanmaktadır. Azalan populasyon (her zaman küçük değildir) ve küçük populasyon (her zaman azalan değildir) arasındaki ayırım, bu iki yaklaşımın farklı önceliklerinden daha az önemlidir. Küçük-populasyon yaklaşımı, populasyonun ortadan kalkmasının nihai nedeni olarak, özellikle genetik çeşitlilikte kayba yol açması nedeniyle populasyonun küçüklüğü üzerinde durur. Buna zıt olarak, azalan-populasyon yaklaşımı, populasyonun azalmasına neden olan çevre faktörlerine ilk sırada yer verir. Örneğin, eğer bir alan ormansızlaştırılırsa, o zaman ağaçlara bağlı olan türlerin bolluğu azalacak, genetik varyasyonun korunup korunmamasına bakılmaksızın lokal olarak ortadan kalkacaktır.

Analizler ve Müdahale için Basamaklar

Azalan-populasyon yaklaşımı, populasyon azalışlarının vaka-vaka temelinde değerlendirilmesini ister. Bunun için araştırmacılar, düzeltme adımları atılmadan önce düşüşün nedenlerini dikkatlice incelerler. Eğer, Guam'daki kahverengi yılan gibi (bakınız Şekil 56.8a) bir istilacı tür, yerli kuş türlerine zarar veriyorsa o zaman yöneticiler, kuşun savunmasız populasyonlarını eski haline getirmek için istilacıyı ortamdan kaldırmaya ya da sayısını azaltmaya ihtiyaç duyar. Çoğu şartlar daha kompleks olmasına karşın, azalan populasyonları analiz etmek için aşağıdaki basamakları kullanabiliriz:

1. Populasyon verilerini kullanarak, türün, geçmişte daha geniş yayılış gösterdiğini ya da geçmişte daha bol bulunduğunu onayla.
2. Türün çevresel gereksinimlerini belirlemek için, bu konuda yapılmış yayınları da kullanarak bu türün ve ilgili türlerin doğal öyküsünü çalış.

3. İnsan faaliyetlerini ve doğal olayları içeren azalmanın tüm olası nedenleri için hipotezler geliştir ve her bir hipotezin öngörülerini listele.
4. Azalma ile ilgili birçok faktör olabileceğinden, öncelikle en olası olan hipotezi test et. Örneğin, azalmaya yol açtığı düşünülen etkeni ortadan kaldırarak deneysel populasyonun kontrol populasyonuna göre iyileşme durumu olup olmadığını gözetle.
5. Bu teşhisin sonuçlarını, tehlike altına girebilecek türün idare edilmesine uygula ve onun iyileşmesini gözetle.

Aşağıdaki vaka çalışması, azalan-populasyon yaklaşımının tehlike altındaki bir türün korunmasına nasıl uygulanmış olduğunun bir örneğidir.

Vaka Çalışması: *Kırmızı Rozetli Ağaçkakanın Azalması*

Kırmızı rozetli ağaçkakan (*Picoides borealis*), sadece Birleşik Devletlerin güneydoğusunda bulunur. Bu tür, habitat olarak, tercihen uzun ibreli çamların baskın olarak bulunduğu yaşlı çam ormanlarını ister. Ağaçkakan türlerinin çoğu ölü ağaçların içerisine yuva yaparlar; fakat, kırmızı rozetli ağaçkakan, olgun olan canlı çam ağaçlarının gövdesini delerek açtığı delikler içerie yuva yapar. Kırmızı rozetli ağaçkakan, aynı zamanda yuvalarının giriş deliğinin çevresinde de küçük delikler açar; bu olay, reçinenin ağacın gövdesinden aşağıya doğru akmasına neden olur. Reçinenin, kuş yumurtalarını ve yavrularını yiyen mısır yılanları gibi avcıları kovucu etkisi olduğu sanılmaktadır.

Kırmızı rozetli ağaçkakan için kritik olan bir başka habitat faktörü, çam ağaçlarının gövdelerinin etrafındaki bitki örtüsünün düşük profilli olma zorunluluğudur (**Şekil 56.15.a**). Çam ağaçları arasındaki vejetasyon sık ve 4.5 metreden yüksek olduğu zaman, üreyen kuşlar yuvaları terk etme eğilimine girmektedir (**Şekil 56.15.b**). Kuşlar, galiba, yuvalandıkları ağaçlar ile beslendikleri komşu alanlar arasında açık uçuş yoluna gereksinim duymaktadır. Periyodik yangınlar, tarihsel olarak, uzun ibreli çam ormanlarını temizleyerek alt tabakadaki çalıların kısa boylu kalmasını sağlamaktadır.

Kırmızı rozetli ağaçkakanın azalmasına yol açan bir faktör, tarım ve ağaç kesimi nedeniyle uygun habitatların bozulması ve parçalara bölünmesidir. Anahtar habitat faktörlerini teşhis ederek ve uzun ibreli bazı çam ormanlarını koruyarak ve orman altı örtüsünü azaltan kontrollü yangınları kullanmak suretiyle koruma yöneticileri, yaşayabilir populasyonları destekleyebilen habitatı restore etmeye yardım etmiştir.

Bununla birlikte, kırmızı rozetli ağaçkakanlar için başarılı bir iyileştirme programı, kuşların sosyal organizasyonu tarafından engellenmektedir. Bu kuşlar, bir üreyen çift ve çoğunlukla erkeklerden oluşan sayıları da dörde kadar çıkabilen "yardımcılardan" oluşmuş gruplar halinde yaşarlar (alturizm örneği; bakınız Bölüm 51). Yardımcılar, üremek için yayılmayan döller olup üreyen çiftin yumurtaları üzerine kuluçkaya yatar ve yavrularını beslemeye yardım etmek üzere alanda kalırlar. Yardımcılar, daha yaşlı olan kuşlar öldüğünde, nihayet grup içerisinde üreme statüsü kazanabilir; fakat, bu bekleme yıllar alabilir ve ondan sonra bile, üremek için yardımcıların yarışması gerekir. Yeni grupların üyeleri olarak yayılan genç kuşlar, üreme başarısı için, aynı zamanda, çok çetin bir yola sahiptirler. Yeni gruplar, ekseriyetle, terk edilmiş territoriyal alanları işgal ederler ya da yeni bir alanda işe başlarlar ve yuva yapmak için ağaç gövdelerinde delikler açmaları gerekir. Bu yuvaların yapımı, bir kaç ay alabilir. Alanda kalan bireyler, yayılarak yeni yaşam alanlarında ağaç gövdelerinde delikler açanlardan genellikle, daha iyi üreme şansına sahiptir.

Araştırmacılar, kırmızı rozetli ağaçkakanın azalmasına bu sosyal davranışın katkı yaptığı şeklindeki hipotezi test etmek için, 20 bölgede yer alan çam ağaçlarının gövdesinde kovuklar açtı. Sonuçlar oldukça çarpıcıydı. Kırmızı rozetli ağaçka-



(a) Kırmızı rozetli ağaçkakanların yaşam sürdürmelerini destekleyen ormanlar, ağaç katının altında kısa boylu çalılıklara sahiptir.



(b) Ağaçkakanların beslenmek üzere zemine inmelerini zorlaştıran yüksek boylu ve sık çalı katına sahip ormanlar, kırmızı rozetli ağaçkakanın varlığını destekleyemez.

▲**Şekil 56.15 Kırmızı rozetli ağaçkakanın habitat gereksinimi.**

? *Bir türün gerçekten de ortadan kalkmış olduğunu kaydetmek için mekansal ve zamansal olarak hangi faktörleri göz önüne almanız gerekir?*

kanlar, 20 bölgenin 18'inde koloni oluşturmuştu; ve yeni üreyen gruplar, yalnızca, bu alanlarda oluşmuştu. Deney, üreme kovuklannın olmamasından dolayı bu ağaçkakan türünün, uygun habitatlar için alandan uzaklaşmış olduğunu savunan hipotezi destekledi. Doğa korumacılann, bu deneye dayanarak, kontrollü yangınları ve yuva için yeni kovukların açılmasını içeren habitat bakım programını başlatması, tehlike altındaki bu türün durumunun eski haline dönmeye başlamasına olanak sağlamıştır.

Birbiriyle Ters Düşen İstekleri Tartmak

Populasyon sayısını ve habitat gereksinimlerini belirlemek, türü koruma stratejisinin yalnızca bir kısmıdır. Bilim insanları, aynı zamanda, diğer ters düşen isteklere karşı türün ihtiyaçlarını çok iyi bir şekilde düşünüp değerlendirmesi gerekir. Koruma biyolojisi, çoğunlukla, bilim, teknoloji ve toplum arasındaki ilişkinin üzerinde önemle durur. Örneğin, Birleşik Devletlerin batısındaki çukurun kurt, boz ayı ve boğa alabalığı populasyonları için habitat olarak korunması gerektiğini savunan görüş ile hayvan otlatma ve kaynak çıkarma endüstrilerinin iş olanağı sağladığı şeklindeki görüş arasındaki tartışma zaman zaman çok şiddetli olarak sürüp gitmektedir. Yellowstone doğal parkına kurtların taşınarak takviye edilmesi programlarına, eğlenceye düşkün bazı kimseler insan emniyeti ile ilgili olarak; bazı çiftlik sahipleri ise parkın dışındaki canlı stoklara potansiyel tehlike yarattığı için karşı çıkmaktadır.

Bu tartışmalarda, bu iri vücutlu omurgalı hayvanlar hiç bir zaman odak noktasında yer almaz; fakat, habitat kullanımı, hemen hemen her zaman gündemdeki konu durumundadır. Eğer yeni bir köprünün yapılması, bir tatlısu midyesi türünün geride kalan yegane habitatını tahrip ediyorsa çalışmaya devam edilmeli midir? Eğer siz, parlak gün ışığında iyi gelişen kahvenin çeşitli varyetelerinin yetiştiği çok büyük bir tarlanın sahibi olsaydınız, daha fazla sayıda ötücü kuşu destekleyeceğim diye, hektar başına daha az kahve veren gölgeye toleranslı kahve çeşitleriyle değiştirme yapmak ister miydiniz?

Düşünülmesi gereken bir diğer önemli konu, türün ekolojik rolüdür. Tehlike altındaki her türü korumayı başaramayabileceğimizden dolayı, bir bütün olarak biyoçeşitliliği korumada hangi türlerin daha önemli olduğunu saptamalıyız. Anahtar türleri teşhis etmek ve onların populasyonlarının sürdürülmesini sağlayan yolları bulmak, komünitelerin ve ekosistemlerin korunmasında merkezi öneme sahip olabilir.

Tek bir türü korumayı amaçlayan düzenleme olayı, başka türlerin populasyonlarına zarar verme ihtimalini de beraberinde getirir. Örneğin, kırmızı rozetli ağaçkakan için açık çam ormanlarının düzenlenmesi, süksesyonel olarak daha sonra oluşan geniş yapraklı ormanları kullanan göçmen kuşlara etki edebilir. Ekologlar bu görüşü test etmek için düzenlemenin yapıldığı çam ormanında yuva kovuğu kümelerinin yakınındaki kuş komünitelerini, ağaçkakanlar için herhangi bir düzenlenmenin yapılmadığı ormandaki komünitelerle karşılaştırdı. Beklenin aksine, düzenlenen alanlar, kontrol ormana göre, daha fazla sayıda ve çeşitlilikte başka kuş türlerini desteklemekteydi. Bu vakada, tek bir kuş türü için düzenlemenin yapılması, tüm kuş komünitesinin çeşitliğini artırmıştır. Çoğu durumda, doğal kaynakları koruma, tek bir türün ötesine geçmeli, biyoçeşitliğin önemli bir birimi olarak tüm komüniteyi ve ekosistemi göz önünde bulundurmalıdır.

KAVRAM KONTROLÜ 56.2

1. Küçük populasyonların indirgenmiş olan genetik çeşitliliği, yok olmaya karşı onları nasıl daha duyarlı kılar?
2. Büyük çayırtavuğunun İllinois populasyonunda 1993 yılında toplam 50 birey bulunmaktaydı; populasyon içerisinde üreyen 15 dişi ve 5 erkek birey olduğuna göre efektif populasyon büyüklüğü kaçtı?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Büyük Yellowstone ekosisteminde yaşayan boz ayılardan en az on tanesi insanlarla karşılaştığı için 2005 yılında öldürüldü. Bu ölümlerin çoğuna üç şey neden olmuştur: otomobillerle çarpışma, yakınında yavruları olan dişi boz ayı, saldırdığı zaman avcıların ateş etmesi ve canlı stoklara tekrar tekrar saldıran ayıların koruma yöneticileri tarafından öldürülmesi. Eğer siz koruma yöneticisi olsaydınız, atacağınız hangi adımlar Yellowstone'da böyle karşılaşmaları en aza indirgeyebilirdi?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 56.3

Çoklu ekosistemleri esas alarak bölgesel koruma yapmak, biyoçeşitliliği sürdürmeye yardım eder

Geçmişteki koruma çabaları, bireysel türlerin korunması üzerinde odaklanmış olmasına karşın, günümüzdeki çabalar, tüm komünitelerin, ekosistemlerin ve çoklu ekosistemlerin biyoçeşitliliğinin sürdürülmesini amaç edinmiştir. Böyle geniş bir görüş, sadece komünite, ekosistem ve çoklu ekosistem ekolojisi prensiplerini uygulamaya gereksinim duymaz, aynı zamanda insan populasyon dinamiklerini ve ekonomi yönünü de göz önüne alır. Çoklu ekosistem ekolojisinin amaçları (bakınız Bölüm 52), çoklu ekosistemlerin gelecekte kullanım modellerini planlamak ve biyoçeşitliliği korumayı, karasal alanların kullanma planının bir parçası yapmaktır.

Çoklu Ekosistem Yapısı ve Biyoçeşitlilik

Verilen bir çoklu ekosistemin biyoçeşitliliği, büyük ölçüde çoklu ekosistemin yapısının bir fonksiyonudur. Birçok tür, birden fazla sayıda ekosistem çeşidini kullandığından ve birçoğu, ekosistemler arasındaki sınırlarda yaşadığından, koruma olayında çoklu ekosistem yapısını anlamak, ciddi olarak önemlidir.

Parçalara Bölünme ve Kenarlar

Ekosistemler arasındaki sınırlar ya da *kenarlar* -örneğin, bir göl ile çevresindeki orman arasındaki ya da tarım alanları ile şehir çevresindeki yerleşim alanları arasındaki yollar gibi- çoklu ekosistemlerin özelliklerini tanımlar (**Şekil 56.16**). Ke-



(a) Doğal kenar kısımlar. Çayırlar, Yellowstone Ulusal Parkındaki orman ekosistemlerine gidecek yollar verir.



(b) İnsan faaliyetiyle yaratılan kenar kısımlar. Bu fotoğrafta belirgin olarak görülen kenarlar (yollar), Malezya'daki bir yağmur ormanında aşın ağaç kesimi nedeniyle ağaçtan temizlenmiş alanların çevresinde yer almaktadır.

▲ **Şekil 56.16 Ekosistemler arasındaki kenar kısımlar.**

nar, her iki tarafındakinden farklılık gösteren kendi fiziksel koşullarına sahiptir. Örneğin, bir orman yaması ve yanmış alan arasında kalan sınırın toprak yüzeyi, daha fazla ışık alır ve ormanın iç kesimlerine göre ekseriyetle, daha sıcak ve daha kuraktır; fakat, yanmış alandaki toprak yüzeyine göre daha soğuk ve daha nemlidir.

Bazı organizmalar, her iki komşu alanın kaynaklarını kullandıklarından kenar komüniteleri içerisinde gelişir. Yakalı ormantavuğu (*Bonasa umbellus*) denen kuş, yuva yapmak, kış yiyeceği edinmek ve barınmak için orman habitatına gereksinme duyar; fakat aynı zamanda yaz yiyeceği için sık çalılıklarla ve otlarla kaplı açık orman alanlarına gereksinim duyar. Beyaz kuyruklu geyik de kenardaki habitatlarda yaşam sürer ve oradaki odunsu çalıların yapraklarıyla beslenir; ormanlar kesildiği zaman geyik populasyonları çoğunlukla yayılır ve daha fazla kenar üretilir.

Kenar kısımlarda yaşayan türlerin çoğalması, komünitenin çeşitliliği üzerinde pozitif ya da negatif etkilere sahip olabilir. Kamerun'da 1997'de yapılan bir çalışmada *Andropadus virens* isimli tropikal yağmur ormanı kuşunun kenar ve iç kesimlerdeki populasyonlarının karşılaştırılması, orman kenarlarının türleşme için daha önemli olabileceğini ileri sürmüştür. Diğer taraftan insanların yarattığı değişiklikler nedeniyle kenarları değişikliğe uğramış ekosistemlerdeki biyoçeşitlilik, kenar alanlara uyum yapmış türlerin sayıca fazla olmasından dolayı azalmıştır. Örneğin, kenar kısımlarda yaşamaya uyum sağlamış bir kuş olan kahverengi başlı sığır kuşu (*Molothrus ater*), yumurtalarını, çoğunlukla göçmen ötücü kuşlar olmak üzere diğer kuşların yuvalarına bırakır. Sığır kuşları, diğer kuşların yuvalarına yumurtalarını bırakabildikleri yerler olan ormanlara ve böcekleri yakaladıkları yerler olan açık alanlara gereksinim duyarlar. Böylece onların populasyonları, ormanların kesildiği ve parçalara bölündüğü yerlerde artış gösterir, çünkü bu durumda daha fazla kenar habitatı ve açık alan meydana gelmektedir.



▲ **Şekil 56.17 Amazon yağmur ormanı parçaları, Ormanın Parçalara Bölünmesinin Biyolojik Dinamikleri Projesinin bir kısmı olarak yaratılmıştır.**

Parçalara bölünmenin komünitelerin yapısı üzerindeki etkileri, Ormanların Parçalara Bölünmesinin Biyolojik Dinamiklerinin uzun süreli incelenmesi projesiyle 1979 yılından beri incelenmektedir. Amazon Nehri havzasının kalbinde konumlanmış olan çalışma alanı, çevredeki devamlılık gösteren ormandan 80-1000 metre mesafelerle ayrılmış, izole durumdaki tropikal yağmur ormanı parçalarından oluşmuştur (**Şekil 56.17**). Bu projede çalışan çok sayıda araştırmacı, parçalara bölünme olayının, yosunlardan kınkanatlılara ve kuşlara kadar uzanan çeşitli canlılar üzerindeki etkilerini açıkça belgelemiştir. Onlar sürekli olarak, ormanın iç kesimlerine uyum yapmış olan türlerin, yamalar en küçük olduğu zaman en büyük düşüşler gösterdiklerini buldular; bu durum, küçük parçaların hakim olduğu çoklu ekosistemlerin daha az sayıda türü destekleyeceğine işaret etmektedir.

Habitat Parçalarını Birbirine Bağlayan Koridorlar

Parçalara bölünmüş habitatlarda, **hareket koridorunun** varlığı, biyoçeşitliliğin korunması bakımından son derece önemli olabilir. Hareket koridoru, diğer türlü izole yamalar



▲ **Şekil 56.18 Bir yapay koridor.** Kanada'daki Banff Ulusal Parkında yer alan bu köprü, hayvanların, insanlar tarafından yaratılan engelleri geçmesine yardım etmektedir.

şeklindeki kalacak olan alanları birbirine bağlayan, bir seri küçük habitat kümesi ya da dar bir şerittir. Nehirlerin kenar kısımları, çoğunlukla, koridorlar olarak hizmet eder; bazı uluslardaki hükümet politikaları, bu alanların tahrip edilmesini yasaklar. İnsanların çok yoğun kullanımına maruz kalan alanlarda, bazen yapay koridorlar oluşturulur. Örneğin köprüler ya da tüneller, otobanda karşıdan karşıya geçmeye çalışırken ölen hayvanların sayısını azaltabilir (**Şekil 56.18**).

Hareket koridorları, aynı zamanda, dispersali sağlayabilir ve azalmakta olan populasyonlarda soy içi üremeyi indirgeyebilir. Koridorların, aralarında kelebekler, tarla fareleri ve sucul bitkilerin yer aldığı birçok canlının populasyonları arasındaki birey alışverişini artırdığı gösterilmiştir. Koridorlar, özellikle, farklı habitatlara arasında mevsimsel olarak göç eden türler için önemlidir. Bununla birlikte, koridorlar zararlı da olabilir –örneğin, bir hastalığın yayılmasına izin verebilir. İspanya'nın Zaragoza Üniversitesinde bir bilim insanının 2003 yılında yapmış olduğu bir çalışmada, habitat koridorlarının, kuzey İspanya'daki orman yamaları arasında hastalık taşıyan kenelerin hareketini kolaylaştırdığı gösterilmiştir. Koridorların tüm etkileri, henüz, anlaşılamamış olup onların etkileri, koruma biyolojisinde aktif çalışma alanıdır.

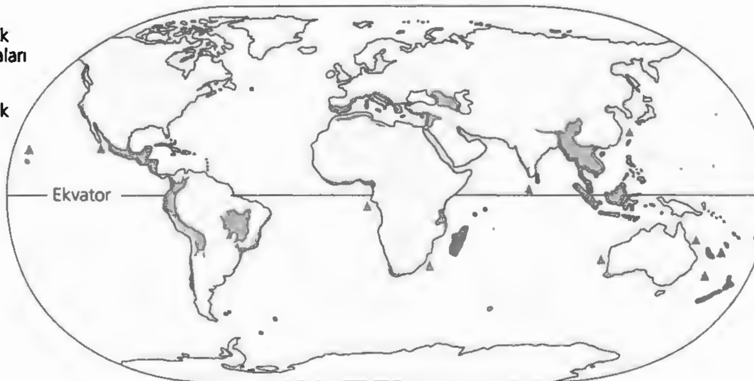
Korunmuş Alanlar Tesis Etme

Koruma biyologları, çoklu ekosistem dinamiği konusunda bildiklerini korunmuş alanlarda uygulamak suretiyle biyoçeşitlilik kaybını yavaşlatmaktadır. Günümüzde hükümetler, dünyadaki karaların yaklaşık %7'sini çeşitli formlardaki rezervler olarak ayırmıştır. Doğal rezerv alanların yerlerinin seçimi ve onların nasıl tasarlanacağı pek çok sorun teşkil etmektedir. Rezerv, yangın risklerini ve tehlike altına girebilecek türün avlanılmasını minimuma indirecek şekilde mi yönetilmeli? Ya da rezerv, mümkün olduğu kadar doğal bırakılıp yıldırım düşmesi sonucu tutuşturulan yangın gibi doğal süreçlerin kendi rollerini oynamasına izin mi verilmeli? Bu durum, ulusal parkların ve diğer korunmuş alanların sağlığı konusuyla ilgilenen insanlar arasında ortaya çıkan tartışma konularından sadece bir tanesidir.

Biyoçeşitlilik Sıcak Noktalarını Koruma

Biyologlar, hangi alanların en yüksek koruma önceliği olduğuna karar vermede, çoğunlukla biyoçeşitlilik sıcak noktalarına odaklanırlar. **Biyoçeşitlilik sıcak noktası**, çok sayıda endemik tür (dünyada başka hiçbir yerde bulunmayan tür) içeren ve çok sayıda tehlike altında ve tehlike altında olabilecek tür bulunduran nispeten küçük alandır (**Şekil 56.19**). Tüm kuş türlerinin nerdeyse %30'u, Dünya'daki karasal alanların sadece %2'sini oluşturan sıcak noktalarda bulunmaktadır. Yaklaşık 50.000 bitki türü, ya da bilinen tüm bitki türlerinin altıda biri, dünyadaki karasal alanın toplam olarak sadece %0.5'ini oluşturan 18 sıcak noktada yaşamaktadır. Karasal biyoçeşitlilik sıcak noktalarının "en sıcağının" toplam olarak alanı, Dünya'daki karasal alanların %1.5'inden daha azdır; fakat, bitkilere, amfibilere, sürüngenlere (kuşlar dahil) ve memelilere ait olan tüm türlerin üçte birinden daha fazlasına ev sahipliği yapmaktadır. Sucul ekosistemler de sıcak noktalara sahiptir; örneğin mercan resifleri ve belirli nehir sistemleri sıcak noktalardır.

Biyoçeşitlilik sıcak noktaları, doğal rezervler için iyi seçimlerdir; fakat, sıcak noktaları belirlemek her zaman basit değildir. Eğer sadece, tüm sıcak noktalar korunabilseydi, çabalar, gezegendeki biyoçeşitliliği korumada yetersiz kalacaktır. Problemlerden birisi, örneğin kelebekler gibi bir taksonomik grup için sıcak nokta olan bir alan, kuşlar gibi başka bir taksonomik grup için sıcak nokta olmayabilmesidir. Bir alanı biyoçeşitlilik sıcak noktası olarak tasarlarken taksonomik olarak genellikle, omurgalıları ve bitkileri korumaya yönelik tavır takınılır; omur-



◀ **Şekil 56.19 Dünya'nın karasal ve denizel biyoçeşitlilik sıcak noktaları.**

gasızlara ve mikroorganizmalara daha az dikkat edilir. Bazı biyologlar, aynı zamanda, sıcak nokta stratejilerinin, yeryüzündeki karasal alanların çok küçük bir bölümüne bu denli fazla koruma çabalarının odaklanmasından endişe duymaktadır.

Belirli komüniteleri destekleyen koşullar, gelecekte aynı yerde bulunmayabileceğinden küresel değişim, sıcak noktaları koruma işini çözülmesi gereken daha da büyük bir sorun haline getirmektedir. Avustralya'nın güneybatı köşesindeki biyoçeşitlilik sıcak noktası (bakınız Şekil 56.19), endemik olan binlerce bitki türü ve çok sayıda endemik omurgalı barındırmaktadır. Araştırmacılar, yakın zamanda, incelemiş oldukları bitki türlerinin %5 -%25'nin 2080 yılına gelindiğinde ortadan kalkmış olabileceği sonucuna varmıştır; çünkü bitkiler, bu bölge için tahmin edilen artış gösterecek olan kuraklığa tahammül edemeyecektir.

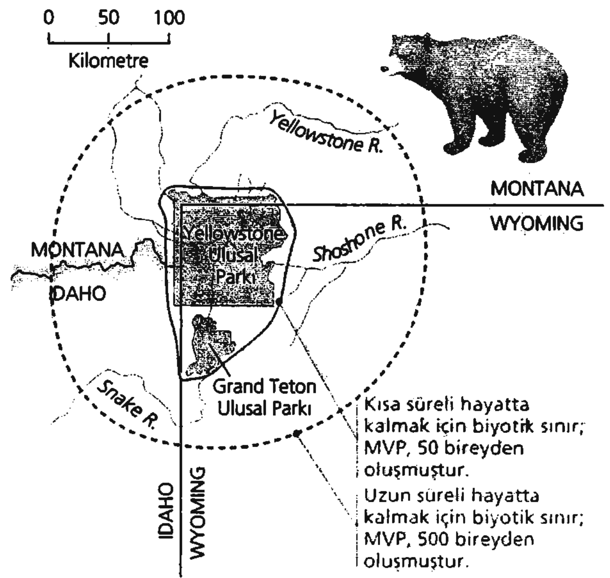
Doğa Rezervlerinin Felsefesi

Doğa rezervleri, insan faaliyetleriyle tahrip edilen habitat denizindeki biyoçeşitlilik adalarıdır. Bununla birlikte, korunmuş "adalar" çevrelerinden izole edilmemiştir; ve Bölüm 54'de tanımlanmış olan dengesizlik modeli, doğa rezervlerine ve onların çevrelerindeki daha büyük çoklu ekosistemlere uygulanır.

Korunmuş alanların, değişmeden sonsuza dek kalacağı yerler olarak ayrılmalı şeklindeki daha önceki prensip, ekosistemlerin dengeli ve kendi kendini düzenleyen birimler olduğu kavramı üzerine oturtulmuştur. Ancak, Bölüm 54'de gördüğümüz gibi, bozulma tüm ekosistemlerde yaygındır ve doğal bozulmaları göz ardı eden ya da onları önleme girişiminde bulunan düzenleme politikaları genellikle başarısız olmuştur. Örneğin, uzun otlu çayırlar, makilikler ya da kurak çam ormanı gibi yangın-bağımlı komünite alanlarını bir kenara ayırıp eğer periyodik yanmadan mahrum bırakılacak olursa, koruma niyeti gerçekçi olmaz. Büyük çapta bir bozunma olmadan, yangına uyumlu türler, ekseriyetle yarış dışı kalır ve biyoçeşitlilik azalır.

İnsanların yol açtığı bozunum ve parçalara bölme olayları, artarak yaygınlaştığından bozunmalar, populasyonlar, kenarlar ve koridorların dinamiklerini anlamak, korunan alanları tasarlamak ve idare etmek için gereklidir. Koruma ile ilgili önemli bir soru, daha az sayıda büyük rezervler mi yoksa daha çok sayıda küçük rezervler mi yaratmanın daha uygun olacağıdır. Daha büyük rezervler için bir kanıt, boz ayılar gibi düşük yoğunluklu populasyonları olan çok geniş dolaşım alanına sahip iri vücutlu hayvanların, çok geniş habitatlara gereksinim duymasıdır. Büyük rezervler, aynı zamanda, küçük rezervlerden oransal olarak daha küçük çevre uzunluğuna sahiptir ve onun için kenarlardan daha az etkilenir.

Koruma biyologları, tehlike altındaki türlerin yaşamayı sürdürebilir minimum populasyon büyüklüklerini koruyabilmeleri için gereksinim duydukları şeyler hakkında daha fazla bilgi edindiklerinde, çoğu ulusal parkın ve diğer rezervlerin çok küçük olduğunu anlamışlardır. Yellowstone boz ayı populasyonunun uzun süreli yaşam sürdürmesi için gerekli olan alan, Yellowstone ve Grand Teton Ulusal Parklarının toplam alanından on kat daha fazladır (**Şekil 56.20**). Ortadaki politik ve ekonomik gerçekler, birçok mevcut parkı genişletmeyecektir ve yeni rezervlerin çoğu çok küçük olacaktır. Rezervlerin çevresindeki özel kişilere ve kamuya ait olan alanların biyoçeşitliliği korumaya muhtemelen katkısı olacaktır. Diğer taraftan, daha küçük ve birbiriyle bağlantılı olmayan rezervler, populasyonlar arasında hastalıkların yayılmasını yavaşlatabilir.



▲ **Şekil 56.20 Yellowstone ve Grand Teton Ulusal Parklarındaki boz ayılar için biyotik sınırlar.** Biyotik sınırlar (kesintili ve kesintisiz kırmızı çizgiler), 50 ve 500 ayıdan oluşan yaşayabilir en küçük populasyonu desteklemek için gerekli alanların etrafını çevirmiştir. Bu alanların daha küçük olanı bile, iki parktan daha büyüktür.

Pratik açıdan, insanlar tarafından arazi kullanımı, tüm diğer düşüncelere ağır basabilir ve korunmuş alanların büyüklüğünü ve biçimini nihai olarak belirler. Koruma çalışmaları için bırakılmış arazilerin çoğu, tarım ya da orman için elverişli değildir. Fakat bazı durumlarda, rezerv alan, ticari açıdan kıymetli araziler tarafından çevrili olduğunda, arazinin tarım ya da orman için kullanımı, koruma stratejileriyle birleştirilmelidir.

Zonlanmış Rezervler

Bazı uluslar, çoklu ekosistem yönetimi için zonlanmış rezerv yaklaşımını benimsemiştir. **Zonlanmış rezerv**, insanlar tarafından yapısı nispeten bozulmamış olan alanları içeren geniş bölgeler olup bu bölgenin çevresi, insanlar tarafından ekonomik kazanç için kullanılan ve insan faaliyetiyle değişikliğe uğratılmış alanlarla çevrilmiştir. Zonlanmış rezerv yaklaşımının asıl zor yanı, korunmuş özün uzun vadeli kalıcılığı ile uyumlu olacak şekilde, çevreleyen arazilerde bir sosyal ve ekonomik iklim geliştirmektir. Bu çevreleyen alanlar, insan faaliyetlerini desteklemeye devam eder; fakat düzenlemeler, korunan alana zarar verme olasılığı olan kapsamlı değişikliklerin yapılmasını önler. Sonuç olarak, çevreleyen habitatlar, bozunmamış alanlara daha fazlı saldırı olmasına karşı tampon zonlar olarak hizmet eder.

Orta Amerika'nın küçük bir ülkesi olan Kostarika, zonlanmış rezervleri tesis etmede dünya lideri olmuştur (**Şekil 56.21**). 1987 yılında başlatılan bir anlaşma, toprak koruma karşılığında Kostarika'nın uluslararası borcunu azaltmıştır. Bu anlaşma, "koruma alanları" adı verilen ve tasarlanan ulusal park arazilerini içeren yedi tane zonlanmış rezervle sonuçlanmıştır. Kostarika, kuşatılmış rezervlerini yönetmede ilerleme-



(a) Zonlanmış rezervlerin sınırları, dış taraftan siyah çizgiyle çevrilerek gösterilmiştir.



(b) Kostarika'nın zonlanmış rezervlerinin bir tanesindeki canlı çeşitliliğine turistler hayran kalmaktadır.

▲ Şekil 56.21 **Kostarika'da zonlanmış rezervler.**

ler kaydetmektedir; ve tampon zonlar orman ürünlerinin sürekli ve kalıcılığını, suyu ve hidroelektrik gücü sağlarken aynı zamanda ve sürdürülebilir tarımı ve turizmi desteklemektedir.

Zonlanmış rezervlerin önemli bir amacı, buralarda yaşayan insanlar için kararlı bir ekonomik temel sağlamaktır. Tropik alanların korunmasında lider olan, Pensilvanya Üniversitesinden ekolog Daniel Janzen'in dediği gibi, "korunan karasal alanların uzun süreli olarak varlıklarını sürdürme olasılığı, bu alanların yer aldığı yerde bulunan toplumun ekonomik sağlığı ve kararlılığı ile doğrudan orantılıdır". Uzunsüreli ekosistem korunmasıyla uyumlu olmayan tahrip edici uygulamalar, küçük lokal faydalar sağlasa bile, gittikçe hayal kırıklığıyla sonuçlanır. Bu tip zarar verici uygulamalar, yoğun ağaç kesimini, büyük ölçekli tek tip ürün tarımının yapılmasını ve geniş çapta yapılan madencilik çalışmalarını içermektedir; bu olaylar, ideal bir şekilde Kostarika'daki tampon zonlarının en dışındaki kenar kısımlarıyla sınırlanmış olup kademeli olarak vazgeçilmektedir.

Kostarika zonlanmış rezerv sistemlerinin, kendi yerli türlerinin en az %80'ni koruyacağına güvenmektedir; fakat, bu sistem problemsiz değildir. Toprak örtüsünün 1960-1997 yıllan arasındaki değişimi ile ilgili olarak 2003 yılında yapılan analiz, Kostarika ulusal parkları içerisinde önemsiz miktarda ormansızlaşma olduğunu ve parkların çevresindeki 1 km'lik tamponda orman örtüsü kazanımı olduğunu göstermiştir. Bununla birlikte, tüm ulusal parkların çevresindeki 10 km'lik tampon zonlarda orman örtüsünde önemli kayıplar keşfedilmiştir; böylece parkların, izole olmuş habitat adalarına dönüştürülmüş olması endişe vericidir.

Denizel ekosistemler de insanların kullanımıyla ciddi bir şekilde etkilenmiş olmasına karşın, okyanustaki rezervler, karalardakine göre çok daha az yaygındır. Dünyadaki birçok balık populasyonu, gelişmişliği gittikçe artan ekipmanların kullanılması nedeniyle, insanın ulaşabildiği potansiyel balıkçılık alanlarının nerdeyse tümünde çökmüştür. Buna yanıt olarak, İngiltere'nin York Üniversitesinden bilim insanları, dünyadaki balık rezervlerini tesis etmek için balık avlamaya sınırlama getirilmesini önermiştir. Onlar, denizel rezervlerin yama çalışmasının, hem rezerv içerisindeki balık populasyonlarının artırılmasına ve hem de komşu alanlardaki avlanma başarısının geliştirilmesine hizmet edebileceğine ilişkin güçlü kanıtlar sunmuştur. Onların önerdikleri sistem, tarihsel olarak bazı alanları balıkçılığa kapalı kalan Fiji Adalarında - zonlanmış rezerv kavramının geleneksel örneği- asırlardır uygulanan eski bir uygulamanın günümüzdeki uygulamasıdır.

Birleşik Devletler, böyle bir sistemi benimseyerek 1990 yılında 13 tane ulusal deniz barınağından oluşan bir takım tesis etti; bunlardan bir tanesi Florida Keys Ulusal Deniz Barınağıdır (**Şekil 56.22**). Balıkları ve ıstakozları içeren denizel canlı populasyonları, avlanmanın yasaklanmış olduğu 9500 km^2'lik rezerv alanında hızla kendine geldi. Şimdi, daha iri ve daha bol olan balıklar, larva üretmekte ve böylece, barınak dışındaki balıkçılığın geliştirilmesine ve resiflerin canlılarla yeniden zenginleşmesine yardım etmektedir. Barınak içerisinde artış gösteren denizel yaşam, burayı aynı zamanda, sportif dalıcılar için gözde yer yapmakta ve bu zonlanmış rezervin ekonomik değerini artırmaktadır.



▲ Şekil 56.22 **Bir dalgıç, Florida Keys Ulusal Deniz Barınağında mercanları ölçüyor.**

KAVRAM KONTROLÜ 56.3

1. Biyoçeşitlilik sıcak noktası nedir?
2. Zonlanmış rezervler, korunan alanların uzun süreli korunmaları için nasıl ekonomik teşvik sağlar?.
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Bir şehir planlamacısının iki park arasında bir koridor olarak hizmet eden ormanın kesilmesini önerdiğini farz edin. Şehir planlamacısı, aynı zamanda, kesilecek ormanı telafi etmek için, parkların bir tanesine alan olarak aynı büyüklükte orman ilave etmeyi de önermektedir. Profesyonel bir ekolog olarak, koridorun devam ettirilmesini nasıl savunabilirsiniz?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 56.4

Dünya, insan faaliyetleri sonucu olarak hızla değişiyor

Şimdiye dek tartıştığımız gibi, çoklu ekosistem düzeyinde ve bölgesel düzeyde korumalar, habitatları ve türleri korunmaya yardım eder. Bununla birlikte, insan faaliyetlerinden kaynaklanan çevresel değişiklikler, yeni sorunlar yaratmaktadır. Örneğin, insanların neden olduğu iklimsel değişikliğin sonucu olarak, hassas türlerin günümüzde bulunduğu yer, gelecekte bir tanesi korunmaya ihtiyaç duyulduğunda aynısı olmayabilecektir. Eğer Dünya'daki *birçok* habitat böylesine hızlı değişip günümüzde korunan yerler gelecekteki 10, 50 ya da 100 yıl içerisinde kendi barındırdığı türler için elverişsiz duruma gelirse ne olacaktır? Böyle bir senaryonun olma olasılığı gittikçe artmaktadır.

Bu bölümün geri kalan kısmında, insanların beraberinde getirdiği çevresel değişikliklerin dört çeşidi tanımlanacaktır: besin maddeleri bakımından zenginleştirme, zehirli maddelerin birikimi, iklim değişikliği ve ozon tabakasının incelmesi. Bunlar ve diğer değişikliklerin etkileri, şehirler ve çiftlikler gibi sadece insanların egemen olduğu ekosistemlerde belirgin değil, aynı zamanda Dünya'daki en uzak ekosistemlerde de apaçık ortadadır.

Besin Maddeleri Bakımından Zenginleştirme

İnsan faaliyetleri, sıklıkta, biyosferin bir kısmından aldığı besin maddelerini biyosferin başka bir kısmına eklemektedir. En basit düzeyde, Washington, D.C,'de brokoliyi yiyen birisi, henüz bir kaç gün öncesinde Kaliforniya'daki topraklar içerisinde bulunan besin maddelerini tüketmektedir; ve kısa bir süre sonra bu besin maddelerinin bir kısmı, bireyin sindirim sisteminden geçtikten sonra, yöredeki kanalizasyon sistemi vasıtasıyla Potomac Irmağına ulaşacaktır. Büyük ölçekte düşünüldüğünde, bir çiftlik toprağındaki besin maddeleri, akarsulara ve göllere karışabilir; böylece bir alandaki besin maddeleri azalırken bir diğerindekiler artış gösterir. Bu olay, her ikisindeki kimyasal döngüleri de değiştirir. Ayrıca insanlar, tamamıyla yeni olan maddeleri -onların bazıları zehirli- ekosistemlere eklemiştir.

Çiftçilik, niyetler en iyi olsa bile, insan faaliyetlerinin çevreyi özellikle azot içeren besin maddeleriyle zenginleştirerek, nasıl değiştirdiğinin bir örneğidir. Bir alan, doğal bitki örtüsünden temizlendikten sonra, topraktaki mevcut rezerv besin maddeleri, belirli bir süre için ürün yetiştirmeye yeterlidir. Ancak, tarımsal ekosistemlerde bu besin maddelerinin önemli bir bölümü, ürün biyokütlesi içerisinde alandan ihraç edilir. Ürün üretimi için "serbest" dönem —yani toprağa besin maddesi ilave etmeye gerek olmayan dönem— büyük ölçüde değişir. Örneğin ilk kez sürüldüğü zamandan beri, ilkin Kuzey Amerika çayırlarının bazılarında yıllardır çok iyi ürün elde edilebilmiştir; çünkü toprak içerisinde depolanmış durumda bulunan çok fazla miktarda organik madde, ayrışmaya devam ederek besin maddelerini sağlamaktadır. Buna zıt olarak, tropiklerde, bitkiden temizlenmiş bazı alanlarda, yalnızca bir ya da iki yıl tarım yapılabilir; çünkü ekosistemdeki besin maddelerinin çok az bir kısmı, toprak içerisinde bulunmaktadır. Böyle farklılıklara rağmen, yoğun tarım baskısı altında olan herhangi bir alanda, eninde sonunda, besin maddelerinin doğal deposu tükenecektir.

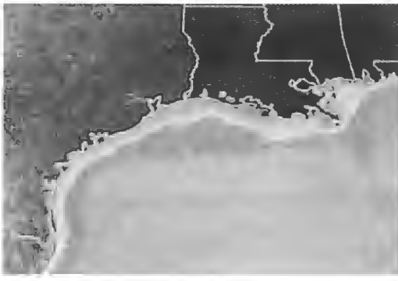
Azot, tarım sırasında kaybolan ana besin elementidir (bakınız Şekil 55.14). Toprağı sürmek, toprağı karıştırır ve organik maddelerin ayrıştırılmasını hızlandırır; salınan azot, daha sonra, ürün hasat edildiği zaman ortamdan uzaklaştırılır. Uygulanan gübreler, tarım ekosistemlerinden kaybedilen kullanılabilir azotu telafi eder (**Şekil 56.23**). Ayrıca, Hubbard Brook vakasında gördüğümüz gibi, nitratları topraktan alan bitkiler olmaksızın nitratların ekosistemden yıkanarak kaybolması olasıdır.

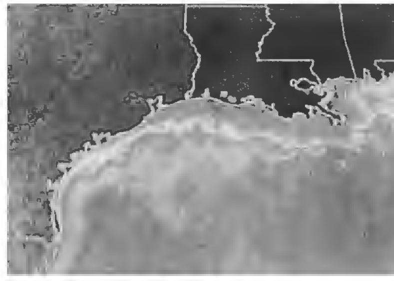
Son zamanlardaki çalışmalar, insan faaliyetlerinin, birincil üreticilere sağlanan tespit edilmiş azotun küresel boyuttaki miktarını yaklaşık iki kat artırdığına işaret etmektedir. Endüstriyel gübreler, en büyük ilave azot kaynağı sağlar. Fosil yakıtların yakılması da azot oksitleri salar; bu azot oksitler, atmosfere girer ve yağmur suyunda çözünür, azot en sonunda ekosistemlere nitrat olarak girer. Azot tespit eden simbiyontları olan baklagillerin ekiminde artışın olması, insanlar aracılığıyla topraktaki tespit edilmiş azot miktarını artırmanın üçüncü yoludur.

Bir ekosistemdeki besin maddelerinin düzeyi **kritik yükü** aştığı zaman problem doğar; kritik yük, ekseriyetle azot ve fosfor gibi ortama ilave edilmiş fakat ekosistemin bütünlüğüne zarar vermeksizin bitkiler tarafından absorblanabilen besin maddesi miktarıdır. Örneğin, topraktaki kritik yükü aşan azotlu



▲ **Şekil 56.23 Mısır bitkisinin gübrelenmesi.** Çiftçiler, ürün alımıyla birlikte ortamdan uzaklaştırılan besin maddelerini yerine koymak için gübre uygulamaları gerekir. Bunlar, hayvan dışkıları gibi organik maddeler ya da yukarıda görüldüğü gibi sentetik maddelerdir.





▲ **Şekil 56.24 Missisipi havzasındaki azot kirliği nedenlyle fitoplanktonik organizmaların patlarcasına artış göstermesi, ölü zonun meydana gelmesine yol açar.** Uydudan 2004 yılında çekilmiş olan bu fotoğrafta, kırmızı ve turuncular, Meksika Körfezindeki fitoplanktonun yüksek konsantrasyonlarda olduğunu göstermektedir. Bu ölü zonun yayılış gösterdiği alan, yaz mevsiminde kış mevsimindekine göre daha geniştir.

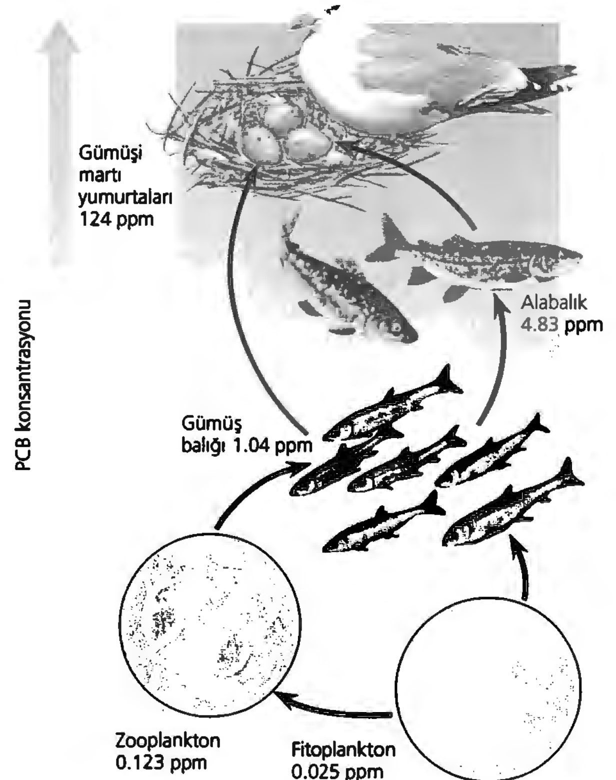
mineraller, süzülerek sonunda yer altı suyuna geçer ya da tatlısu ve deniz ekosistemlerine karışarak su kaynaklarını kirletir ve balıkları öldürür. Yer altı suyundaki nitrat konsantrasyonları, çoğu tarımsal bölgelerde artmakta ve bazen, içmek için tehlikeli düzeylere ulaşmaktadır. Tarımsal arazilerden gelen sulardaki ve lağım sularındaki nitrat ve amonyumla kontamine olmuş birçok nehir, bu maddeleri Atlas Okyanusuna boşaltır; okyanusa en fazla girdi kuzey Avrupa'dan ve Birleşik Devletlerin orta kesimlerinden gelmektedir. Missisipi Nehri, azot kirliliğini Meksika Körfezine taşıyarak her yaz gözlenen aşırı fitoplankton çoğalmaları için besin maddesi sağlamaktadır. Fitoplanktonik organizmalar öldüklerinde, oksijen kullanan organizmalar tarafından onların ayrıştırılması, kıyı boyunca oksijen düzeyi düşük olan genişçe bir "ölü zon" ortaya çıkar (**Şekil 56.24**). Balıklar ve diğer denizel hayvanlar, Birleşik Devletlerdeki ekonomik bakımdan en önemli bazı sularında gözden kaybolmuştur. Çiftçiler, ölü zonun büyüklüğünü indirgemek için gübreleri daha verimli kullanmaya başlamıştır ve yöneticiler, Missisipi havzasındaki sulak alanları restore etmektedir. Bu iki değişiklik, ekosistem deneylerinin sonuçları tarafından teşvik edilmiştir.

Besin maddelerinin yüzey sularıyla göllere taşınması, Kavram 55.2'de öğrendiğiniz gibi göllerde, aynı zamanda, ötrofikasyona yol açabilir. Alglerin ve siyanobakterilerin aşırı derecede çoğalması (alg patlamaları) ve sonrasında da ölümleri, denizlerin ölü zonunda meydana gelen duruma benzer şekilde oksijen tükenmesine yol açar. Böyle koşullar, canlıların yaşam sürdürmesini tehdit eder. Örneğin, Erie Gölünün ötrofikasyonu, mavi levrek, beyaz alabalık ve göl alabalığı gibi ticari öneme sahip balıkları 1960'lı yıllarda gölden temizlemiştir. O zamandan beri, göle boşaltılan atıklar üzerindeki daha sıkı düzenlemeler, bazı balık populasyonlarını tekrar geri döndürebilmiştir; fakat, yerli balık türlerinin ve omurgasız hayvan türlerinin bir çoğu kendine gelememiştir.

Çevredeki Zehirli Maddeler

İnsanlar, aralarında doğada daha önce bilinmeyen binlerce sentetik maddenin de yer aldığı, çok fazla çeşitte zehirli kimyasal maddeyi, yaratacağı ekolojik sonuçları düşünmeden ortama salar. Canlılar, yedikleri besinlerle ve içtikleri suyla çevreden bu zehirli maddeleri bünyelerine alırlar. Bu zehirli maddelerin bazıları, metabolize edilir ya da boşaltımla dışarıya atılır; fakat diğerleri, özellikle yağ gibi özgül dokular içerisinde biriktirilir. Biriktirilmiş olan zehirli maddelerin özellikle zararlı olmalarının nedenlerinden birisi, bir besin ağının birbirini izleyen beslenme düzeylerinde gittikçe daha yoğun hale gelmesidir. Herhangi bir beslenme düzeyindeki biyokütle, daha alt seviyedeki çok daha büyük olan biyokütlenin yenerek tüketilmesiyle üretildiğinden dolayı (bakınız Kavram 55.3) **biyolojik yükseltgenme (biyolojik magnifikasyon)** adı verilen bu olay meydana gelir. Böylece, en üst basamakta yer alan karnivorlar, çevredeki bu zehirli bileşiklerden en ciddi biçimde etkilenen organizmalar olma eğilimindedir.

Biyolojik yükseltgenme olayı kanıtlanmış olan endüstriyel olarak sentezlenmiş kimyasal madde gruplarından biri, klorlu hidrokarbonlardır; bunlar, PCB (poliklorlu bifeniller) denen endüstriyel kimyasalları ve DDT gibi birçok pestisiti içermektedir. Yakın zamanda yapılan bir araştırma, bu bileşiklerin birçoğunun, insanın da aralarında bulunduğu çok sayıda hayvan türünün endokrin sisteminde bozulmalara yol açtığını belirtmektedir (bakınız ss.992-993)., Büyük Göllerin (Great Lakes) besin ağında PCB'lerin biyolojik olarak büyütüldüğü belirlenmiştir; burada, besin ağının en üstünde yer alan gümüşü martının yumurtalarındaki PCB yoğunluğu, besin ağının tabanında yer alan fitoplanktonda bulunandan nerdeyse 5000 kat daha fazladır (**Şekil 56.25**).



▲ **Şekil 56.25 Great Lakes besin ağında, PCB'nin biyolojik büyütülmesi.**

Üst düzey karnivorlara zarar vermiş olan biyolojik yükseltgenmenin meşhur örneğini, tarımsal zararlılar ve sivrisinekler gibi böcekleri kontrol etmede kullanılan bir kimyasal olan DDT oluşturmaktadır. İkinci Dünya Savaşından sonraki on yıllık sürede, DDT kullanımı hızla gelişti; bunun ekolojik sonuçları, henüz tam anlamıyla anlaşılmamıştı. 1950'li yıllarda, bilim insanları, DDT'nin çevrede varlığını sürdürdüğünü ve uygulandığı alandan su ile çok uzak alanlara taşındığını öğrendi. DDT'nin ciddi çevre problemi olduğuna ilişkin ilk işaretlerden biri, besin zincirlerinin en üst basamağında beslenen kuş türleri olan pelikanların, balık kartallarının ve kartalların populasyonlarındaki düşmeydi. Bu kuşların dokularında DDT birikmesi (ve DDT'nin yıkım ürünü olan DDE), onların yumurtalarının kabuklarında kalsiyum depolanmasını engellemişti. Bu kuşlar kuluçkaya yatıp yavru çıkartmaya çalıştıkları zaman, ebeveynlerin ağırlığı, etkilenmiş olan yumurtaların kabuklarını kırar ve kuşların üreme oranlarında felaket sayılabilecek derecede düşüşler ortaya çıkar. Rachel Carson'un *Sessiz Bahar* isimli eseri, 1960'lı yıllarda bu problemin halkın gündemine getirilmesine yardım etti (**Şekil 56.26**) ve DDT, 1971'de Birleşik Devletlerde yasaklandı. Bunu, bu etkilenmiş kuş türlerinin populasyonlarındaki çarpıcı iyileşme izledi.

DDT, tropiklerin çoğunda sıtmayı ve diğer hastalıkları yayan sivrisinekleri kontrol etmek için halen daha kullanılmaktadır. Toplumlar burada, insan yaşamını kurtarma ve diğer türleri koruma arasında tercih yapma durumuyla yüz yüzedir. En iyi yaklaşımın, DDT'yi tasarruflu uygulamak ve cibinlik kullanımı gibi diğer düşük teknolojik çözümlerle birlikte kullanmak olduğu görünmektedir. DDT'nin karmaşık hikayesi, hastalıklar ve toplumlar arasındaki ekolojik bağlantıları anlamanın önemini göstermektedir (bakınız Kavram 54.5).

Bu zehirli maddelerin birçoğu, mikroorganizmalar tarafından parçalanamaz ve çevrede yıllarca ya da on yıllarca kalabilir. Diğer durumda, çevreye salınan kimyasal maddeler nispeten zararsız olabilir; fakat, bu maddeler, başka maddelerle reaksiyona girerek, ışığa maruz kalarak ya da mikroorganizmaların metabolizması sayesinde, daha zehirli ürünlere dönüştürülür. Örneğin, kömür kullanan termik santrallerin ve plastik üretiminin yan ürünü olan cıva, çözünmeyen formda düzenli olarak nehirlere ve denizlere boşaltılır. Dip çamurundaki bakteriler, atığı metil cıvaya (CH_3Hg^+) dönüştürür; metil cıva son derece zehirli ve çözünür bir bileşik olup organizmaların dokularında birikir. Bu canlılar arasında, bu maddeyle kirletilmiş sularda yaşayan balıkları tüketen insanlar da yer alır.



▶ **Şekil 56.26 Rachel Carson.** ABD kongresinden önce, biyolog ve yazar olan Carson'un yazmış olduğu yazılar ve vermiş olduğu beyanlar, yeni bir çevresel etiğin geliştirilmesine yardım etmiştir. Onun çabaları, Birleşik Devletlerde DDT kullanılmasının yasaklanmasına ve diğer kimyasalların kullanımının sıkı bir şekilde kontrolüne yol açmıştır.

Sera Gazları ve Küresel Isınma

İnsan faaliyetleri, çeşitli gaz atık ürünlerini ortama salar. Eskiden insanlar, aşırı derece büyük olan atmosferin bu maddeleri sonsuza dek absorblayabileceğini düşündü; fakat, şimdi bilmekteyiz ki böyle ilaveler, atmosferde ve biyosferin geri kalan elemanlarıyla olan etkileşimlerinde önemli değişikliklere yol açmaktadır. Bu bölümde, atmosferdeki karbon dioksit konsantrasyonu artışının ve küresel ısınmanın, türleri ve ekosistemleri nasıl etkilediğini inceleyeceğiz.

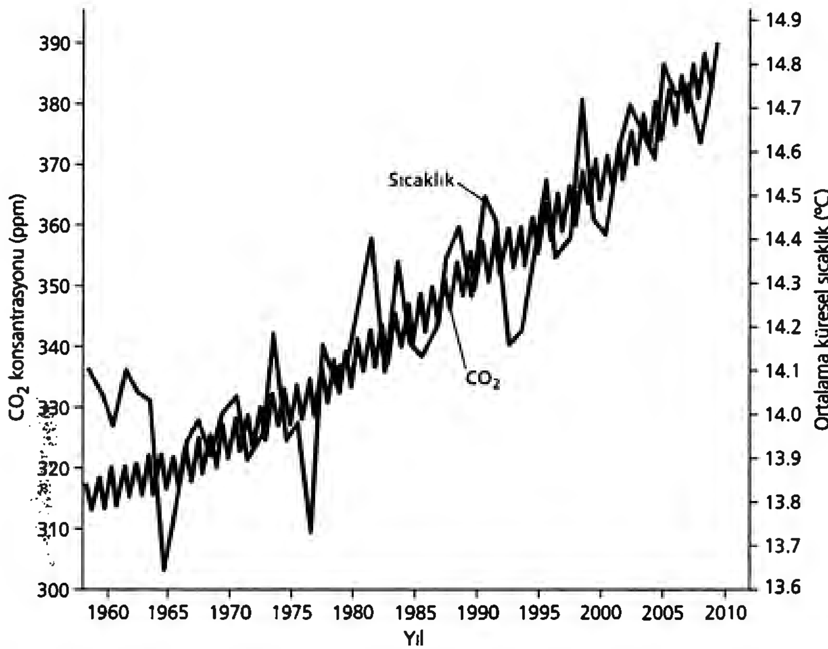
Atmosferdeki CO_2 Düzeyinin Yükselmesi

Endüstri devriminden beri, ormanların kesilmesi ve fosil yakıtların yakılması nedeniyle atmosferdeki CO_2 konsantrasyonu gittikçe artmıştır. Bilim insanları, atmosferdeki ortalama karbon dioksit konsantrasyonunun 1850'den önce 274 ppm olduğunu tahmin etmektedir. Yerleşim yerlerinden oldukça uzak ve atmosferin çok iyi bir şekilde karışımı için yeterince yüksekliğe sahip Hawaii'deki Mauna Loa'da bulunan izleme istasyonu, 1958'de çok kesin ölçümler çok kesin ölçümler yapmaya başladı. O zamanlarda, CO_2 konsantrasyonu 316 ppm'di (**Şekil 56.27**). Bugün, atmosferdeki CO_2 yoğunluğu 385 ppm değerini aşmıştır; bu, 19.yüzyılın ortasından beri %40'dan fazla artışın olduğunu göstermektedir. Eğer CO_2'nin dışarıya salınması, günümüzdeki oranda artmaya devam edecek olursa 2075 yılına gelindiğinde bu gazın atmosferdeki yoğunluğu, 1850 yılındaki değerinin iki katından daha fazla olacaktır.

CO_2 düzeylerindeki artışların tahmin edilebilen sonuçlarından bir tanesi, bitkiler tarafından gerçekleştirilen verimlilikte artışın olmasıdır. Gerçektende, sera gibi deney için düzenlenmiş odalarda CO_2 yoğunluğu arttığı zaman, çoğu bitki daha hızlı büyümektedir. Fakat, C_3 bitkileri CO_2'nin mevcudiyetiyle C_4 bitkilerinden daha fazla sınırlandığından (bakınız Kavram 10.14), küresel ölçekte CO_2 konsantrasyonundaki artışın bir etkisi, günümüzde C_4 bitkilerinin yaşaması için elverişli olan karasal habitatlara C_3 bitki türlerinin yayılması olabilir. Böyle değişiklikler, Birleşik Devletlerde en önemli tahıl ürünü ve bir C_4 bitkisi olan mısırın tarlalardaki yerini, CO_2 bakımından zenginleşmiş çevrelerde mısırdan daha iyi ürün verecek olan buğday ve soya fasulyesi gibi C_3 bitkilerinin alıp alamayacağında etkili olabilir. Bununla birlikte, bilim insanları, yükselen CO_2 düzeylerinin verimlilik ve tür kompozisyonu üzerindeki dereceli ve karmaşık etkilerini tahmin etmek için, uzun vadeli tarla denemelerine başvurmaktadır.

Yükselmiş CO_2 Düzeylerinin Orman Ekolojisini Nasıl Etkilediği: FACTS-I Deneyi

Duke Üniversitesinden bilim insanları, 1995 yılında, CO_2'nin konsantrasyonunun atmosferde artmasının ılıman ormanları nasıl etkiyebileceğini incelemek üzere Orman-Atmosfer Karbon Transferi ve Depolanması (FACTS-I) isimli deneye başladı. Araştırmacılar, ağaçların maruz kaldığı CO_2 konsantrasyonunu ayarladılar. FACTS-I deneyi, üniversitenin deney ormanı içerisindeki 80 hektarlık uzun ibreli çam (*Pinus taeda*) ormanında seçilen altı parselde yürütülmüştür. Her parsel, daire şeklinde olup 30 m çapa sahiptir ve 16 tane kule ile halka

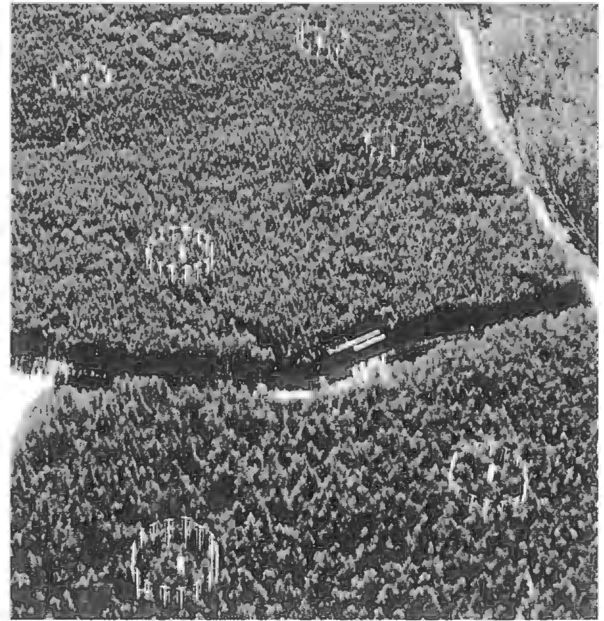


◄ **Şekil 56.27 Mauna Loa, Hawaii'de atmosferdeki karbon dioksit konsantrasyonundaki artış ve ortalama küresel sıcaklıklar.** CO_2 konsantrasyonu (mavi eğri), normal mevsimsel iniş çıkışlara ilave olarak, 1958-2009 yılları arasında sürekli bir şekilde artmıştır. Ortalama küresel sıcaklık (kırmızı eğri), aynı zaman periyodu içerisinde büyük ölçüde iniş çıkış göstermesine karşın, belirgin olarak artma eğilimindedir.

şeklinde çevrelenmiştir (**Şekil 56.28**). Bu altı parselin üçündeki kuleler, günümüzdeki CO_2 konsantrasyonunun yaklaşık 1.5 katı CO_2 içeren hava üretmektedir. Her parselin ortasındaki uzun kule üzerinde bulunan aletler, kararlı bir CO_2 konsantrasyonunu korumak için CO_2 dağılımını ayarlayarak rüzgarın hızını ve yönünü ölçmektedir. Sıcaklık, yağış, rüzgar hızı ve yönü gibi diğer tüm faktörler, atmosferdeki karbon dioksite maruz kalan hem deney parsellerinde ve hem de komşu kontrol parsellerinde normal olarak değişir.

FACTS-I çalışması, yükselen CO_2 düzeylerinin ağaçların büyümesini, topraklardaki karbon konsantrasyonunu, böcek populasyonlarını, toprak nemini, orman altı bitki örtüsündeki bitkilerin gelişimini ve diğer faktörleri nasıl etkilediğini test etmektedir. Deney parsellerindeki ağaçlar, 12 yıl sonra, kontrol parsellerindeki ağaçlardakine göre her yıl %15 daha fazla odun üretti. Büyümede gözlenen bu artış, kereste üretimi ve karbon depolanması için önemlidir; fakat sera deneylerinin sonuçlarına göre tahmin edilenden çok daha düşüktür. Azotun ve diğer besin maddelerinin durumu, galiba, ağaçların ilave karbondioksiti kullanma yeteneğini sınırlamaktadır. FACTS-I çalışmasındaki araştırmacılar, 2005'de her bir parselin yarısını amonyum nitrat ile gübreleyerek bu sınırlamayı ortadan kaldırmaya başladı.

Dünyadaki ekosistemlerin çoğunda besin maddeleri, ekosistem verimliliğini sınırlar ve gübreler mevcut değildir. FACTS-I ve diğer deneylerin sonuçları, atmosferde artmış olan CO_2 düzeylerinin bitki üretimini bir derece artıracağını; fakat bunun, bilim insanlarının sadece on yıl öncesinde tahmin ettiklerinden çok daha az olacağını göstermektedir.



▲ **Şekil 56.28 Yükseltilmiş CO_2 konsantrasyonunun etkileri üzerine büyük ölçekli deney.** Duke Üniversitesi Deney Ormanındaki kulelerin halkaları, deney parsellerinin yarısında, günlük CO_2 düzeylerinin 200 ppm'in yukarısında olmasını sağlayacak şekilde karbon dioksit salmaktadır.

Sera Etkisi ve İklim

CO_2 gibi uzun ömürlü sera gazlarının yükselen konsantrasyonları, aynı zamanda, Dünyanın ısı bütçesini de değiştirmektedir. Gezegene çarpan güneş radyasyonunun çoğu, uzaya geri yansıtılır. CO_2, su buharı ve atmosferdeki diğer sera gazları, görünebilir ışığa karşı şeffaf olmasına karşın, onlar, Dünyadan yayılan kızılötesi ışınların çoğunun yolunu keser ve absorblayarak bir kısmını yeryüzüne doğru tekrardan

yansıtır. Bu işlem, güneş enerjisinin bir kısmının alıkonmasını sağlar. Eğer bu **sera etkisi** olmasaydı, Dünya üzerindeki hava sıcaklığı çok soğuk -18ºC (-0.4ºF) olacaktı ve bizim bildiğimiz birçok yaşam formu mevcut olamayacaktı.

Atmosferdeki CO_2 konsantrasyonunun, son 150 yıllık dönem içerisinde belirgin olarak artış göstermesinin, sıcaklığın küresel boyutta artışıyla bağlantısı olduğundan bu olay birçok bilim insanını ilgilendirmektedir. Bilim insanları, bir asırdan daha fazla bir süredir, sera gazlarının Dünyayı nasıl ısıttığı ve fosil yakıtların yakılmasının bu ısınma olayına nasıl katkı yaptığı üzerinde çalışmaktadır. Çoğu bilim insanı, bu ısınma olayının halen devam ettiğini ve bu yüzyılda hızla artacağına inanmış durumdadır (bakınız Şekil 56.27).

Küresel modeller, 21.yüzyılın sonuna gelindiğinde atmosferdeki CO_2 konsantrasyonunun iki kattan fazla artacağını ve dünyanın sıcaklığını ortalama olarak 3ºC (5ºF) artıracağını öngörmektedir. Tarih öncesi dönemlerdeki CO_2 düzeyleri ve sıcaklıklar arasındaki bağıntı, bu modelleri desteklemektedir. İklimbilimcilerin geçmişteki CO_2 konsantrasyonlarını ölçmelerinin bir yolu, buzul dönemine ait buzların içerisinde hapsedilmiş hava kabarcıkları içerisindeki CO_2 düzeylerini ölçmektir; bu buzulların bazıları, 700.000 yıllıktır. Tarih öncesi sıcaklıkların ne olduğu, fosillere dayalı geçmişteki vejetasyonun analizi ve sedimentler ve mercanlardaki kimyasal izotopların analizi gibi çeşitli yöntemlerle anlaşılmaya çalışılır. Sıcaklığın sadece 1.3ºC artması, dünyayı, geçmiş son 100.000 yıl içerisindeki herhangi bir zamandakinden daha sıcak yapacaktır. Isınma eğilimi, yağışların coğrafik dağılımını da değiştirecek ve muhtemelen Birleşik Devletlerin orta kısmında yer alan tarım alanlarını daha kurak hale getirecektir.

Halihazırda en fazla ısınan yerlerde bulunan ekosistemler, iyice kuzeyde yer alan özellikle kuzey kozalaklı ormanları ve tundradır. Kar ve buz eridiğinde çıplak kalan daha koyu renkli alanlar, daha absorblayıcı yüzeylere sahip olduğundan atmosfere geriye doğru daha az ışınım yansıtır ve sıcaklık daha da artar. Arktik deniz buzu, 2007 yılının yaz mevsiminde, kaydedilmiş en küçük alanı kaplamaktaydı. İklim modelleri, birkaç on yıllık süre içerisinde bu alanlarda yaz buzu olmayabileceği; bu durumun kutup ayıları, ayıbalıkları ve deniz kuşları için habitat azalmasına yol açacağını ileri sürmektedir. Yüksek sıcaklıklar, aynı zamanda, yangınların olma olasılığını artırır. Kuzey Amerika'nın batı kesimlerindeki ve Rusya'daki kuzey (boreal) ormanlarındaki alışılageldik alanlar, çıkan yangınlar nedeniyle son yıllarda iki kez yanmıştır.

Ekologlar, geçmişteki küresel ısınma ve soğuma periyotlarının bitki komünitelerini nasıl etkilediğini incelemek suretiyle, sıcaklıkta ve yağışta gelecekte meydana gelecek değişikliklerin sonuçlarını tahmin etmeye çalışmaktadır. Fosilleşmiş polen analizleri, bitki komünitelerinin sıcaklıktaki değişime paralel olarak çarpıcı bir şekilde değiştiğine işaret etmektedir. Geçmişteki iklimsel değişiklikler, aşama aşama meydana gelmiş olup bitki ve hayvan populasyonlarının çoğu, kendilerinin yaşamasına izin veren abiyotik koşulların bulunduğu alanlara göç etme zamanları olmuştur.

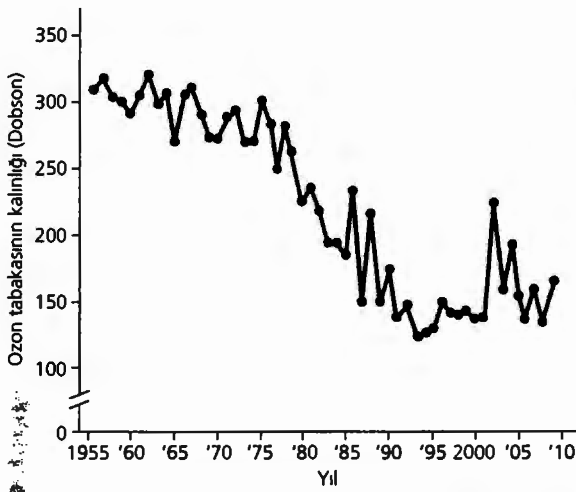
Uzak mesafelere hızlı yayılış gösteremeyen özellikle bitkiler gibi birçok canlı türü, küresel ısınma sonuçlarından öngörülen hızlı iklim değişikliğinde, yaşamını sürdüremeyebilir. Ayrıca, günümüzde birçok habitatın, her zamankinden daha fazla parçaya bölünmüş olması (bakınız Kavram 56.3), birçok canlının göç etme yeteneğini sınırlamaktadır. Bu nedenlerden dolayı, ekologlar, **yardımlı göçü** tartışmaktadır; yardımlı göç, bir türü, insanların neden olduğu tehlikelerden korumak üzere doğal yayılış alanından alınıp elverişli olan başka bir habitata nakletme işlemidir. Çoğu ekolog, ortama nakledilen potansiyel olarak istilacı türün yeni bölgelerde yaratabileceği tehlikeden dolayı, böyle bir uygulamayı sadece son çare olarak düşünmektedir. Bilim insanları henüz, yardımlı göçü uygulamamalarına karşın, eylemciler, iklimsel değişiklikteki beklentilere uygun olarak tehlike altındaki bir ağaç türü olan *Torreya taxifolia*'nın fidelerini 2008 yılında, bu türün Florida'daki yerli yayılış alanının yüzlerce kilometre kuzeyinden batı Kuzey Carolina'ya nakletmiştir. Bazen "yeniden yabanıllaştırma" denen bu olayın, kısmen tanıtım amacıyla kullanıldığı görülmektedir; yardımlı göçün nerede ve ne zaman istenileceğine karar vermek için henüz hiçbir ekolojik çerçeve mevcut değildir.

Küresel ısınmayı yavaşlatmak için birçok yaklaşımlar gerekecektir. Hem enerjiyi daha verimli kullanmak suretiyle ve hem de fosil yakıtlar yerine yenilenebilir güneş ve rüzgar enerjisini ve daha tartışmalı olan nükleer enerjiyi kullanarak, hızlı ilerlemeler kaydedilebilir. Günümüzde kömür, petrol, odun ve diğer organik yakıtlar, sanayileşmiş toplumlarda merkezi konumlarını devam ettirmektedir ve CO_2 salınışı olmaksızın yakılamazlar. CO_2 salınışını belirli bir düzeyde tutmak, kararlaştırılmış uluslar arası çabaları ve hem kişisel yaşam tarzlarında hem de endüstriyel süreçlerde değişikliklerin yapılmasını gerektirecektir. Birçok ekolog, 2001'de Birleşik Devletlerin Kyoto Protokolünden çekilmesinin bu çabanın büyük bir darbe yediğine inanmaktadır; bu protokol, sanayileşmiş ulusların CO_2 gazı çıkış miktarlarını % 5 azaltacağını vadeden 1997 yılında kabul edilmiş bir bildirgeydi. Böyle bir azalma, atmosferdeki CO_2 konsantrasyonlarını kararlı kılmaya giden yolculuğun ilk adımı olacaktır. Danimarka'nın Kopenhag şehrinde 2009 yılında yapılan toplantı dahil, son zamanlarda yapılan uluslar arası görüşmelerde sera gazları emisyonlarının nasıl indirgeneceği konusunda küresel bir uzlaşmaya varılamamıştır.

Küresel ısınmayı yavaşlatmaya yönelik önemli bir yaklaşım, özellikle tropiklerde olmak üzere dünya genelinde ormanların yok edilmesini azaltmaktır. Ormanların kesilmesi, şu anda, sera gazları emisyonunun yaklaşık %12'sinden sorumludur. Yakın zamanda yapılmış olan bir araştırma, ormanları *kesmeyen* ülkelere para ödemenin, 10-20 yıllık bir süre içerisinde orman kesim oranını yarıya indirebildiğine işaret etmektedir. Ormanların kesiminin azaltılması, atmosferimizdeki sadece sera gazlarının oluşmasını yavaşlatmayacak aynı zamanda yerli ormanların varlığını sürdürmesini ve herkes için olumlu bir sonuç olan biyoçeşitliliğin korunmasını sağlayacaktır.

Atmosferdeki Ozonun Tükenmesi

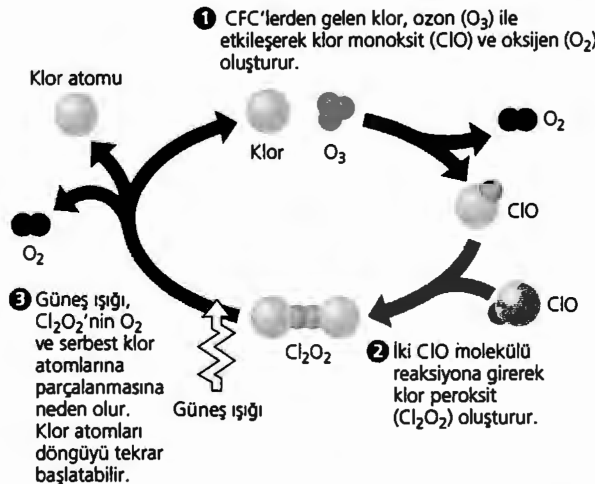
Karbon dioksit ve diğer sera gazları gibi atmosferdeki ozonun (O_3) konsantrasyonu da, insan aktivitelerinden dolayı değişmiştir. Yeryüzündeki yaşam, ultraviyole (UV) radyasyonunun zararlı etkilerinden, Dünya yüzeyinden 17-25 km yukarıda yer alan stratosfer tabakasındaki ozon tabakası tarafından korunur. Ancak, atmosferle ilgili uydu çalışmaları, ilkbahar mevsiminde Antarktika üzerindeki ozon tabakasının, 1970'li yılların ortasından beri önemli ölçüde incelmiş olduğunu göstermektedir (**Şekil 56.29**). Atmosferdeki ozonun yıkılmasına, öncelikli olarak, kloroflorokarbonların (CFC) birikmesi yol açmaktadır; bu kimyasal maddeler, bir



▲ **Şekil 56.29 Antarktika üzerindeki Ekim ayı ozon tabakası kalınlığının Dobson birimi cinsinden yıllara göre değişimi.**

zamanlar soğutucularda ve imalat sanayide yaygın olarak kullanıldı. Kloroflorokarbonlardan salınan klor atomları, stratosferde ozon ile tepkimeye girerek onu moleküler oksijene (O_2) indirger (**Şekil 56.30**). Bunu izleyen kimyasal tepkimeler klorun serbest kalmasını sağlayarak katalitik zincir reaksiyonunda, klorun diğer ozon molekülleri ile tepkimeye girmesine izin verir.

Ozon tabakasının incelmesi, Antarktika'nın üzerinde en bariz şekilde ilkbahar mevsiminde görülmektedir; burada, soğuk ve kararlı hava, zincirleme reaksiyonların devam etmesine izin vermektedir. Ozon tabakasının incelmesinin boyutu ve ozon deliğinin büyüklüğü, son yıllarda gittikçe artmıştır ve bu delik bazen, Avustralya, Yeni Zelanda ve Güney Amerika'nın en güney kısımlarını kapsayacak şekilde genişlemektedir (**Şekil 56.31**). Populasyonların çok yoğun



▲ **Şekil 56.30 Bu şema, atmosferdeki serbest klorun, ozonu nasıl yıktığını göstermektedir**



▲ **Şekil 56.31 Dünyanın ozon kalkanındaki aşınma.** Antarktika üzerindeki ozon deliği, atmosferik veriler üzerine dayandırılan bu görüntüde koyu mavi renkli yama şeklinde görünüyor.

olarak yer aldığı orta enlemlerdeki ozon seviyeleri, geçen son 20 yıllık süre boyunca % 2-20 arasında azalmıştır.

Stratosferde azalan ozon düzeyleri, Dünya'nın yüzeyine ulaşan UV ışınlarının yoğunluğunu artırır. Ozon tabakasının incelmesinin sonuçları, yeryüzündeki yaşam için, bitkiler, hayvanlar ve mikroorganizmalar için oldukça şiddetli olabilir. Bazı bilim insanları, insanlar arasında, deri kanserinin hem öldürücü hem de öldürücü olmayan tiplerinde ve kataraktlarda artışların olacağını tahmin etmektedir; ayrıca, ürünler üzerinde, doğal komüniteler üzerinde ve özellikle yeryüzünün birincil üretiminin büyük bir kısmından sorumlu fitoplanktonik organizmalar üzerinde şimdiden tahmin edilemeyen etkilerinin olacağını ifade etmektedirler.

Ekologlar, ozon tabakasının incelmesinin sonuçlarını çalışmak üzere, günışığındaki UV radyasyonunu azaltan ya da engelleyen filtrelerin kullanıldığı arazi deneyleri yürütmüştür. Güney Amerika'nın uç kısmına yakın bir maki ekosisteminde gerçekleştirilen böyle bir deneyde, ozon deliği alanın üzerine geçtiği zaman yere ulaşan UV radyasyon miktarının çarpıcı bir şekilde artış gösterdiği, filtrelerle korunmayan bitkilerde daha fazla DNA zararlarının ortaya çıktığını göstermiştir. Bilim insanları, Güney Okyanus üzerinde her yıl ozon deliği açıldığı zaman, benzer DNA zararları meydana geldiği ve fitoplankton gelişiminde azalma olduğunu göstermiştir.

Ozon deliği hakkındaki iyi haberler, birçok ülkenin buna nasıl çabuk cevap vermiş olmasıdır. Birleşik Devletlerin de arasında bulunduğu 190'dan fazla ülke, 1987 yılından beri, Montreal Protokolünü imzalamıştır; bu protokol, ozon tabakasını incelten kimyasalların kullanılmasını düzenleyen bir antlaşmadır. Yine Birleşik Devletlerin de arasında bulunduğu birçok ülke, CFC üretimini sonlandırmıştır. Bu eylemlerin sonucu olarak, stratosferdeki klor konsantrasyonları, kararlı hale getirilmiş ve ozon tabakasının incelmesi yavaşlatılmıştır. Bugün CFC salınması sıfıra yaklaştırılmış olmasına karşın, mevcut klor molekülleri, en az 50 yıl stratosferdeki ozon düzeylerini etkilemeye devam edecektir.

Dünyanın ozon kalkanının kısmi olarak bozulması, insanların ekosistemlerin ve biyosferin dinamiklerini nasıl bozabildiğinin ilave bir örneğidir. Bu, aynı zamanda, kafamıza koyduğumuz zaman çevre sorunlarını çözebilme yeteneğimizin önemli bir göstergesidir.

KAVRAM KONTROLÜ 56.4

1. Bir göle aşırı miktarda besin maddelerinin eklenmesi, bu gölün balık populasyonunu nasıl tehilke altına sokabilir?
2. BAĞLANTI KUR Dünya genelinde kuzey kozalaklı ormanlar ve tundraların bulunduğu topraklarda çok büyük miktarda organik madde depoları vardır. Ayrışma hakkında Şekil 55.15'den (s. 1230) öğrendiklerinize dayanarak, küresel ısınma konusunda çalışan bilim insanlarının bu depoları niçin yakından izlediklerine ilişkin bir açıklama yapınız.
3. BAĞLANTI KUR Kavram 17.5 (s.346), DNA'da mutasyonların ortaya çıkmasını uyaran kimyasal ve fiziksel ajanlar olan mutajenlerin yaptıkları eylemi açıklamaktadır. Atmosferdeki ozon konsantrasyonunun azalması, çeşitli canlılarda mutasyon oluşma olasılığını nasıl artırır?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

KAVRAM 56.5

Sürdürülebilir kalkınma, biyoçeşitliliği koruyarak insanların yaşamını iyileştirebilir

Dünyanın iklimindeki ve fiziksel çevredeki değişiklikler ile habitat kayıplarında ve parçalara bölünmedeki artışlar, dünya kaynaklarını yönetmede yapacağımız zor bir takasla yüz yüze getirmektedir. Tüm habitat parçalarını korumak, uygulanabilir değildir; onun için biyologlar, hangi habitat parçalarının en önemli olduğunu belirleyerek öncelikli olarak korunması gerektiği konusunda topluma yardım etmelidir. İdeal olan, uygulamaya konmuş olan bu önceliklerin, bölgede yaşayan insanların yaşam kalitesini de iyileştirmesidir. Ekologlar, uzun süreli koruma önceliklerinin aracı olarak *sürdürülebilirlik* kavramını kullanır.

Sürdürülebilir Biyosfer Girişimi

Eğer biz türleri yok olmaktan korumak ve insan yaşam kalitesini iyileştirmek istiyorsak biyosferin karşılıklı bağlantılarını anlamamız gerekir. Bu amaçla, birçok ulus, bilimsel cemiyetler ve diğer gruplar, **sürdürülebilir kalkınma** kavramını benimsemiştir; bu, günümüzde yaşayan insanların gereksinimlerinin karşılanmasının, gelecek kuşakların gereksinimlerini karşılama yeteneğini sınırlamaksızın gerçekleştirildiği ekonomik kalkınma demektir. Profesyonel ekologların dünyadaki en büyük organizasyonu olan, ileriye dönük Amerika Ekoloji Cemiyeti, Sürdürülebilir Biyosfer Girişimi denen bir araştırma gündemini onaylamaktadır. Bu girişimin amacı, yeryüzündeki kaynakları mümkün olduğu kadar sorumluluk duyarak korumak, yönetmek ve gelişim sağlamak için gerekli olan temel ekolojik bilgileri elde etmek ve tanımlamaktır. Araştırmanın gündemi, iklim ve ekolojik süreçler arasındaki etkileşimleri kapsayan küresel değişikliklerin çalışılmasını; biyolojik çeşitliliği ve onun mevcut ekolojik süreçlerdeki rolünün incelenmesini; doğal ve yapay ekosistemlerin verimliliğinin sürdürülebildiği yolların araştırılmasını içermektedir.

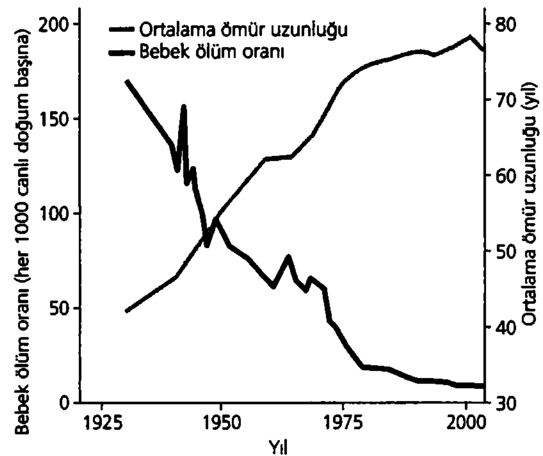
Bu girişim, ekonomik kaynaklara ve insanın çok güçlü sorumluluğuna gereksinim duyar.

Sürdürülebilir kalkınmayı başarmak, iddialı bir hedeftir. Ekosistem süreçlerini devam ettirmek ve biyoçeşitlilik kaybını yavaşlatmak için, yaşam bilimini sosyal bilimlerle, ekonomiyle ve beşeri bilimler ile bağlantısını sağlamalıyız. Aynı zamanda kişisel değerlerimizi tekrar gözden geçirmeliyiz. Gelişmiş zengin toplumlarda yaşayanlarımız, gelişmekte olan toplumlarda yaşayan kişilere göre daha büyük ekolojik ayak izine sahiptir (bakınız Bölüm 53). Yönümüzü kısa-süreli kişisel kazançlara doğru çevirmekten vazgeçerek bizi destekleyen doğal süreçlerin değerini öğrenebiliriz. Aşağıdaki vaka çalışması, bilimsel ve kişisel çabaların birlikte, gerçekten sürdürülebilir bir dünya yaratmada nasıl önemli bir farklılık yaratabildiğini göstermektedir.

Vaka Çalışması: *Kostarika'da Sürdürülebilir Kalkınma*

Kavram 56.3'de tartıştığımız Kostarika'daki korumanın başarısı, ulusal hükümet, devlete bağlı olmayan kuruluşlar ve vatandaşlar arasında ortaklık gerektirir. Bireyler tarafından tesis edilen birçok doğa rezervi, hükümet tarafından ulusal yaban hayat rezervi olarak kabul edilmiş ve kişilere önemli vergi avantajları sağlanmıştır. Bununla birlikte, biyoçeşitliliğin korunması ve restorasyonu, sürdürülebilir kalkınmanın sadece bir yüzünü oluşturur; diğer anahtar yönü insanların koşullarını iyileştirmektir.

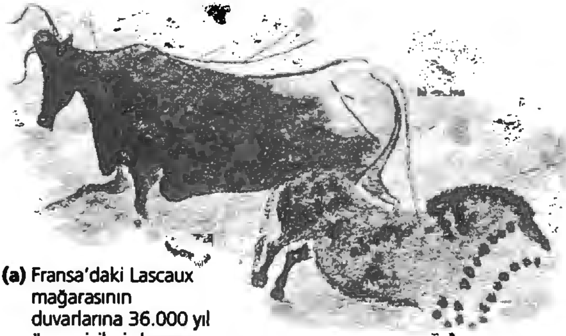
Kostarika, koruma amaçlarını sürdürdüğünde, ülkedeki insanların yaşam koşulları nasıl değişmiştir? Bölüm 53'de tartıştığımız gibi, yaşam koşullarının en temel göstergelerinden ikisi, çocuk ölüm oranı ve ortalama ömür uzunluğudur. Kostarika'daki çocuk ölüm oranı, 1930-2009 yılları arasında gözlenen binde 170'den (her 1000 canlı doğumda 170) binde 9'a düşmüştür; aynı dönem içerisinde ortalama ömür uzunluğu 43 yıldan 78 yıla çıkmıştır (**Şekil 56.32**). Yaşam koşullarının bir diğer göstergesi, okuryazarlık oranıdır. Karşılaştırma açısından, 2004 yılında Kostarika'da okuryazarlık oranı %96; Birleşik Devletlerde ise %97'dir. Bu istatistikler, Kostarika'daki yaşam koşullarının, ülke kendisini koruma ve



▲ **Şekil 56.32 Kostarika'daki doğumlarda bebek ölüm oranı ve ortalama ömür uzunluğu.**

restorasyona adadığı dönem boyunca büyük ölçüde iyileştiğini göstermektedir. Bu sonuç korumanın insanların refah düzeyinde bir iyileşmeye *neden olduğunu* kanıtlamamasına karşın, Kostarika'daki gelişmenin hem doğaya ve hem de insanlara hizmet ettiğini kesinlikle söyleyebiliriz.

Kostarika'daki başarılara karşın, birçok sorun varlığını korumaktadır. Kostarika'nın karşılaştığı sorunlardan bir tanesi, nüfus artarken korumanın sürdürülmesine sadık kalmaktır. Kostarika'da doğum oranları hızla düşmekte ve nüfus, yıllık %1.5 oranında büyümesine karşın, bu ülke, hızlı demografik değişimin ortasındadır (bakınız Bölüm 53). Şimdilik 4 milyon civarında olan nüfusun, bu yüzyılın ortasına kadar artmaya devam edeceği ve yaklaşık olarak 6 milyon düzeyine ulaşacağı tahmin edilmektedir. Eğer son zamanlardaki başarı bir rehberse, Kostarika halkı, sürdürülebilir kalkınma için arayışları içerisinde nüfus artışının üstesinden gelecektir.



(a) Fransa'daki Lascaux mağarasının duvarlarına 36.000 yıl önce çizilmiş hayvan resimleri



(b) Bir su kuşuna ait Almanya'da bulunan 30.000 yıllık fildişi oyması



(c) Doğaseverler, yaban hayatı izleme gezisinde

▲ Şekil 56.33 **Canlıyı sevmek (biophilia), geçmişte ve günümüzde.**

Biyosferin Geleceği

Modern yaşamımız, yaşamlarını sürdürmek için avcı ve toplayıcı olan ilkin insanlarınkinden çok farklıdır. Onların doğaya gösterdikleri saygı, mağara duvarlarına çizmiş oldukları yaban hayatı ile ilgili duvar resimlerinde(**Şekil 56.33a**) ve fildişi ve kemikten yapmış oldukları heykellerde biçimlendirdikleri yaşam görüşlerinde belirgin olarak görülmektedir (**Şekil 56.33b**).

Yaşamımız, doğaya ve canlı çeşitliliğine bağlı olan atalarımızın arta kalan mirasını yansıtmaktadır – *biophilia* (*canlıyı sevmek*) olarak isimlendirilen bu kavram, bu bölümün başlangıç kısmında verilmiştir. Biz, biyoçeşitliliği zengin olan doğal çevrelerde evrimleştik; ve böyle ortamlara karşı halen daha büyük ilgimiz vardır (**Şekil 56.33c, d**). E. O. Wilson, canlıyı sevme özelliğimizin doğuştan geldiğini; ve bu özelliğin, kendi varlığını sürdürmesi, çevreyle olan sıkı bağlantıya, bitki ve hayvanların kıymetini bilmeye dayalı olan zeki bir tür üzerine etki eden doğal seçmenin bir evrimsel ürünü olduğunu ifade eder.

Canlıların kıymetini bilmemiz, bugün, biyoloji alanına rehberlik etmektedir. Her bir türü özgün kılan genetik kodu çözerek canlıların önemini vurguluyoruz. Zaman içerisindeki evrimsel değişimleri sıralamada fosilleri ve DNA'yı kullanmak suretiyle canlıları bir çatı altında topluyoruz. Dünyadaki milyonlarca türü sınıflandırma ve koruma çabalarımızla canlıları koruyoruz. İnsan refahını artırmada doğa sorumluluğunu kullanarak canlılara saygı gösteriyoruz.

Biyoloji, doğa hakkında bilmek istediklerimizin bilimsel ifadesidir. Biz, çoğunlukla memnun olduğumuz şeyi koruruz ve çoğunlukla anladığımız şeyin kıymetini biliriz. Yaşamın çeşitliliğini ve yaşamla ilgili süreçleri öğrenmek suretiyle, biyosferdeki yerimizin ve kendimizin daha fazla farkında oluruz. Bu kitabın, size, ömür boyu yararlı olacağını ümit ediyoruz.

KAVRAM KONTROLÜ 56.5

1. *Sürdürülebilir kalkınma* ne demektir?
2. Türleri korumada ve ekosistemleri restore etmede canlıları sevme, bizi nasıl etkileyebilir?
3. **EĞER ÖYLE İSE?** Yeni bir balıkçılık keşfedildiğini varsayalım ve siz de onun sürdürülebilirliğinden sorumlusunuz. Balık populasyonu ile ilgili hangi ekolojik verilerin olmasını istersiniz? Balıkçılığın gelişmesi için hangi kriterleri uygularsınız?

Önerilen yanıtlar için, Ek A'ya bakınız.

(d) Genç bir biyolog elinde bir ötücü kuşu tutuyor



Cevaplar

Bölüm 1

Şekil Soruları

Şekil 1.7 İnsan elinde, tırnaklar, sinirler ve kaslarla birleşmiş parmakların düzenlenişi ve karşılıklı başparmaklar elin büyük bir beceri ile nesneleri tutma ve değiştirmesini sağlar. **Şekil 1.13** B maddesi sürekli olarak yapılacak ve büyük miktarlarda birikecektir. Ne C ne de D yapılmayacaktır. Dolayısıyla D, 1. Enzimi engelleyemeyecek ve yolu düzenleyemeyecektir. **Şekil 1.27** Saldırıya uğramış kahverengi yapay yılanların yüzdesi bütün bölgelerde (mercan yılanları yaşasın ya da yaşamasın) saldırıya uğrayan yapay kral yılanlarının yüzdesinden olasılıkla daha büyük olacaktır.

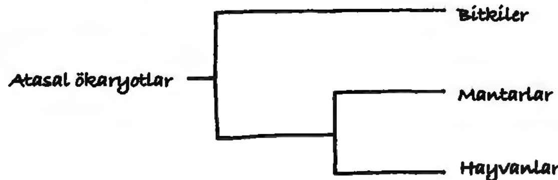
Kavram Kontrolü 1.1

1. Örnekler: Bir molekül birbirine bağlanmış atomlardan oluşmuştur. Her bir organelde *moleküller* düzenli bir şekilde sıralanmıştır. Fotosentez yapan bitki hücreleri kloroplastlar olarak isimlendirilen *organellere* sahiptir. Bir doku birbirine benzeyen bir grup hücreden oluşur. Kalp gibi organlar birkaç *dokudan* yapılmıştır. Bitki gibi bir çok hücreli gelişmiş organizma, yapraklar ve kökler gibi, birkaç tip *organa* sahiptir. Bir populasyon aynı türe ait *organizma* gurubudur. Bir kommunüte belli bir bölgede yaşayan çeşitli türlerin *populasyonlarından* oluşur. Bir ekosistem hava, toprak ve su gibi yaşam için önemli cansız faktörlerle birlikte, bir biyolojik *kommunüteden* oluşur. Biyosfer Dünya'daki bütün *ekosistemlerden* oluşur. 2. (a) Yapı ve işlev birbiriyle ilişkilidir. (b) Hücreler bir organizmanın temel birimleridir *ve* yaşamın sürdürülebilmesi DNA formunda, kalıtımla geçebilen bilgiye dayanır. (c) Organizmalar diğer organizmalar ve çevre ile etkileşir ve yaşam enerji transferi *ve* dönüşümünü gerektirir. 3. Olası bazı yanıtlar: *yeni oluşan özellikler*: Bir insan kalbinin kan pompalayabilmesi için kalbin tam olması gerekir; kalbin yalnız çalışan herhangi bir dokusu ya da hücresi bunu tek başına gerçekleştiremez. *Çevresel İlişkiler*: Bir sıçan çerez ya da çimen besinleri yer ve besin maddesinin bir kısmını dışkı ya da idrar olarak biriktirir. Bir yuvanın yapılması fiziksel ortamı yeniden düzenler ve çevrenin bazı bileşenlerinin parçalanmasını hızlandırabilir. Bir sıçan da bir av için besin olabilir. *Enerji transferi*: Çimen gibi bir bitki güneş enerjisini absorblar ve bu enerjiyi depolonmuş yakıt formundaki moleküllere dönüştürür. Hayvanlar Bitkinin kısımlarını tüketebilir ve besindeki enerjiyi kendi faaliyetlerini yürütmek için kullanır. *Yapı ve işlev*: Bir kurdun kuvvetli ve keskin dişleri avını yakalama ve parçalamaya iyi uyum sağlamıştır. *Yaşamın hücresel temeli*: Besinin parçalanması sindirim sisteminin hücreleri tarafından salgılanan kimyasallar (başlıca enzimler) sayesinde gerçekleşir. *Geri besleme düzenlenmesi*: Mideniz dolu olduğunda, yediğiniz yemeği azaltmanız için beyninize sinyal gönderir. Evrim: Bütün bitkiler kloroplasta sahiptir. Bu da onların ortak bir atadan kökenlendiklerini gösterir.

Kavram kontrolü 1.2

1.Bir adres, bir yeri, daha geniş kategorilerden daha dar kategorilere doğru tanımlar- eyalet, posta kodu, cadde ve bina numarası. Bu, biyolojik taksonomide, grupları niteleyen gruplar şeklinde sınıflandırmaya benzer. 2. Bir populasyonda kalıtsal olarak ortaya çıkan varyasyon doğal seçilim tarafından "düzenlenir". Çünkü diğerlerine göre, ortama daha iyi uyum sağlamış kalıtsal özellikler daha başarılı bir şekilde yaşar ve ürer. Zamanla, daha iyi uyum sağlamış bireyler kalır ve bu bireylerin populasyondaki yüzdesi artar. Buna karşılık daha az uyum sağlamış bireylerin baskınlığı azalır- bir populasyonda bir tip düzeltme.

3.



Kavram Kontrolü 1.3

1.Tümevarım, özel durumlardan genelleme yapılmasını sağlar; Tümden gelim genel terimlerden özel çıktıların öngörülmesini sağlar. 2. Yılanlarda renklenme özelliği 3. Hipotez ile karşılaştırılınca, bilimsel bir kuram genellikle daha genel olup, çok fazla kanıt tarafından doğrulanır. Doğal seçilim açıklanabilen bir düşüncedir. Bu düşünce bütün organizma tiplerine uygulanabilir ve çok çeşitli ve çok fazla miktarda kanıtla desteklenir. 4. Şekil 1.27'de gösterilen bulgulara dayanarak, kahverengilere göre, renkli yapay yılanların, daha fazla saldırıya uğrayacaklarını öngörebilirsiniz. Çünkü basitçe, kahverengi yılanları görmek daha kolaydır. Bu öngörüye göre, araştırma yaptığınız Virginia bölgesinde yılanlara saldıran, fakat renkli yapay yılanlara benzeyen zehirsiz yılanlara saldırmayan avcılar bulunmaktadır.

Kavram kontrolü 1.4

1.Bilim doğal olayları ve nasıl çalıştıklarını anlamayı amaçlar. Buna karşılık, teknoloji bilimsel buluşların belirli bir amaca ya da sorunun çözümü için uygulanmasını kapsar. 2. Doğal seçilim iş görmüştür. Sıtma aşağı Sahara'da mevcuttur. Bu nedenle, onların yaşayabilmelerini arttıran ve genlerini yavrularına geçirmelerini sağlayan, orak hücresi anemi genlerine sahip insanlara avantaj sağlayacaktır. Sıtmanın görülmediği, Birleşik Devletler'de yaşayan bu Afrika'lılara avantaj sağlamayacak ve bu kişiler daha kuvvetli seçileceklerdir. Bunun sonucunda orak anemisi hastalığı geni taşıyan birey sayısı azalacaktır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

1.1 Evrim dünya üzerindeki bütün yaşamın en temel özelliklerini açıklar. Ayrıca, ortak bir atadan kökenlendikleri için bütün yaşam formları tarafından paylaşılan ortak özellikleri açıklar. Bunun yanı sıra, gezegenimizdeki bu denli bir canlı çeşitliliğinin nasıl oluştuğunu da açıklar. **1.2** Bu bitkinin atası, yaprakların suyu iyi korumasını sağlayan varyasyonlar göstermiş olabilir. Çünkü bu bitkinin yaşadığı kayaların yarıklarında çok fazla toprak bulunmaz. Dolayısıyla suyu koruyabilen varyant bitkiler daha iyi yaşayabilmiş ve daha fazla yavru üretebilmiştir. Zamanla, populasyonda giderek daha fazla sayıya ulaşan bireyler kalın ve suyu koruyan yapraklara sahip olma avantajını yakalamışlardır. **1.3** Tüme varım hipotezlerin kurulmasında, buna karşılık tümden gelim ise hipotezlerin test edilmesinde kullanılan öngörülere götürür. **1.4** farklı düzeylerde doğal olayları araştıran bilim insanları tarafından farklı yaklaşımlar getirilerek çalışılan sorun hakkında daha fazla şey öğrenilebilir. Bilim adamlarının alanlarının çeşitli oluşu, verimli düşüncelere götürmüştür. Dolayısıyla, önemli yenilikler farklı kültürlerin bir arada yaşadığı yerlerde ortaya çıkmıştır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

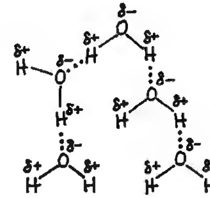
1.b 2.d 3.a 4.c 5.c 6. c 7.b 8.c 9.c 10.d

11. Çizeceğiniz şekil: (1) Biyosfer için, tropik bir okyanusun dışına gelen bir oka sahip dünya; (2) ekosistem için, bir mercan resifinin uzaktan görünümü, (3) bir komünite için, mercanları, balıkları, bazı deniz yosunları ve düşünebileceğiniz herhangi bir organizma koleksiyonu; (4) populasyon için, aynı gruba ait bir balık grubu; (5) organizma için, populasyonunuza ait bir balık; (6) organ için, balık midesi, organ sistemi için ise bütün bir sindirim sistemi (yardım için bakınız Bölüm 41); (7) bir doku için, mideye ait benzer bir grup hücre, (8) bir hücre için, nukleus ve birkaç diğer organeli gösteren, dokudan bir hücre; (9) bir organel için, hücre DNA'sının yer aldığı nukleus; ve (10) bir molekül için, bir DNA çift sarmalı. Kabaca çizebilirsiniz.

Bölüm 2

Şekil Soruları

Şekil 2.2 Sonuçlardaki en önemli fark, *Duroia* ağaçlarının saldığı zehirli kimyasalların *Cedrela* fidanlarına hava ya da toprak aracılığı ile ulaşmasının böcek bariyeri tarafından bloke edilmemesi nedeniyle, her bahçedeki fidanların yaprak dokularının benzer miktarda öleceği olacaktır. Bahçelerin dışına ekilen *Cedrela* fidanları, yakınlarda *Duroia* ağaçları olmadığı sürece hasar görmezler. Bahçelerdeki korunmamış *Cedrela* fidanları üzerinde bulunan karıncaların yapraklara enjeksiyon yaptıkları da muhtemelen gözlenmeyecektir. Bununla birlikte, karıncaların salgı bezlerinde, diğer birçok karınca türünde olduğu gibi, formik asit bulunduğu saptanacaktır. **Şekil 2.9** Atom sayısı=12; 12 proton, 12 elektron; 3 elektron kabuğu; 2 valans elektronu. **Şekil 2.16** Muhtemel cevaplardan biri:



Şekil 2.19 Bitki, içinde çözünmüş CO_2 bulunan su (H_2O) içine batmıştır. Bitkide bulunan ve hem bitkinin hem de bu bitkiyi yiyen hayvanların besini olarak iş görebilen şekerin yapılması için güneş enerjisi kullanılır. Oksijen (O_2) hava baloncuklarının içindedir.

Kavram Kontrolü 2.1

1. Sofra tuzu (sodyum klörür) sodyum ve klordan yapılmıştır. Biz bu bileşiği yiyebiliriz; çünkü bu tuzun özellikleri onu oluşturan metal (sodyum) ve zehirli bir gaz olan klorun özelliklerinden farklıdır. 2. Evet, çünkü bir organizma, çok az miktarlarda da olsa, iz elementlere gereksinim duyar. 3. Demir eksikliği olan bir birey muhtemelen yorgunluktan şikayetçidir ve kanındaki düşük oksijenin seviyesinin neden olduğu başka belirtiler de vardır. (Anemi olarak adlandırılan bu durum, kan hücrelerinin çok az sayıda olmasından ya da anormal hemoglobinden de kaynaklanabilir.) Toksik elementleri tolere edebilecek şekilde değişikliğe uğramış olan atasal bitkiler serpentin topraklarda gelişerek üreyebilirler. (Serpentin olmayan topraklara adapte olmuş bitkilerin serpentin bölgelerde hayatta kalması beklenmez.) Varyantların yavruları da serpentin koşullarında en iyi gelişme ve üreme yeteneğine sahip olacak şekilde değişikliğe uğrarlar. Bu durum muhte-

melen birçok generasyon sonra bugün gördüğümüz serpentine adapte olmuş türleri ortaya çıkarmıştır.

Kavram Kontrolü 2.2

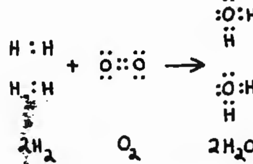
1. 7 **2.** $^{15}_{7}N$ **3.** 9 elektron; iki elektron kabuğu; 1*s*, 2*s*, 2*p* (üç yörünge); valans kabuğunu doldurmak için 1 elektron gerekir. **4.** Aynı dizideki elementler aynı sayıda elektron kabuğuna sahiptir. Bir kolondaki tüm elementler valans kabuklarında aynı sayıda elektrona sahiptir.

Kavram Kontrolü 2.3

1. Her karbon atomu olması gerektiği gibi dört değil, sadece üç kovalent bağ içerir. **2.** İyonik bağlar oluşturmak üzere zıt yüklü iyonlar arasındaki çekim. **3.** Bu biçimleri taklit eden molekülleri sentezlerseniz, bu molekülleri sentezleme yeteneğinde olmayan bireylerde ortaya çıkan hastalık ya da olumsuz koşulları tedavi edebilirsiniz.

Kavram Kontrolü 2.4

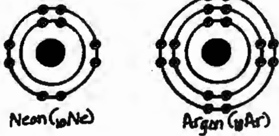
1.



2. Denge durumunda ileri ve geri tepkimeler aynı hızda gerçekleşir.
3. $C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$ + Enerji. Glukoz ve oksijen, karbon dioksit ve su oluşturacak şekilde tepkimeye girer; bu arada enerji açığa çıkar. Bu tepkimenin gerçekleşebilmesi için solunumla aldığımız oksijene ihtiyaç vardır, solunumda oluşan karbon dioksidi dışarı veririz; çünkü karbon dioksit bu tepkimenin yan-ürünüdür. (Bu tepkime hücre solunumu olarak adlandırılır. Bu konuyu Bölüm 9'da ayrıntılı olarak öğreneceksiniz.)

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

2.1 İyot (tiroid hormonunun bir parçası) ve demir (kandaki hemoglobinin bir parçası) iz elementtir ve her ikisi de küçük miktarlarda gerekir. Kalsiyum ve fosfor (kemik ve dişlerin bileşeni) vücut için daha fazla miktarlarda gereklidir.
2.2



Neon ve argonun her ikisi de 8 elektron içeren tamamlanmış valans kabuklarına sahiptir. Bu iki element kimyasal bağlara katılabilecek eşleşmemiş elektron içermez. **2.3** Elektronlar iki atom arasındaki polar-olmayan kovalent bağlarda eşit olarak paylaşılır. Polar kovalent bağda, elektronlar elektronegatif atoma doğru çekilirler. İyonların oluşumunda, bir atomdan çok daha elektronegatif bir başka atoma bir elektron transfer edilir. **2.4** Eklenen reaktantlar ürüne dönüştükçe, ürünlerin konsantrasyonu artacaktır. Doğal olarak, ileri ve geri tepkimelerin aynı hızda gerçekleştiği ve ürünlerle reaktantların daha fazla reaktant eklenmesinden önceki konsantrasyonlarına geri dönülen yeni bir dengeye ulaşılacaktır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. a **2.** e **3.** b **4.** a **5.** d **6.** b **7.** c **8.** e

a. Ö::C:H Bu yapı anlam taşımaz, çünkü karbonun valans kabuğu tamamlanmamıştır, karbon dört bağ yapabilir.

b. H:Ö:C:C::Ö (H H, H) Bu yapı anlamlıdır, çünkü bütün valans kabukları tamamlanmış olup, tüm bağlar doğru sayıda elektrona sahiptir.

c. H:C:H.C::O (H H, H) Bu yapı anlam taşımaz, çünkü H'in paylaşacağı sadece 1 elektron vardı, dolayısıyla H, 2 atom ile bağ kuramaz.

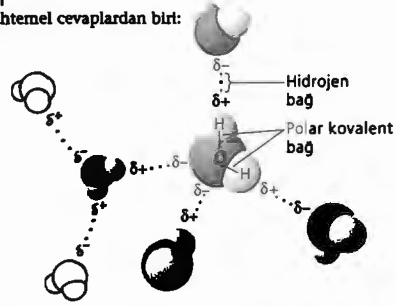
d. Bu yapı birkaç nedenle anlam taşımaz:
:O: Oksijenin valans kabuğu tamamlanmamıştır; oksien 2 bağ yapabilir.
H:N..H H'in paylaşacağı sadece 1 elektron vardır, dolayısıyla çift bağ kuramaz.

Azot genellikle sadece 3 bağ yapar. 2 tek bağ yapmaya yetecek elektronu yoktur, bir tane çift bağ yapar ve valans kabuğunu tamamlar.

Bölüm 3

Şekil Soruları

Şekil 3.2 Muhtemel cevaplardan biri:



Şekil 3.6 Hidrojen bağları olmasaydı su diğer küçük moleküller gibi davranacak ve suyun katı hali olan buz sıvı sudan daha ağır olacaktı. Buz dibe çökecek ve geri kalan su kütlesinden yalıtılamadığı için donacaktı; çünkü Güney Kutbu'nun yıllık ortalama sıcaklığı -50°C'dir. Bu ortamda kriller hayatta kalamazdı. **Şekil 3.7** Çözeltinin ısıtılması suyun oda sıcaklığında iken buharlaşmasından daha hızlı buharlaşmasına neden olur. Belirli bir noktada tuz iyonlarını çözmeye yetecek su molekülü olmayacaktır. Tuz, çözeltiden ayrılacak ve yeniden kristaller oluşturmaya başlayacaktır. Sonuçta suyun tümü buharlaşacak ve geriye başlangıçtaki gibi bir tuz kütlesi kalacaktır. **Şekil 3.12** Mercan resiflerinin kaybına neden olunması sonucunda okyanusun karbonat konsantrasyonunda ortaya çıkacak olan azalma kalsifikasyon yapmayan organizmalar üzerinde etki yaratacaktır. Bu organizmaların bazıları korunmak için resif yapısına ihtiyaç duyarken, bazıları da resiflerde yaşayan diğer türler üzerinden beslenirler.

Kavram Kontrolü 3.1

1. Elektronegativite bir atomun kovalent bağ elektronlarına karşı gösterdiği çekimdir. Oksijen hidrojenden daha elektronegatif olduğu için, H_2O içindeki oksijen atomu elektronları kendine doğru çeker. Bunun sonucunda oksijen atomu üzerinde kısmi negatif yük, hidrojen atomları üzerinde ise kısmi artı yük ortaya çıkar. Komşu su moleküllerinin kısmi zıt yük taşıyan atomları arasındaki çekim, hidrojen bağı oluşturur. **2.** Bir moleküldeki kısmi pozitif yük taşıyan hidrojen atomları komşu moleküldeki hidrojen atomlarını iter. **3.** Su moleküllerindeki kovalent bağlar polar olamaz ve birbirleriyle hidrojen bağları kuramazlardı.

Kavram Kontrolü 3.2

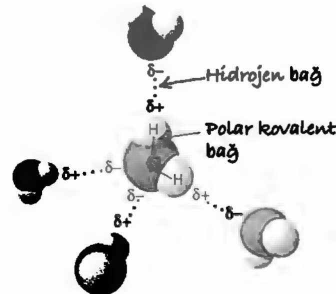
1. Hidrojen bağları komşu su moleküllerini birarada tutar. Su yapraklardan buharlaştıkça, su molekülleri zincirinin su ileten hücreler içinde yerçekimine zıt yönde hareket etmesi kohezyon ile mümkün olur. Su molekülleri ile su ileten hücrelerin duvarları arasındaki adhezyon da yerçekiminin üstesinden gelinmesine yardım eder. **2.** Yüksek nem terin buharlaşmasını baskılayarak serinlemeye engel olur. **3.** Su donduğunda genişler; çünkü kristal oluşturmakta olan su molekülleri birbirinden uzaklaşırlar. Kayanın içindeki oyuklarda bulunan suyun donma sonucunda genişlemesi kayayı çatlatabilir. **4.** Bir litre kan 7.8×10^{13} tane gren molekülü içerir (1.3×10^{-10} mol/litre $\times\ 6.02 \times 10^{23}$ molekül/mol). **5.** Hidrofobik bileşik, belki de bacak uçlarının su ile kaplanmasını ve yüzeyin kırılmasını önlemeye yardımcı olarak suyu uzak tutar. Eğer bacaklar hidrofilik bir bileşik ile kaplı olsaydı, bacakları suya gömülecek olan supiresinin su üzerinde yürümesi muhtemelen daha zor olacaktı.

Kavram Kontrolü 3.3

1. 10^5 ya da 100,000 **2.** $[H^+] = 0.01\ M = 10^{-2}\ M$, dolayısıyla pH = 2. **3.** $CH_3COOH \rightarrow CH_3COO^- + H^+$. CH_3COOH asit (H^+ verici), CH_3COO^- baz (H^+ alıcı). **4.** Suyun pH'sı 7'den 2'ye düşer; asetik asit çözeltisinin pH'sı sadece çok küçük miktarda azalır; çünkü, eklenen H^+'lan kabul eden CH_3COO^- CH_3COOH haline gelir ve dolayısıyla 3. soruda verilen tepkime sola doğru kayar.

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

3.1

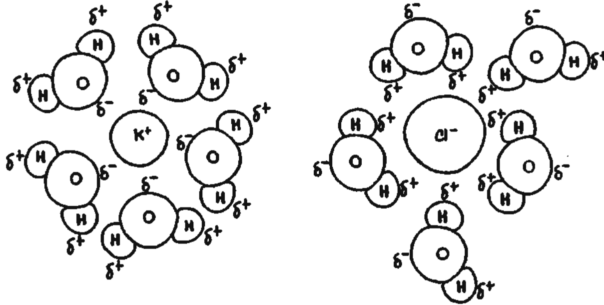


Her su molekülü komşu su molekülleri ile dört adet hidrojen bağı kurabilir. **3.2** İyonlar suda çözünebilir çünkü, polar su molekülleri bunların etrafında hidrasyon kabuğu oluşturur. Su molekülleri polar molekülleri çevreleyip onlarla hidro-

len bağları oluşturduğu için, polar moleküller suda çözünürler. Çözeltiler çözünen ile çözücünün oluşturduğu homojen karışımlardır. Kolloidler çözünemeyecek kadar büyük partiküllerin sıvı içinde asılı kalması sonucunda oluşur. 3.3 CO_2 H_2O ile tepkimeye girerek karbonik asit (H_2CO_3) oluşturur. Karbonik asit H^+ ve bikarbonat (HCO_3^-) verecek şekilde dissosiye olur. Karbonik asit-bikarbonat tepkimesi bir tamponlama sistemi olsa da, CO_2 eklenmesi, daha fazla H^+ vererek pH'yı düşürecek şekilde tepkimeyi sağa doğru çeker. Fazla protonlar bikarbonat oluşturacak şekilde CO_3^{-2} ile birleşir ve mercanların kalsiyum karbonat oluşturması (kalsifikasyon) için gereken karbonat konsantrasyonu azalır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d 2. b 3. c 4. e 5. c 6. a 7. e 8. d



10. Hem küresel ısınma hem de okyanusların asitleşmesi, fosil yakıt kullanılması sonucunda atmosferdeki karbon dioksit düzeyinin artmasından kaynaklanır.
11. Moleküller arasındaki hidrojen bağlarından ötürü, suyun özgül ısısı yüksektir (özgül ısı suyun sıcaklığını 1°C artırmak için gereken ısı miktarıdır). Su ısıtıldığında, ısının çoğu su moleküllerinin hareketi ve suyun sıcaklığı artmadan önce, hidrojen bağlarının kırılması için absorbe edilir. Buna karşılık, su soğutulduğunda, önemli miktarda ısı açığa çıkaracak şekilde birçok hidrojen bağı kurulur. Isı açığa çıkması bitkileri donmaktan korur ve böylece hücre hasarı önlenmiş olur.

Bölüm 4

Şekil Soruları

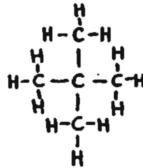
Şekil 4.2 Reaktantların konsantrasyonu dengeyi etkilediği için (Bölüm 2'de anlatıldığı gibi), CH_2O'ya nispetle daha fazla HCN bulunurdu. Dolayısıyla azot içeren reaktant gaz konsantrasyonu daha fazla olurdu.

Şekil 4.4



Şekil 4.6 Yağ asidi kuyrukları sadece karbon-hidrojen bağları içerir ki bu bağlar polar değildir. Büyük çoğunluğu bu kuyruklardan oluşan yağ molekülünün tamamı nispeten polar olmayan yapıdadır ve su ile hidrojen bağları kuramaz.

Şekil 4.7



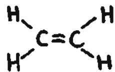
Şekil 4.9 b molekülü, çünkü sadece karboksil grubunun elektronegatif iki oksijeni değil, bir sonraki (karbonil) karbon üzerindeki oksijen de vardır. Bu oksijenlerin tümü –OH grubundaki O ile H arasındaki bağı daha polar yapar ve dolayısıyla H^+ disosiyasyonunu kolaylaştırır.

Kavram Kontrolü 4.1

1. Wöhler'in deneyinden önce yaygın olan görüşe göre sadece canlı organizmalar "organik" bileşikleri sentezleyebilirdi. Wöhler organik bir bileşik olan üreyi canlı organizmaların katkısı olmadan yaptı. 2. Elektrik kıvılcımı atmosferdeki inorganik moleküllerin birbirleriyle tepkimeye girmesi için gerekli enerjiyi sağladı. (Bölüm 8'de kimyasal tepkimeler hakkında daha fazla bilgi edineceksiniz.)

Kavram Kontrolü 4.2

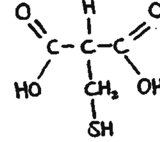
1.



2. (b)'deki C_4H_{10} formları (c)'deki butenler gibi yapısal izomerlerdir. 3. Her ikisi de büyük oranda hidrokarbon zincirlerinden oluşur. 4. Hayır. Atomlar arasında yeteri kadar çeşitlilik yoktur. Üç karbonun bir doğru üzerinde birbirine bağlanabileceği sadece tek yol olmasından ötürü yapısal izomerler oluşturamaz. Çift bağlar olmadığı için *cis-trans* izomerler mümkün değildir. Her karbon kendisine bağlı en az iki hidrojen içerdiği için, molekül simetriktir; bu nedenle enantiyomerlere sahip olamaz.

Kavram Kontrolü 4.3

1. Hem amino ($-NH_2$) hem karboksil (-COOH) grubu içerir. Amino grubu onu bir amin yapar, karboksil grubu ise bir karboksilik asit yapar. 2. ATP molekülü bir fosfat kaybederek ADP haline gelir. 3. Baz gibi davranan bir kimyasal grup asit gibi davranan bir grup ile yer değiştirdiği için molekülün asidik özellikleri artmıştır. Molekülün biçimi de değişeceği için, etkileşeceği moleküller de muhtemelen değişecektir. Orijinal sistein molekülünün merkezinde asimetrik bir karbon vardır. Amino grubunun karboksil grubu ile yer değiştirmesinden sonra bu karbon artık asimetrik değildir.



Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

4.1 Miller organik moleküllerin yeryüzünün erken dönemlerinde varolduğuna inanılan fiziksel ve kimyasal koşullar altında oluşabileceğini gösterdi. Organik moleküllerin abiyotik sentezi canlılığın başlangıcındaki ilk basamak olabilir. **4.2** Aseton ve propanal yapısal izomerlerdir. Asetik asit ve glisin asimetrik karbon içermez, gliserol fosfat ise bir tane asimetrik karbona sahiptir. Dolayısıyla, gliserol fosfat enantiyomer formlar halinde bulunabildiği halde, asetik asit ve glisin bu formlarda bulunamaz. **4.3** Metil grubu polar ve reaktif değildir. Diğer altı grup fonksiyonel gruplar olarak adlandırılır. Bunların her biri hidrofilik olup, organik bileşiklerin sudaki çözünürlüğünü artırır ve kimyasal tepkimelere katılabilirler.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. b 3. d 4. d 5. a 6. b 7. a 8. Sağdaki molekül; ortadaki karbon asimetriktir.

9. ·Si· Si da karbon gibi, 4 valans elektronuna sahiptir. Dolayısıyla, silisyum da büyük moleküller için iskelet görevi yapabilecek doğrusal ve dallanmış zincirler oluşturma yeteneğindedir. Açıkçası silisyum bu işi neon (valans elektronu içermez) ya da alüminyumdan (3 valans elektronu içerir) çok daha iyi yapar.

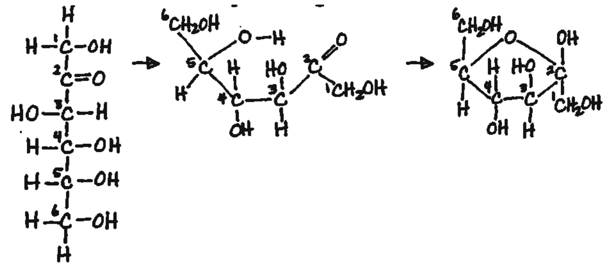
Bölüm 5

Şekil Soruları

Şekil 5.3 Glukoz ve fruktoz yapısal izomerlerdir

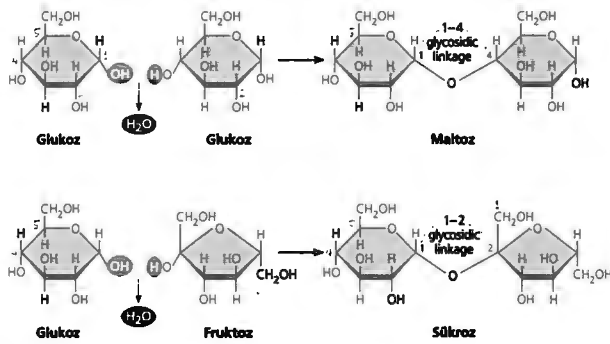
Şekil 5.4

Doğrusal form Halka oluşumu Halkasal form

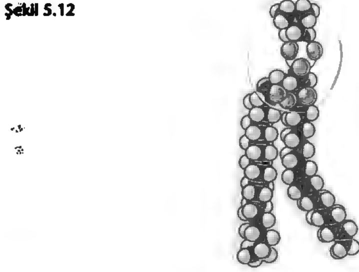


5 no'lu karbon üzerindeki oksijenin bir proton kaybettiğine ve daha önce karbonil oksijeni olan 2 no'lu karbon üzerindeki oksijenin bir proton kazandığına dikkat ediniz. Dört karbon fruktoz halkası içinde olup, iki karbon bu halka içinde değildir. (Halka dışındaki bu iki karbon halka üzerindeki 2 ve 5 no'lu karbonlara bağlıdır.) Halka içinde beş karbon içeren ve bir karbonu halka dışında yer alan fruktozun bu halka yapısı glukoz halkasından farklıdır.

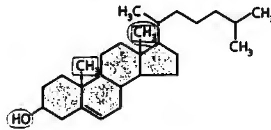
Şekil 5.5



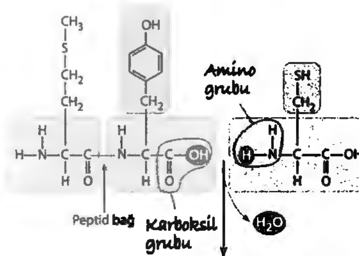
Şekil 5.12



Şekil 5.14



Şekil 5.17



Şekil 5. 21 Glutamik asit üzerindeki R grubu asidik ve hidrofilik olduğu halde, valin üzerindeki R grubu polar değildir ve hidrofobiktir. Dolayısıyla, valinin glutamik asidin katıldığı molekül-içi etkileşimlerin aynısına katılması ihtimal dışıdır. Bu etkileşimlerdeki değişiklik molekül yapısında bozulmaya neden olur.
Şekil 5. 24 Bu spiraller α helikstir.

Kavram Kontrolü 5.1

1. Dört ana sınıf proteinler, karbohidratlar, lipidler ve nükleik asitlerdir. Lipidler polimer değildir. 2. Birbirine bağlı her monomer çiftini hidrolize etmek için bir tane olmak üzere toplam dokuz su molekülü. 3. Balık proteinindeki amino asitler hidroliz tepkimeleri ile serbest bırakılmak ve dehidrasyon tepkemeleri ile diğer proteinlere dahil edilmek zorundadır.

Kavram Kontrolü 5.2

1. $C_3H_6O_3$ 2. $C_{12}H_{22}O_{11}$ 3. Antibiyotik muamelesi muhtemelen ineğin midesindeki selüloz-sindiren prokaryotları öldürmüştür. Bu prokaryotların yokluğu ineğin besinden enerji elde etme yeteneğini ortadan kaldırarak hayvanın kilo kaybetmesine ve muhtemelen ölümüne yol açar. Dolayısıyla, tedavi amacıyla ineklere verilen mide kültürü içine uygun karışımda prokaryotik türler katılır.

Kavram Kontrolü 5.3

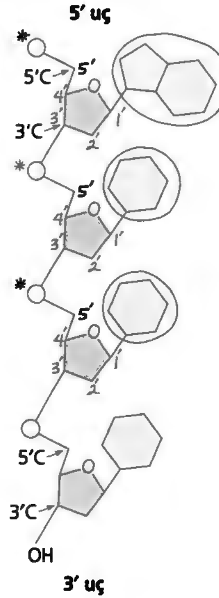
1. Her ikisi de yağ asitlerine bağlı bir gliserol molekülü içerir. Yağdaki gliserol kendisine bağlı üç yağ asidi içerirken, fosfolipiddeki gliserol iki yağ asidi ve bir fosfat grubu içerir. 2. İnsanlardaki cinsiyet hormonları hidrofobik bileşik tipindeki steroidlerdir. 3. Yağ damlası zarı iki katlı değil tek katlı fosfolipidden oluşabilir; çünkü zar fosfolipidlerinin hidrofobik kuyruklarının yağ moleküllerinin hidrokarbon kısımları ile temasta olduğu bir düzenleniş daha kararlı olurdu.

Kavram Kontrolü 5.4

1. Bir proteinin işlevi onun özgül biçiminin sonucudur; protein denatüre olduğunda özgül biçimini kaybeder. 2. İkincil yapı polipeptid omurgasındaki atomlar arasında kurulan hidrojen bağlarını içerir. Üçüncül yapı amino asit alt birimlerindeki yan zincirlerin atomları arasındaki etkileşimleri içerir. 3. Bunların tümü polar olmayan amino asitlerdir. Dolayısıyla bu kısmın, katlanmış polipeptidin hücre içindeki sulu ortamla temas halinde olmayan iç kısmında yer alacağını tahmin edebiliriz.

Kavram Kontrolü 5.5

1.



2. 5′–T A G G C C T–3′
3′–A T C C G G A–5′

3. a. Yanlış eşleşme
5′–T A A G C C T–3′
3′–A T C C G G A–5′

b. 3′–A T T C G G A–5′

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

Kavram 5.1 Karbohidrat, protein ve nükleik asit polimerleri üç tip monomerden oluşur. Bunlar sırasıyla monosakkaritler, amino asitler ve nükleotidlerdir. **Kavram 5.2** Nişasta ve selülozun her ikisi de glukoz polimeridir, ancak nişastadaki glukoz monomerleri α konfigürasyonunda iken, selülozdaki glukoz monomerleri β konfigürasyondadır. Bu nedenle glikozidik bağlar farklı geometrilere sahiptir. Dolayısıyla bu polimerler farklı biçim ve özellikler kazanır. Nişasta bitkilerdeki enerji deposu olarak iş görürken, selüloz bitki hücre duvarlarının yapısal bileşenidir. İnsanlar enerji elde etmek için nişastayı hidrolize edebildikleri halde, selülozu hidrolize edemezler. Selüloz besinlerin sindirim kanalından geçişine yardımcı olur. **Kavram 5.3** Lipidler polimer değildir; çünkü, bunlar birbirlerine bağlı monomerlerden oluşan zincirler şeklinde değildir. Bunlar makromolekül olarak değerlendirilmezler, çünkü birçok polisakkarit, protein ve nükleik asidin ulaştığı devasa büyüklüklere ulaşmazlar. **Kavram 5.4** Yüzlerce amino asidin özgül sırayla dizilmesiyle (birincil yapı) oluşan bir polipeptid sarmal ve pilili yapıda kısımlar içerir (ikincil yapı). Bu kısımlar düzenli tekrarlar içermeyen katlanmalar yapar (üçüncül yapı) ve kovalent olmayan bağlar aracılığı ile diğer polipeptidlerle biraraya gelebilir (dördüncül yapı). Farklı özelliklerdeki yan zincirlere (R grupları) sahip amino asitlerin doğrusal sırası bir proteinin hangi ikincil ve üçüncül yapılara sahip olacağını belirler. Proteinlerin bu şekilde ortaya çıkan özgün üç-boyutlu yapıları onların çok farklı ve özgül işlevleri yapabilmelerini mümkün kılar. **Kavram 5.5** DNA'nın iki zinciri arasındaki komplementer baz eşleşmesi, her hücre bölünmesi sırasında DNA'nın doğru biçimde replike olmasını mümkün kılar ve

genetik bilginin sadakatle aktarılmasını garanti altına alır. Bazı RNA tiplerindeki komplemanter baz eşleşmesi, bu moleküllerin farklı işlevler yapmasını sağlayan özgül üç-boyutlu biçimler kazanmasına yol açar.

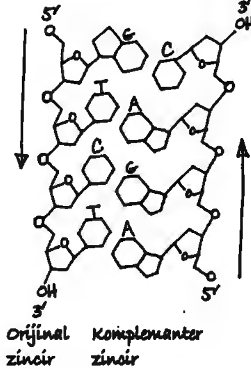
Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d 2. a 3. b 4. a 5. b 6. c 7. d

8.

	Monomerler ya da bileşenler	Polimer ya da büyük molekül	Bağ tipi
Karbohidratlar	Monosakkaritler	Polisakkaritler	Glikozidik bağlar
Lipidler	Yağ asitleri	Triaçilgliseroller	Ester bağları
Proteinler	Amino asitler	Polipeptidler	Peptid bağları
Nükleik asitler	Nükleotidler	Polinükleotidler	Fosfodiester bağları

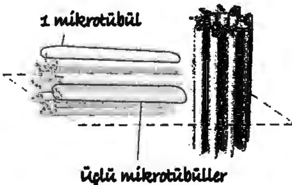
9.



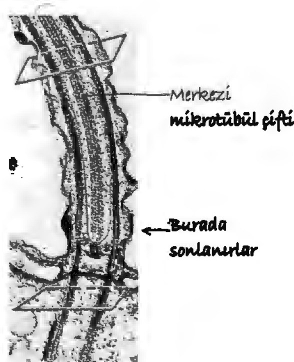
Bölüm 6

Şekil Soruları

Şekil 6.6 Fosfolipid, iki yağ asidi ve bir fosfat grubuna bağlı gliserolden oluşan bir lipiddir. Fosfolipidin gliserol ve fosfat içeren ucu hidrofilik olan "baş" kısmını, hidrokarbon zincirleri ise hidrofobik "kuyrukları" oluşturur. Tek bir molekül üzerinde hem hidrofilik hem de hidrofobik kısımların bulunması, bu molekülün ideal bir zar bileşeni olmasını sağlar. **Şekil 6.9** Kromozomdaki DNA bir elçi RNA (mRNA)'nın sentezini yönetir. Sitoplazmaya geçen mRNA üzerindeki bilgi, ribozomlar üzerindeki protein sentezi için kullanılır. Proteinler ise hücresel işlevleri yerine getirirler. **Şekil 6.10** Endoplazmik retikuluma bağlı ribozomların herhangi biri yeniden kullanılabilir, çünkü bunlar salgılanacak olan proteinleri yapar. **Şekil 6.22** Her sentriyol dokuz set halindeki üç mikrotübülden oluşur. Dolayısıyla sentrozomun tamamı (iki sentriyol) 54 mikrotübül içerir. Her mikrotübül sarmal şekilde dizilmiş tubulin dimerlerinden oluşur (Tablo 6.1).



Şekil 6.24



Merkezdeki iki mikrotübül bazal cismin daha üstündeki bir kısımda sonlandığı için, (a)'da alttaki kırmızı dikdörtgen ile belirtilen bazal cismin içinden geçen enine kesitte yer almamaktadır. **Şekil 6.29** Mikrotübüller yeniden oryante olur ve daha önceki sonuçlar bağlamında selüloz sentaz proteinleri bunların yolunu da değiştirerek, yeniden pozisyon almış olan mikrotübüller boyunca yerleşirler. (Gerçekte gözlenmiş olan durum da budur.)

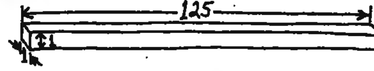
Kavram Kontrolü 6.1

1. Işık mikroskobisi için kullanılan boyalar ışığın örnek içinden geçişini etkileyen ve hücre bileşenlerine bağlanan renkli moleküllerdir. Elektron mikroskobisi için kullanılan boyalar ise, elektron demetlerinin örnek içinden geçişini etkileyen ağır metaller içerirler. 2. (a) Işık mikroskobu, (b) taramalı elektron mikroskop

Kavram Kontrolü 6.2

1. Şekil 6.8'e bakınız.

2.



Hücreler 2. ve 3. kolonlardaki hücrelerle aynı hacme sahip olurlar, ancak yüzey alanı 2. kolondakilerdekilere göre daha fazla, 3. kolondakilere göre daha az olur. Dolayısıyla, yüzey/hacim oranı 1.2'den büyük, ancak 6'dan küçük olur. Yüzey alanını hesaplamak için, altı yüzün (üst, alt ve yan yüzler) alanlarını toplamanız gerekir:125 + 125 + 125 + 125 + 1 + 1 = 502. Yüzey/hacim oranı 502/125 = 4.0 olarak bulunur.

Kavram Kontrolü 6.3

1. Sitoplazmadaki ribozomlar çekirdekteki DNA'dan mRNA aracılığı ile sitoplazmaya getirilen genetik bilgiyi polipeptid zinciri bilgisine tercüme ederler. 2. Çekirdekçik, çekirdekteki DNA ve bu DNA'nın talimatları doğrultusunda yapılmış olan ribozomal RNA (rRNA) ile sitoplazmadan gelen proteinlerden oluşur. rRNA ve proteinler biraraya gelerek küçük ve büyük ribozomal alt birimleri oluştururlar. (Bunlar çekirdek porlarından sitoplazmaya geçerek oradaki protein sentezinde görev alırlar.) 3. Hayır. Her kromozomun kromatini ya nispeten daha az yoğun (hücre bölünmüyorken) ya da kondanse halde (hücre bölünüyorken) bulunur.

Kavram Kontrolü 6.4

1. Tanecikli ve düz ER arasındaki en temel fark, tanecikli ER üzerinde ribozomların bağlı olmasıdır. İki tip ER de fosfolipid yapar, ancak zar proteinleri ve salgı proteinleri tümüyle tanecikli ER üzerindeki ribozomlarda sentezlenirler. Düz ER, detoksifikasyon, karbohidrat metabolizması ve kalsiyum iyonu depolanmasında da görev alır. 2. Transport vezikülleri çevreledikleri zarları ve bileşikleri iç-zar sisteminin diğer bileşenleri arasında taşırlar. 3. mRNA çekirdek içinde sentezlenir ve çekirdek porlarından geçerek tanecikli ER'ye bağlı ribozomlar üzerinde proteine tercüme edilir. Protein ER lümeni içine doğru sentezlenir ve belki de orada modifiye edilir. Bir transport vezikülü proteini Golgi aygıtına taşır. Golgi içinde daha ileri modifikasyona uğrayan protein bir başka transport vezikülü ile görev yapacağı yer olan ER'ye geri taşınır.

Kavram Kontrolü 6.5

1. Mitokondriler hücre solunumunda, kloroplastlar ise fotosentezde olmak üzere her iki organel de enerji dönüşümünde görev alır. Her ikisi de iç kısımlarını kompartmanlara bölen çoklu zar katmanlarına sahiptir. Her iki organelde de bu organellerin temel işlevlerini yapan enzimlerin gömülü olduğu en içteki zarlar –mitokondrilerdeki iç zarın kıvrımları olan kristalar ve kloroplastlardaki tilakoid zarlar- geniş yüzey alanlarına sahiptir. 2. Evet. Bitki hücreleri fotosentez ile kendi şekerini yapabilir, ancak bu ökaryotik hücrelerdeki mitokondriler tüm hücreler için gerekli bir işlev olan şekerlerden enerji üretme yeteneğindedir. 3. Mitokondriler ve kloroplastlar ER'den kaynaklanmaz ve ne fiziksel ne de veziküller aracılığı ile iç-zar sisteminin organelleri ile ilişkilidirler. Mitokondriler ve kloroplastlar ER'den kaynaklanan ve tek katlı zar ile çevrili olan veziküllerden yapısal olarak çok farklıdırlar.

Kavram Kontrolü 6.6

1. Her iki hareket sistemi de uzun filamentler içerir. Bu filamentler komşu polimerleri kavrayıp, serbest bırakan ve sonra tekrar kavrayan motor proteinler aracılığı ile birbirlerine göre hareket ederler. 2. ATP'den güç sağlayan dynein kolları komşu mikrotübül çiftlerini birbirine göre hareket ettirir. Bunlar organel içine tutunmuş oldukları için mikrotübül çiftleri birbiri üzerinde kaymak yerine bükülürler. Dokuz mikrotübül çiftinin eşzamanlı bükülmesi her iki yapının bükülmesini sağlar. 3. Bu bireyler sil ve kamçıların mikrotübül tabanlı hareketi açısından defektlidir. Dolayısıyla, kamçısınının işlev görmemesi ya da hiç bulunmamasından ötürü sperm hareket edemez, trakeyi döşeyen sillerin işlev yapamaması ya da bulunmaması nedeniyle de mukus akciğerlerden temizlenemez; bundan ötürü solunum yolları tehlike altındadır.

Kavram Kontrolü 6.7

1. En belirgin fark, bitki hücreleri arasındaki plazmodesmata ve hayvan hücreleri arasındaki ara bağlantılar aracılığı ile olan doğrudan sitoplazmik bağlantıdır. Bu bağlantılar komşu hücreler arasında sitoplazmanın devamlılık kazanmasına yol açar. 2. Hücre duvarı ya da HDM hücre ile çevresi arasındaki madde alışverişine izin verecek şekilde geçirgen olmak zorunda olduğundan, bu hücre gerektiği gibi işlev yapamaz ve muhtemelen kısa süre sonra ölür. Enerji üretimi ve kullanımı ile ilgili olan ve hücrenin çevresi konusunda bilgi sağlayan moleküllerin girişine izin verilmek zorundadır. Hücre dışına gönderilmek üzere sentezlenen ve hücre solunumu yan-ürünleri gibi diğer moleküllerin hücre dışına çıkışına izin verilmek zorundadır. 3. Sulu bölgelere bakan protein kısımlarının polar ya da yüklü (hidrofilik) amino asitler, zarın iç kısmında kalan protein kısımlarının ise polar-

olmayan (hidrofobik) amino asitler içermesi beklenir. Polar ya da yüklü amino asitlerin her iki uçta (kuyruk) ve sitoplazmik lup ile hücre dışındaki iki lup bölgelerinde olması beklenir. Polar-olmayan amino asitlerin kuyuklar ve luplar arasındaki zar içinden geçen dört bölgede bulunduğu tahmin edilebilir.

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

6.1 Hem ışık hem de elektron mikroskobisi hücrelerin görsel olarak incelenmesine izin verir ve böylece hücre içindeki bileşenlerin yapı ve düzenlenişlerini anlamamıza yardımcı olur. Hücre fraksiyonasyon teknikleri farklı hücre bileşenlerini gruplara ayırır; daha sonra bunlar işlevlerinin saptanması için biyokimyasal olarak analiz edilirler. Aynı hücre fraksiyonu üzerinde mikroskobi tekniğinin uygulanması, hücrenin biyokimyasal işlevi ile bu işlevden sorumlu hücre bileşeni arasında korelasyon kurulmasına yardım eder. **6.2** Farklı organeller içinde farklı işlevlerin gerçekleşiyor olması çeşitli avantajlara sahiptir. Bu sayede reaktantlar ve enzimler hücrenin tamamına yayılmak yerine, tek bir bölgede konsantre edilebilir. Örneğin, düşük pH gibi özel koşullar gerektiren tepkimeler belirli bir kompartman içinde gerçekleştirilebilir. Bunların yanı sıra, özgül tepkimeleri gerçekleştiren enzimler sıklıkla bir organeli çevreleyen ya da kısımlara ayıran zarlar içine gömülüdür. **6.3** Çekirdek hücrenin DNA formundaki genetik maddesini taşır. DNA elçi RNA'yı kodlar. mRNA proteinlerin (ribozomların yapısındaki proteinler de dahil olmak üzere) sentezi için gerekli bilgiyi getirir. DNA aynı zamanda ribozomal RNA'ları da kodlar. Bunlar çekirdekçikde proteinlerle biraraya gelerek, ribozomal alt birimleri oluştururlar. Sitoplazma içinde ribozomlar mRNA ile biraraya gelir ve mRNA'daki genetik bilgiye uygun polipeptidler sentezlenir. **6.4** Transport vezikülleri tanecikli ER tarafından sentezlenen proteinleri ve zarları daha ileri işlemlerden geçmeleri için önce Golgiye, oradan da plazma zarına, lizozomlara, hücrenin diğer kısımlarına ya da tekrar ER'ye taşır. **6.5** Endosimbiyont teoriye göre, mitokondriler atasal ökaryotik bir hücrenin içine katılan oksijen-kullanan prokaryotik bir hücreden türemiştir. Zaman içinde konakçı ile endosimbiyont tek bir organizma haline evrimleşmiştir. Kloroplastlar ise, mitokondri içeren bu ökaryotik hücrelerden en az birinin fotosentetik bir prokaryotu içine alması ve kalıcı olması ile ortaya çıkmıştır. **6.6** Motor proteinler hücre bileşenlerini hücre içinde hareket ettirmek için hücre iskeleti bileşenleri ile etkileşirler. Motor proteinler vezikülleri mikrotübüller boyunca "yürütebilirler". Hücre içindeki sitoplazma hareketi, motor protein olan miyozin ile mikrofilamentler (aktin filamenteler) arasındaki etkileşimlerle gerçekleşir. Hücrenin tamamı kamçı ya da sillerin hızla bükülmesi sayesinde hareket edebilir. Bu bükülmenin nedeni, bu yapılar içindeki mikrotübüllerin, motor proteinlerden güç sağlayan kayma hareketidir. Bir diğer hücre hareketi hücrenin bir ucunda yalancı ayak oluşumu ile gerçekleşir. Yalancı ayak, aktinlerin filamentöz bir ağ oluşturacak şekilde polimerize olmasıyla ortaya çıkar. Bu olayı takiben, mikrofilamentlerin miyozin ile etkileşimi ile hücre yalancı ayağın oluştuğu uca doğru kasılır. Kas hücrelerindeki motor proteinlerle mikrofilamentler arasındaki etkileşim organizmanın tümünü hareket ettirir. **6.7** Bitki hücre duvarı esas olarak, diğer polisakkaritler ve proteinler içine gömülmüş haldeki selüloz mikrofibrillerinden oluşur. Hayvanlardaki HDM ise esas olarak, kolajen ve örneğin fibronektinler gibi diğer glikoprotein fibrillerinden oluşmuştur. Bu lifler karbohidrat açısından zengin proteoglikanların oluşturduğu ağ yapısı içine gömülmüştür. Bitki hücre duvarı hem hücreye, hem de bitkinin tamamına yapısal destek sağlar. Hayvan hücrelerindeki HDM hücreye destek olmanın yanı sıra, hücrenin çevredeki değişikliklerden haberdar olmasına izin verir.

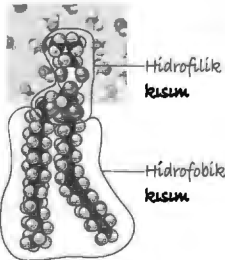
Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b **2.** d **3.** b **4.** e **5.** a **6.** d **7.** c **8.** Bakınız Şekil 6.8.

Bölüm 7

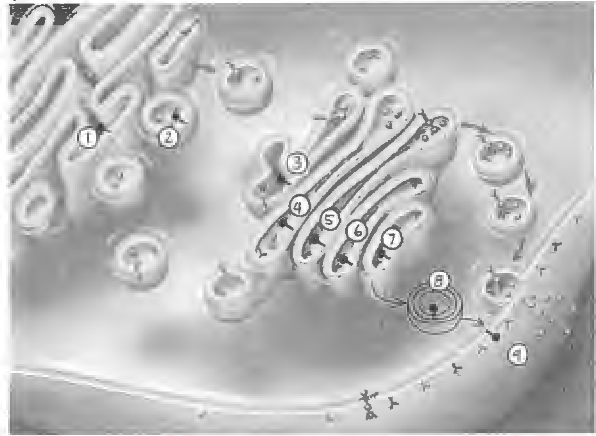
Şekil Soruları

Şekil 7.2



Hidrofilik kısım sulu ortamla (sitozol ya da hücre-dışı sıvı), hidrofobik kısım ise çift tabakanın iç tarafındaki diğer fosfolipidlerin hidrofobik kısımları ile temas halindedir. **Şekil 7.7** Aynı türün zarları içindeki proteinlerin hareketini hariç bırakamazdınız. Bir türe ait zar lipidleri ve proteinlerini uyuşmazlık nedeniyle başka bir türe ait zar lipidleri ve proteinleri ile karıştıramayacağınızı önerebilirdiniz. **Şekil 7.10** (f)'deki dimer gibi zarı kateden bir protein belirli bir HDM molekülüne bağlanma sonucunda biçimini değiştirebilir. Bu yeni biçim proteinin iç kısmının ikinci bir sitoplazmik proteine bağlanmasını ve mesajın (c)'de görüldüğü gibi hücre içine iletilmesini sağlayabilir. **Şekil 7.11** HIV yüzeyindeki proteinin biçimi reseptörün (CD4) ve ko-reseptörün (CCR5) biçimine komplemanter olabilir. HIV'in yüzey proteininin biçimine benzer biçimdeki bir molekül HIV bağlanmasını bloke edecek şekilde, CCR5'e bağlanabilir. ((Bir başka alternatif CCR5'e bağlanarak onun biçimini değiştiren ve böylece CCR5'in HIV'e bağlanmasını önleyen bir molekül olabilir.)

Şekil 7.12



Protein hücre-dışı sıvı ile temas edecektir. **Şekil 7.14** Turuncu boya zarın her iki tarafındaki çözelti içinde eşit olarak dağılacaktır. Çözelti seviyeleri etkilenmez; çünkü turuncu boya zardan difüze olabilir ve her iki taraftaki konsantrasyonunu eşit hale getirir. Dolayısıyla, her iki yöne doğru da ek ozmos gerçekleşmez. **Şekil 7.19** Baklava şeklindeki çözünenler hücre içine (aşağıya), yuvarlak çözünenler ise hücre dışına (yukarıya) doğru hareket etmektedir; her ikisi de kendi konsantrasyon gradiyenti yönünde hareket etmektedir.

Kavram Kontrolü 7.1

1. Bunlar transport vezikülü zarının iç tarafı üzerindedir. **2.** Daha soğuk bölgelerde yaşayan otların zarlarında doymamış yağ asitlerinin daha fazla olması beklenir; çünkü bu yağ asitleri düşük sıcaklıklarda sıvı halde kalırlar. Sıcak su kaynaklarının hemen yanında yaşayan otların ise doymuş yağ asitleri açısından daha zengin olması beklenir. Bu yağ asitleri birbirlerine daha yakın konumda bulunacağından, zarları daha az sıvı hale getirir ve yüksek sıcaklıklarda zar bütünlüğünün korunmasına yardım eder. (Kolesterol bitki hücre zarlarında bulunmadığı için, sıcaklığın etkilerini tolere etmekte kullanılamaz.)

Kavram Kontrolü 7.2

1. Hem O_2 hem de CO_2 polar molekül değildir; dolayısıyla her ikisi de zarın hidrofobik iç kısmından kolayca geçebilir. **2.** Su polar bir moleküldür, dolayısıyla, çift tabakalı fosfolipidin iç kısmındaki hidrofobik bölgeden çok hızlı geçemez. **3.** Hidronyum iyonu yüklü olduğu halde gliserol yüklü değildir. Bir akuaporin kanalından atılmak için yük boyuttan daha önemlidir.

Kavram Kontrolü 7.3

1. CO_2 plazma zarından difüze olabilen polar olmayan bir moleküldür. Difüze olarak uzaklaştığı sürece bunun hücre dışındaki konsantrasyonu düşük kalır ve bu yolla hücreyi terketmeyi sürdürür. (O_2 için bunun tersine bir durumun gerçekleştiğini bu bölüm içinde tatışmıştık.) **2.** Su bitki hücrelerine göre hipotoniktir, bu nedenle bitki hücreleri suyu içlerine alır. Dolayısıyla, sebzenin hücreleri plazmolize olmak yerine şişkin kalırlar ve sebze (örneğin marul ya da ıspanak) pörsümez ve taze kalır. **3.** *Paramecium caudatum*'un kontraktil vakuolünün aktivitesi azalır. Vakuol hücre içinde biriken fazla suyu dışarı pompalar; bu birikim sadece hipotonik bir ortamda gerçekleşir.

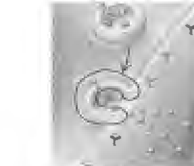
Kavram Kontrolü 7.4

1. Pompa ATP'yi kullanır. Voltaj yaratabilmek için iyonların gradiyentlerinin zıt yönünde aktarılması gerekir ki, bu iş enerji gerektirir. **2.** Her iyon kendi elektrokimyasal gradiyentinin zıt yönünde aktarılmaktadır. Eğer iyonlardan herhangi biri kendi elektrokimyasal gradiyenti yönünde aktarılsaydı, bu bir kotransport olarak değerlendirilirdi. **3.** Lizozomun iç ortamı asidik olduğu için, sitoplazmaya göre daha fazla H^+ iyonu içerir. Dolayısıyla, lizozom zarının, Şekil 7.20'de gösterildiği gibi, lizozomun içine H^+ pompalayan bir proton pompası içermesi beklenir.

Kavram Kontrolü 7.5

1. Ekzositoz. Bir transport vezikülü plazma zarı ile kaynaştığında, vezikül zarı plazma zarının parçası haline gelir.

2.



3. Glikoprotein ER lümeni içinde sentezlenir, Golgi aygıtına gider, daha sonra oradan bir vezikül içinde plazma zarına gönderilir, ekzositoz ile dışarı çıkar ve HDM'nin parçası haline gelir.

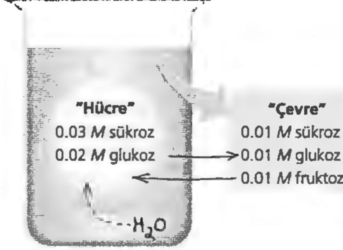
Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

7.1 Hücre zarı hücresel bileşenleri dış ortamdan ayırarak, hücrenin sınırlarını belirler. Böylece hücre içindeki koşullar moleküllerin giriş-çıkışını ve hatta hücre işlevini düzenleyen proteinler tarafından kontrol edilebilir (bkz. Şekil 7.10). Canlılık olayları hücrenin kontrollu ortamında sürdürülebilir. Bu nedenle zarlar hayati öneme sahiptir. Ökaryotlardaki zarlar sitoplazmayı farklı kompartmanlara bölme işlevini de yapar. Bu kompartmanlar içinde, örneğin pH gibi değişen koşullar söz konusu olsa bile, farklı süreçler cereyan eder. **7.2** Akuaporinler, polar olduklan için zarın hidrofobik iç kısmından kolayca difüze olamayan su moleküllerine karşı zar geçirgenliğini büyük ölçüde artıran kanal proteinleridir. **7.3** Hücre dışındaki hipertonik çözeltiye doğru net bir su difüzyonu olacaktır. Hücre içindeki serbest su konsantrasyonu çözeltideki serbest su konsantrasyonundan fazla olacaktır (çözeltideki su molekülleri serbest olmayıp, yüksek konsantrasyondaki çözünen partikülleri etrafında kümelenmişlerdir.) **7.4** Kotrasporter ile taşınan çözünenlerden biri kendi konsantrasyon gradiyentinin zıt yönünde aktif olarak taşınacaktır. Bu taşınma için gereken enerji diğer çözünenin konsantrasyon gradiyentinden gelir. Bu gradiyent, diğer çözüneni zardan aktarmak için enerji kullanan elektrogenik bir pompa tarafından ortaya çıkarılır. **7.5** Reseptör-aracılı endositozda plazma zarı üzerindeki reseptörlere bağlanan özgül moleküller ligand olarak davranır. Bir kaplı-çukur vezikül oluşturarak bağlı molekülleri hücre içine taşıdığında, hücre bu molekülleri çok miktarda edinebilir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b **2.** c **3.** a **4.** d **5.** b

6. (a)

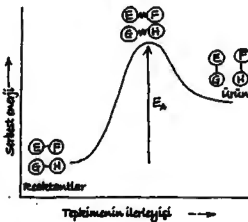


(b) Dıştaki çözelti hipotoniktir. Penetre olamayan bir çözünen olan sükroz içerir. (c) Cevap için (a)'ya bakınız. (d) Yapay hücre daha şişkin (turgid) hale gelir. (e) Doğal olarak iki çözelti aynı çözünen konsantrasyonuna sahiptir. Sükroz zardan geçemese de suyun zardan geçişi (ozmos) izotonik koşullara yol açar.

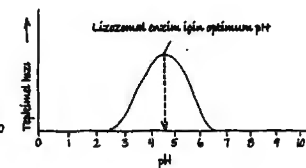
Bölüm 8

Şekil Soruları

Şekil 8.12



Şekil 8.16



Şekil 8.20 Kaspazın inhibitöre karşı afinitesi (allosterik olarak inhibe edilen bir enzimden beklendiği şekilde) çok düşük olduğundan, muhtemelen inhibitör difüze olup uzaklaşacaktır. Ek bir inhibitör kaynağı bulunmadığı ve inhibitör konsantrasyonu çok düşük olduğu için, kovalent bağ kırıldıktan sonra inhibitörün allosterik bağlanma bölgesine bağlanması mümkün değildir. Bu nedenle, enzimin aktivitesi büyük ihtimalle normal olacaktır. (Gerçekten de araştırıcılar, disülfit bağını kırdıktan sonra bunu gözlemlemişlerdir)

Kavram Kontrolü 8.1

1. İkinci yasa gelişigüzelliğe doğru eğilim ya da entropi artışıdır. Bir bileşiğin zarın iki tarafındaki konsantrasyonları eşit olduğunda, eşit olmama durumuna göre daha rasgele bir dağılım söz konusudur. Bir bileşiğin başlangıçta daha az konsantre olduğu bir bölgeye difüze olması, entropiyi artırır ve bu süreci ikinci yasanın tanımladığı şekilde, enerjetik olarak daha tercih edilir (spontan) hale getirir. Bu durum Şekil 7.13'de görülen süreci açıklar. **2.** Elma ağaçta asılı olduğu pozisyonda iken potansiyel enerjiye sahiptir. Elmanın içerdiği şekerler ve diğer besinler ise kimyasal enerjiye sahiptir. Elma ağaçtan yere düşerken kinetik enerjiye sahiptir. Sonuçta, elma sindirilip, molekülleri yıkıldığında, kimyasal enerjinin bir kısmı iş yapmakta kullanılır, geri kalan enerji ısı enerjisi olarak kaybedilir. **3.** Şeker kristalleri suda çözünüp, su içine rasgele dağıldıkları zaman daha az düzenli hale gelirler (entropi artar). Zamanla su buharlaşır ve kristaller tekrar oluşur; çünkü suyun hacmi bunları çözelti içinde tutmaya yetecek miktarda değildir. Şeker kristallerinin tekrar ortaya çıkışı düzende "kendiliğinden" bir artışı (entropide düşüşü) temsil etse de, bu durum, suyun buhar haline geldiğinde çok daha dağınık ve düzensiz duruma gelmesi sırasındaki düzensizlik artışı (entropide artış) ile dengelenir (su buharı sıvı suya göre daha düzensiz haldedir).

Kavram Kontrolü 8.2

1. Hücre solunumu kendiliğinden cereyan eden ekzergonik bir süreçtir. Glukozdan açığa çıkan enerji ya hücrede iş yapmak için kullanılır ya da ısı olarak kaybedilir. **2.** H^+ konsantrasyonları aynı olduğunda, sistem dengededir ve daha fazla iş yapamaz. Hidrojen iyonları eğer zarın iki tarafındaki konsantrasyonları farklı ise –diğer bir deyişle bir gradiyent mevcutsa- iş yapabilirler. Bu durum, iş yapabilen bir konsantrasyon gradiyenti (H^+ gradiyenti) oluşturmak için enerji girdisi (ATP'den sağlanan) olması gerektiğini gösteren Şekil 7.20 ile uyumludur. **3.** Bu tepkime enerji –bu durumda ışık enerjisi formunda- açığa çıkardığı için, ekzergoniktir. (Buradaki örnek Şekil 8.1'de görülen biyolüminesansın biyolojik olmayan versiyonudur.)

Kavram Kontrolü 8.3

1. ATP genellikle diğer molekülleri fosforile ederek (fosfat grupları ekleyerek) endergonik süreçlere enerji aktarır. (Ekzergonik süreçler ATP'yi rejenere etmek için ADP'yi fosforile ederler.) **2.** Bir dizi eşleşmiş tepkimeler birinci kombinasyonu ikinciye dönüştürebilir. Bu sürecin toplamı ekzergonik olduğu için, ΔG negatiftir ve birinci kombinasyon daha fazla serbest enerji içermek zorundadır (bkz. Şekil 8.9). **3.** Aktif taşıma: Çözünen konsantrasyon gradiyentinin zıt yönünde aktarılmaktadır; bu iş ATP hidrolizinden sağlanan enerjiyi gerektirir.

Kavram Kontrolü 8.4

1. Kendiliğinden gerçekleşen bir tepkime ekzergoniktir. Bununla birlikte, eğer bu tepkime nadiren ulaşılan yüksek aktivasyon enerjisine sahipse, hızı düşük olabilir. **2.** Sadece özgül substrat(lar) katalizi gerçekleştiren enzim kısmı olan aktif bölgeye doğru şekilde uyacaktır. **3.** Malonat varlığında, normal substratın (süksinat) konsantrasyonunu artır ve tepkime hızının artıp artmadığına bak. Eğer hız artıyorsa, malonat bir kompetitif inhibitördür. **4.** Eğer ortamda besin kaynağı olarak laktoz yoksa ve bunun yerine fruktoz içeren bir disakkarit varsa, bu disakkariti sindirebilen bakteriler sindirimeyenlerden daha iyi gelişip, çoğalabilirler.

Kavram Kontrolü 8.5

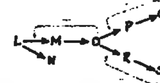
1. Aktivatör enzimin aktif formunu kararlı kılacak şekilde bağlanırken, inhibitör inaktif formu kararlı hale getirir. **2.** İnhibe etmek istediğiniz enzimin aktif bölgesine bağlanan bir inhibitör, benzer yapıdaki diğer enzimlere de bağlanarak onları bloke edebilir ve önemli yan etkilere neden olabilir. Bu nedenle, söz konusu enzime allosterik olarak bağlanan kimyasal bileşikleri tarayarak seçim yapmanız daha uygun olacaktır; çünkü allosterik regülatör bölgelerin diğer enzimlerle benzerlik taşıması daha düşük ihtimal dahilindedir.

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

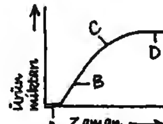
8.1 Hücre yapısının "düzene sokulma" süreci evrenin entropisi ya da düzensizliğindeki artış ile elele gider. Örneğin, bir hayvan hücresi yapılarını kurmak ve bu yapıların devamını sağlamak için madde ve enerji kaynağı olarak yüksek düzene sahip organic molekülleri alır. Bununla birlikte bu hücre aynı süreçte çevreye hem ısı hem de karbon dioksit ve su gibi küçük moleküller salar. İkinci süreçteki entropi artışı birincideki entropi azalışını karşılar. **8.2** Kendiliğinden gerçekleşen bir tepkime ekzergonik olup, negatif ΔG'ye sahiptir. Bir kimyasal tepkimenin net serbest enerji açığa çıkaracak şekilde ($-\Delta G$) ilerlemesi için, ya sistemin entalpisi ya da toplam enerjisi azalmak ($-\Delta H$) zorundadır, ve/veya entropi ya da düzensizliğin ($-T\Delta S$ terimini daha negatif yapacak şekilde) artması gerekir. Kendiliğinden gerçekleşen tepkimeler hücresel işler için enerji sağlar. **8.3** ATP hidrolizinden açığa çıkan serbest enerji, reaktant moleküle fosfat grubu aktararak onu fosforile olmuş daha reaktif bir intermediyer haline getirir ve böylece ekzergonik tepkimeleri yürütebilir. ATP hidrolizi aynı zamanda genellikle ilgili motor proteinlerin biçim değiştirmesine güç sağlayarak, hücrenin mekanik ve taşıma işlerini yapmasını da mümkün kılar. Glukozun katabolik yıkımı olan hücre solunumu ADP ve P_i'dan endergonik ATP rejenerasyonu için enerji sağlar. **8.4** Aktivasyon enerjisi engelleri, serbest enerji açısından zengin olan kompleks hücre moleküllerinin daha az düzenli ve daha kararlı molekküllere kendiliğinden yıkılmalarını önler. Enzimler özgül substratlara bağlanarak, hücredeki kimyasal tekimeler için E_A'yı seçici olarak düşüren enzim–substrat kompleksleri oluştururlar. Böylece metabolizmanın regülasyonuna izin verirler. **8.5** Hücre değişen enerj ve madde ihtiyaçlarına cevap olarak metabolik yollarını çok sıkı biçimde denetler. Allosterik enzimlerin regülatör bölgelerine aktivatör ya da inhibitörlerin bağlanması, alt-birimlerin aktif ya da inaktif formlarını stabilize eder. Örneğin, ATP fazlalığı olan bir hücrede ATP'nin katabolic bir enzyme bağlanması bu yolu inhibe eder. Bu gibi geri-beslemeli inhibisyon tipleri hücrenin kimyasal kaynaklarını korur. Eğer ATP rezervleri tükenirse, katabolik enzimlerin regülatör bölgelerine ADP bağlanması bu yolu aktive edecektir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b **2.** c **3.** b **4.** a **5.** c **6.** e



9.



A. Substrat molekülleri hücreye giriyor, dolayısıyla henüz ürün yapılmamış.
B. Yeterli substrat var, dolayısıyla tepkime maksimum hızda ilerliyor.
C. Sustrat kullanıldıkça hız azalıyor (eğim daha az dik).
D. Çizgi yatay; çünkü substat kalmamış, dolayısıyla yeni ürün ortaya çıkmıyor.

Bölüm 9

Şekil Soruları

Şekil 9.7 Dış enerji kaynağı olmadığı için, bu tepkime ekzergonik olmak zorundadır. Bunun yanı sıra reaktantların ürünlerden daha yüksek enerji seviyesinde olması gerekir. **Şekil 9.9** Bu uzaklaştırma 5. basamağın dengesini sola doğru itileceği için, muhtemelen glikolizi ya durdurur ya da en azından yavaşlatır. Eğer gliseraldehit 3-fosfat daha az ise (ya da hiç yoksa) 6. basamak yavaşlar (ya da gerçekleşemez). **Şekil 9.15** Elektron taşınması kompleks III'e kadar ilerleyeceği ve küçük bir H^+ gradiyenti oluşacağı için, başlangıçta bir miktar ATP yapılabilir. Ancak hemen sonra, kompleks III elektronları kompeks IV'e aktaramadığı ve tekrar oksitde olamadığı için, kompleks III'e daha fazla elektron aktarılamaz. **Şekil 9.16** İlk olarak, piruvat oksidasyonundan gelen 2 NADH, sitrik asit döngüsünden gelen 6 NADH için; 8 NADH × 2.5 ATP/NADH = 20 ATP. İkinci olarak, sitrik asit döngüsünden gelen 2 $FADH_2$ için; 2 $FADH_2$ × 1.5 ATP/$FADH_2$ = 3ATP. Üçüncü olarak, glikolizden kaynaklanan 2 NADH iki mekik sisteminden biri aracılığı ile mitokondriye girer ve elektronlarını ya 2 FAD'ye verir, $FADH_2$ oluşur ve bu 3 ATP ile sonuçlanır, ya da elektronlar 2 NAD^+'ye aktarılır ve bu da 5 ATP ile sonuçlanır. Dolayısıyla, tüm NADH ve $FADH_2$'lerden 20 + 3 + 3 = 26 ya da 20 + 3 + 5 = 28 ATP sağlanır.

Kavram Kontrolü 9.1

1. Her iki süreç de glikolizi, sitrik asit döngüsünü ve oksidatif fosforilasyonu içerir. Aerobik solunumda son elektron alıcısı moleküler oksijen (O_2) iken, anaerobik solunumda son elektron alıcısı farklı bir bileşiktir.
2. $C_4H_6O_5$ oksitlenir, NAD^+ redüklenir.

Kavram Kontrolü 9.2

1. 6. basamakta gliseraldehit 3-fosfattan elektron alan NAD^+ oksitleyeci ajan, gliseraldehit 3-fosfat ise redükleyici ajan olarak davranır. 2. Glikoliz sürecinin tamamı net ATP üretimi ile sonuçlandığı için, ATP seviyesi önemli ölçüde arttığında, bu sürecin yavaşlaması anlamlı olacaktır. Dolayısıyla, ATP'nin fosfofruktokinazı allosterik olarak inhibe etmesini bekleriz.

Kavram Kontrolü 9.3

1. NADH ve $FADH_2$; bunlar elektronları electron taşıma zincirine verecektir. 2. CO_2 hem glikolizin son ürünü olan piruvattan uzaklaştırılarak, hem de sitrik asit döngüsü sırasında salınır. 3. Her iki durumda da öncül molekül bir CO_2 kaybeder ve elektronları bir oksidasyon basamağında bir elektron taşıyıcısına verir. Aynı zamanda, ürün bir CoA grubuna bağlanarak aktive edilir.

Kavram Kontrolü 9.4

1. Oksidatif fosforilasyon doğal olarak tamamen duracak ve bu süreç ile ATP üretimi sona erecektir. Elektronları elektron taşıma zincirinin sonuna doğru "çekecek" oksijen yoksa, mitokondrideki zarlar-arası bölgeye H^+ pompalanmaz ve kemiozmos gerçekleşmez. 2. pH'nın düşürülmesi H^+ eklenmesi demektir. Bu durum, elektron taşıma zinciri işlevinden yoksun olsa da bir proton gradiyenti yaratır. Dolayısıyla, ATP sentazın işlev yaparak ATP sentezlemesini bekleriz. (Aslına bakılırsa, bunun gibi deneyler kemiozmosun enerji-eşleşmesi mekanizması olduğunu desteklemiştir.) 3. Elektron taşıma zinciri bileşenlerinden biri olan ubikinon (Q) zar içinde difüze olabilmek zorundadır. Eğer Q zar içindeki yerine sıkıca yerleşmiş olsaydı, bunu yapamazdı.

Kavram Kontrolü 9.5

1. Alkolik fermentasyon sırasında asetaldehit gibi bir piruvat türevi ya da laktik asit fermentasyonu sırasında piruvatın kendisi; oksijen. 2. Hücre, aerobik ortamdaki glukoz kullanma hızının 16 misli hızla glukoz tüketme ihtiyacında olacaktır (Fermentasyonla oluşturulan 2 ATP'ye karşılık, hücre solunumu 32 ATP üretir).

Kavram Kontrolü 9.6

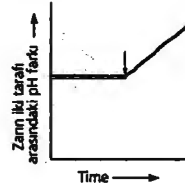
1. Yağ çok daha redükte durumdadır; çok sayıda $-CH_2-$ birimi içermekte ve bu bağların tümünde elektronlar eşit olarak paylaşılmaktadır. Bir karbohidrat molekülünde bulunan elektronların oldukça önemli bir kısmı oksijene bağlı olduğundan, zaten okside haldedirler (bağlarda eşit şekilde paylaşılmamışlardır). 2. Metabolik süreçlerin gerektirdiğinden fazla besin tükettiğimizde, vücudumuz daha sonra kullanılacak enerjiyi depolamak için yağ sentezler. 3. Glikojen karaciğer ve kas hücrelerindeki depo polisakkaritidir. Enerjiye ihtiyaç olduğunda, glikojenden glukoz birimleri hidrolize edilir. Sitozoldeki glikoliz glukozu iki piruvat molekülüne yıkar. Bu piruvatlar mitokondriye geçer ve burada daha ileri oksidasyona uğratılarak, gerekli ATP üretilir. 4. AMP birikecek ve fosfofruktokinazı stimule edecektir. Dolayısıyla glikoliz hızı artacaktır. Oksijen bulunmadığı için, hücre piruvatı laktik asit fermentasyonu ile ATP sağlayacak şekilde laktata çevirecektir. 5. Oksijen varlığında, yağdaki enerjinin büyük kısmını içeren yağ asidi zincirleri okside edilerek sitrik asit döngüsü ve elektron taşıma zincirine gönderilirler. Buna karşılık, yoğun ekzersiz sırasında kas hücrelerindeki oksijen yeterli değildir. Dolayısıyla ATP sadece glikoliz aracılığı ile üretilmek zorundadır. Yağ molekülünün çok küçük bir kısmını oluşturan gliserol omurgası glikoliz aracılığı ile okside edilebilir; ancak bu kısımdan sağlanan enerji yağ asidi zincirlerinden sağlanan enerjiye oranla oldukça önemli miktardadır. (Maksimum kalp hızının %70'inin altında kalarak yapılan ekzersizlerin yağ yakmak için daha iyi yol olmasının nedeni budur -çünkü bu yolla kasların kullanımı için yeterli oksijen kalmış olur.)

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

9.1 Hücre solunumunda üretilen ATP'nin çoğu oksidatif fosforilasyondan gelir. Oksidatif fosforilasyon sırasında, elektron taşıma zincirindeki redoks tepkimelerinden açığa çıkan enerji ATP üretmek için kullanılır. Substrat-seviyesinde fosforilasyonda bir enzim intermediyer bir substrattan ADP'ye doğrudan fosfat grubu transfer eder. Glikolizdeki ATP üretiminin tümü substrat-seviyesinde fosforilasyon ile gerçekleşir. Bu tip ATP üretimi sitrik asit döngüsünün bir basamağında da vardır. **9.2** Üç-karbonlu bir şeker olan gliseraldehit 3-fosfatın oksidasyonu enerji verir. Bu oksidasyonda NAD^+'ye elektron ve H^+ aktarılarak NADH oluşur ve okside olan substrata bir fosfat grubu bağlanır. Bu fosfat grubu daha sonra ADP'ye aktarıldığında, substrat-seviyesinde fosforilasyon ile ATP oluşturulur. **9.3** Altı molekül CO_2 salınması, glukozun tamamen okside olduğunun göstergesidir. İki piruvatın asetil-CoA'ya dönüşümü sırasında, tamamen okside olmuş karboksil grubu ($-COO^-$) CO_2 olarak uzaklaştırılır. Geriye kalan dört karbon sitrik asit döngüsünde sitratın tekrar okzaloasetata çevrilmesi sırasında CO_2 olarak açığa çıkar. **9.4** ATP sentaz kompleksi içindeki H^+ akışı rotor ve buna bağlı milin dönmesine neden olur. Böylece tokmak kısmında ADP ve P_i'den ATP üreten katalitik bölgeler açık hale gelir. ATP sentaz mitokondri iç zarında, prkaryotların plazma zarında ve kloroplastlar içindeki zalarda bulunur. **9.5** Anaerobik solunumun ATP verimi daha fazladır. Glikolizdeki substrat-seviyesinde fosforilasyon ile üretilen 2 ATP, fermentasyonun toplam enerji verimini temsil eder. NADH üzerindeki "yüksek-enerjili" elektronlar piruvata ya da bir piruvat türevine aktarılarak glikolizin devamı için gerekli olan NAD^+'ler rejenere edilir. Anaerobik solunum NADH içindeki elektronların enerjisini bir seri redoks tepkimesi aracılığı ile yakalayacak bir elektron taşıma zinciri kullanır. Elektron taşıma zincirinin sonunda oksijen yerine başka bir elektronegatif molekül bulunur ve elektronlar bu moleküle aktarılır. Ayrıca, anaerobik solunum sırasında piruvat okside edilirken, ek NADH molekülleri üretilir. **9.6** Katabolik yollarda üretilen ATP anabolik yollarda kullanılır. Glikoliz ve sitrik asit döngüsü intermediyerlerinin çoğu hücre moleküllerinin biyosentezinde kullanılır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d 2. c 3. c 4. a 5. e 6. a 7. B
8.

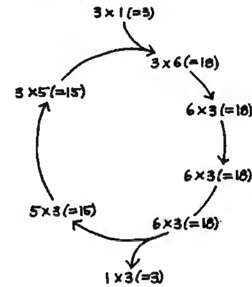


Bölüm 10

Şekil Soruları

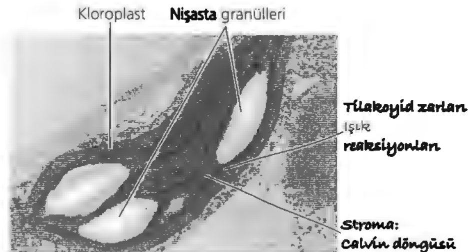
Şekil 10.3 Alg tanklarını CO_2 emisyonu kaynaklarının yakına yerleştirmek anlamlıdır. Çünkü alglerin fotosentez yapmak için CO_2'ye gereksinimleri vardır. Alglerin fotosentez hızları arttıkça, onlar daha fazla bitki yağı üretecekler-dir. Aynı zamanda, algler fabrikalardan ve araçların motorlarından açığa çıkan CO_2'yi de absorbe edeceklerdir. Böylece atmosfere verilen CO_2 miktarı da azalacaktır. **Şekil 10.10** Mor değil, fakat kırmızı dalga boyları, filtreden geçecektir. Böylece, bakteriler normalde mor-mavi ışığın geldiği yerde kümelenmeyeceklerdir. Bu nedenle, bakterilerin bıraktıkları "pik" oluşmayacak, ancak, doğru bir pik gözlenebilecektir. Çünkü filtreden geçen kırmızı dalga boyları, fotosentezde kullanılacaktır. **Şekil 10.12** Yaprakta, ışığın soğurulmasıyla uyarılan klorofilin elektronlarının çoğu fotosentezin reaksiyonlarına enerji sağlamada kullanılır. **Şekil 10.16** Fotosistem I'in kulesindeki kişi geri dönerek elektronu kovaya atamayacaktır. Bunun yerine, o elektronu hemen Fotosistem II'nin bitişiğindeki rampanın (yokuşun) tepesine fırlatacaktır. Daha sonra, elektron rampadan aşağı yuvarlanarak, bir foton tarafından enerjilendirilecek ve ona geri dönecektir. Bu döngü, ışık olduğu sürece devam edecektir. (Bu döngünün devirsel elektron taşınımı olarak isimlendirilmesinin nedeni budur.)

Şekil 10.19



Üç karbon atomu, CO_2 molekülü olarak, birer birer döngüye girer ve döngü üç kez tekrarlanınca , bir adet üç karbonlu bileşik oluşur.

Şekil 10.22



Işık reaksiyonlarının gerçekleştiği fotosistemler, tilakoyid zarlarda gömülüdürler. Oluşan ATP ve NADPH, stromaya verilir. Orada, G3P'nin üretildiği Calvin reaksiyonlarında kullanılırlar. Bitki tarafından kullanılmayan aşırı şeker molekülleri, glikoza dönüştürülebilir ve daha sonra nişasta formunda depolanabilir.

Kavram Kontrolü 10.1

1.CO_2 yapraklara stomalardan girer. Su ise ksilemden girer ve damarların içinden yapraklara taşınır. 2. Oksijenin bir ağır izotopu olan ^{18}O kullanan araştırıcılar, van Niel'in, fotosentez sırasında üretilen oksijenin karbondioksitten değil, fakat sudan geldiğine ilişkin hipotezini kanıtlamışlardır. 3. Işık reaksiyonlarında, Calvin döngüsünde üretilen $NADP^+$, ADP ve P_i olmaksızın, NADPH ve ATP üretilemez. İki döngü birbirinden bağımsızdır.

Kavram Kontrolü 10.2

1.Yeşildir, çünkü yeşil ışık, fotosentetik pigmentler tarafından büyük ölçüde geçirilir ve yansıtılır –yani, soğurulmaz. 2. Kloroplastlarda, ışığın uyardığı elektronlar, bir primer elektron alıcısı tarafından yakalanırlar. Bu primer elektron alıcısı elektronların temel durumlarına dönmelerini engeller. İzole kloroplastlarda elektron alıcısı bulunmaz. Bu nedenle, ışığın uyardığı elektronlar, ısı ve ışık yayarak hemen temel durumlarına geri dönerler. 3. Su (H_2O) ilk elektron vericisidir; $NADP^+$ elektron taşınım zincirinin sonunda elektronları alarak, NADPH'e indirgenir. 4. Bu deneyde, ATP sentez hızı yavaşlayacak ve sonunda duracaktır. İlave edilen bileşik zarın iki tarafında bir proton gradiyenti oluşumuna izin vermeyeceğinden, ATP sentaz, ATP üretimini katalizleyemeyecektir.

Kavram Kontrolü 10.3

1. 6, 18, 12 2.Bir molekül çok fazla potansiyel enerji biriktirirse, o molekülün oluşumu için daha fazla enerji ve indirgeyici güç gerekir. Glukoz, değerli bir enerji kaynağıdır. Çünkü elektronlarında bol miktarda potansiyel enerji biriktirerek, bir hayli indirgenmiştir. CO_2'i glukoza indirgemek için, sırasıyla, çok sayıda ATP ve NADPH molekülü formunda enerji ve indirgeyici güce gereksinim vardır. 3. Işık reaksiyonlarında ADP ve $NADP^+$'molekülerine gereksinim duyulur. Eğer Calvin döngüsü durursa, bu iki molekül, ATP ve NADPH'tan yeterli miktarda üretilemez. 4. Glikolizde, G3P bir ara madde olarak iş görür. 6-karbonlu bir şeker olan fruktoz 1,6-bifosfat, iki adet 3 karbonlu şekere bölünür. Bunlardan biri G3P'dir. Diğeri ise, dihidroksiaseton fosfat olarak isimlendirilen bir izomerdir. Dihidroksiaseton fosfat, bir izomeraz ile G3P'ye dönüştürülebilir. G3P bir sonraki enzim için bir substrat oluşturduğundan, sürekli olarak uzaklaştırılır ve reaksiyonun dengesi dihidroksiaseton fosfattan daha fazla G3P üretilmesi yönüne kayar. Calvin döngüsünde, G3P hem bir ara madde ve hem de bir ürün olarak iş görür. Döngüye giren her üç CO_2 molekülü için, altı G3P molekülü oluşur. Bunlardan beşi döngüde kalır ve üç adet beş karbonlu RuBP molekülünü yenilemek için yeniden düzenlenir. Geriye kalan bir adet G3P, üründür. Bu bir adet G3P, döngüye giren üç adet CO_2 molekülünün, daha sonra enerji üretimi için kullanılacak olan 3-karbonlu bir şekere "indirgenmesinin" bir sonucu olarak düşünülebilir.

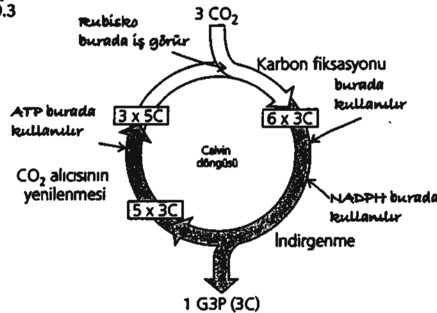
Kavram Kontrolü 10.4

Fotorespirasyon (ışık solunumu) Calvin döngüsüne karbon dioksitin yerine oksijen katarak, fotosentezdeki çıktıyı azaltır. Bunun sonucunda, şeker üretilmez (karbon fikse edilmez) ve O_2, üretilmeyip, bunun yerine tüketilir. 2. Demet kını hücrelerinde PSII oluşmadığından, O_2 üretilmez. Bu, demet kını hücrelerinde oksijenin CO_2 ile rubiskoya bağlanmak için rekabet etme sorununu çözer. 3. Her iki soruna, fosil yakıtların yakılmasına bağlı olarak Dünya atmosferindeki şiddetli bir değişiklik neden olmaktadır. CO_2 konsantrasyonundaki artış, pH'yı düşürüp deniz organizmalarının gerçekleştirdikleri kalsifikasyonu etkileyerek okyanusun kimyasını etkilemektedir. Karalarda, CO_2 derişimi ve hava sıcaklığı, bitkilerin uyum sağladıkları koşullardır. Bu özelliklerdeki değişiklikler bitkilerin yaptığı fotosentez üzerinde büyük etkiler yaratmaktadır. Böylece, bu iki temel faktördeki değişim, dünya genelinde, bütün farklı habitatlarda, organizmalar üzerinde kritik etkiler oluşturacaktır. 4. C_4 ve CAM türleri pek çok C_3 türünün yerini alacaktır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

10.1 CO_2 ve H_2O, solunumun ürünleridir; bu iki madde, fotosentezin reaksiyona giren maddeleridir. Solunumda, elektronlar glukozdan O_2'ye, bir elektron taşıma zincirinden geçtikçe, glukoz CO_2'ye oksitlenir. Fotosentezde kullanılan H_2O, enerjisini ışıktan alan elektronların kaynağıdır. Bu elektronlar NADPH'de geçici olarak biriktirilir ve daha sonra CO_2'yi karbonhidratlara indirgemede kullanılırlar. **10.2** Fotosentezin etkin spektrumu, klorofil *a* tarafından soğurulmayan ışığın bazı dalga boylarının da fotosentezin artışında etkili olduğunu gösterir. Fotosistemlerin ışık hasat eden kompleksleri, klorofil *b* ve karotenoidler gibi yardımcı pigmentleri içerir. Bu pigmentler farklı dalga boylarını soğururlar ve enerjiyi klorofil *a*'ya geçirirler. Böylece fotosentezde kullanılan ışığın spektrumunu genişletirler.

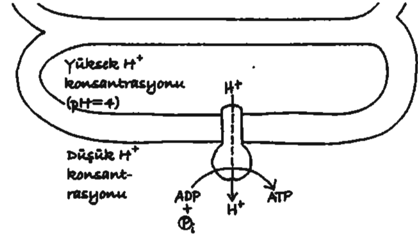
10.3



Calvin döngüsünün indirgenme evresinde ATP, 3 karbonlu bir bileşiği fosforlandırır; ve daha sonra NADPH bu bileşiği G3P'ye indirger. ATP aynı zamanda yenilenme evresinde de kullanılır. Yenilenme evresinde, beş adet G3P molekülü, üç adet beş karbonlu RuBP molekülüne dönüştürülür. Rubisko, karbon fiksasyonunun ilk basamağını -CO_2-nin RuBP'ye katılması- katalizler. **10.4** Hem C_4 ve hem de CAM fotosentezinde, 4 karbonlu bir bileşik oluşturmak üzere, (C4 bitkilerinde mezofil hücrelerinde, CAM bitkilerinde ise geceleyin) ilk olarak karbondioksit fikse edilir. Daha sonra bu bileşikler parçalanarak CO_2'nin serbest kalması sağlanır (C_4 bitkilerinin demet kını hücrelerinde, CAM bitkilerinde ise gündüz). Başlangıçta CO_2 ile birleşecek olan molekülün yeniden döngüye girmesi için ATP gereklidir. Bu yollar, ATP'nin tüketilmesine neden olan ve sıcak, kurak, parlak günlerde stomalar kapanınca, C_3 bitkilerinin fotosentetik çıktısını azaltan fotosolunumu savuşturur. Böylece, sıcak ve kurak olan iklimler, C_4 ve CAM bitkilerini avantajlı hale getirir.

Öğrendiklerinizi Sınayınız

1.d 2.b 3.c 4.d 5.c 6.b 7.d



ATP, tilakoyitin dışında oluşur. Araştırıcılar, tilakoyit zarların iki tarafında yapay bir proton gradiyenti oluşturduklarından tilakoyitler karanlıkta ATP üretebilmişlerdir; dolayısıyla, ışık reaksiyonlarının, ATP sentaz tarafından ATP sentezi için gerekli H^+ gradiyenti oluşturması gerekmez.

Bölüm 11

Şekil Soruları

Şekil 11.6 Epinefrin bir sinyal molekülüdür; ve tahminen hücre yüzeyindeki reseptör proteine bağlanır. **Şekil 11.7** Şekil 7.1 bir potasyum kanalını göstermektedir. Sayfa 135'deki tanımlamaya göre, bu kanal bir elektrik uyarısına cevap olarak açılır ve potasyum iyonlarının hücre dışına çıkmasına izin verir. Dolayısıyla bu bir voltaj-kapılı iyon kanalıdır. **Şekil 11.8** Bir reseptör hücre içine aktif olarak bir sinyal aktatırıyorken, bir G proteine bağlıdır. Bu durumu yansıtan yapıyı saptamak için, çok sayıda G protein kopyası varlığında reseptörü kristalize etmek işe yarayabilir. (Araştırıcılar bir sonraki aşamada bu yaklaşımı denemeyi planlamış ve bir yıl sonra bir başka araştırıcı grubu da bu yaklaşımı G-proteine bağlı benzer bir reseptör için başarılı bir şekilde kullanmıştır.) **Şekil 11.9** Testosteron molekülü hidrofobik olduğu için, plazma zarının çift tabakalı lipidi içinden geçerek doğrudan hücre içine girebilir. (Hidrofilik moleküller bunu yapamaz.) **Şekil 11.10** Protein kinaz 2'nin aktif formu. **Şekil 11.11** Sinyal molekülü (cAMP) formunda kalacak ve sinyal iletmeye devam edecektir. **Şekil 11.17** Bu modelde büyümenin yönü Fus3'ün reseptör aktivasyon bölgesinin yanında zar ile biraraya gelmesiyle saptanmıştır. Dolayısıyla, shmooların gelişimi ciddi ölçüde uyuşacak ve etkilenen hücre ΔFus3'e ve Δformin hücrelere benzeyecektir. **Şekil 11.18** Şekil 11.14'de görülen sinyal yolu PIP_2'nin ikincil masajcılar olan ve farklı cevaplar oluşturan DAG ve IP_3'e parçalanmasına yol açar. (DAG tarafından ortaya çıkarılan cevap açıklanmış fakat gösterilmemiştir.) B hücresi için gösterilen yol da dallandığı ve iki cevaba yol açtığı için buna benzer.

Kavram Kontrolü 11.1

1. Zıt çiftleşme tiplerindeki iki hücrenin (a ve α) her biri sadece karşı çiftleşme tipindeki hücreler üzerinde bulunan reseptörlerlere bağlanabilen, belirli bir sinyal molekülü salgılar. Dolayısıyla, a çiftleşme faktörü bir başka a hücresine bağlanamaz ve onun ilk a hücresine doğru gelişmesine neden olamaz. Sadece bir α hücresi sinyal molekülünü "alır" ve yönlenmiş büyüme ile cevap verir. (Daha fazla bilgi için Şekil 11.17'ye bakınız.) 2. Bir sinapsa nörotransmitter moleküllerin salınması yerel haberleşmeye örnek oluşturur. Uzun bir sinir hücresi boyunca yol alan ve bir sonraki sinir hücresine geçirilen elektrik sinyali, uzun-mesafeli haberleşme örneğidir. (Bununla birlikte, iki hücre arasındaki sinapsta gerçekleşen yerel haberleşmenin, sinyalin bir hücreden diğerine geçmesi için zorunlu olduğunu unutmayınız.) 3. Glukoz 1-fosfat üretilmez; çünkü enzimin aktivasyonu için, zarında parçalanmamış reseptör ve sinyal aktarım yolu içeren parçalanmamış bir hücre gerekir. Enzim bir test tübü içinde sinyal molekülü ile etkileşerek doğrudan aktive edilemez. 4. Glikojen fosforilaz epinefrin sinyaline cevap olarak üçüncü aşamada iş görür.

Kavram Kontrolü 11.2

1. NGF suda çözünebilir (hidrofilik); bu nedenle steroid hormonların yaptığını yapamaz ve hücre-içi reseptörlere ulaşmak için lipid zar içinden geçemez. Dolayısıyla, GF reseptörünün plazma zarında olması beklenir –ki gerçek durum da budur. 2. Hatalı reseptör taşıyan hücre sinyal molekülü varlığında bu moleküle doğru şekilde cevap veremez. Bu reseptör aracılığı ile gerçekleşen hücre etkinlileri regülasyonu doğru olarak yapılamayacağı için, bu durum hücre açısından korkunç sonuçlara yol açacaktır. 3. Bir reseptöre bir ligandın bağlanması reseptörün biçimini değiştirir. Bu biçim değişikliği reseptörün sinyal aktarma yeteneğini değiştirir. Bir allosterik regülatörün bir enzime bağlanması, enzimin biçimini değiştirir; böylece enzim aktivitesi ya artar ya da inhibe olur.

Kavram Kontrolü 11.3

1. Protein kinaz, bir proteine ATP'den fosfat grubu aktaran ve genellikle bu yolla onu aktive eden bir enzimdir. (Bu şekilde fosforile edilen protein sıklıkla bir başka protein kinazdır.) Sinyal aktarım yollarının pekçoğu bu tip etkileşim serileri içerir. Bu serilerdeki fosforile olmuş her protein kinaz kendisinden bir sonraki protein kinazı fosforile eder. Bu fosforilasyon şelaleleri hücre dışından gelen sinyalleri hücresel cevap oluşturacak olan protein(ler)e iletir. 2. Protein fosfatazlar protein kinazların etkisini tersine çevirir. 3. Aktarılan sinyal hücre-yüzeyi reseptörüne bağlanan bir sinyal molekülünün taşıdığı bilgidir. Bu bilgi, proteinlerin biçim değiştirmesine ve geçen sinyale uygun işlev yapmalarına neden olan ardışık protein-protein etkileşimleri ile aktarılır. 4. IP_3-kapılı kanalı açılır ve kalsiyum iyonlarının ER'den dışarı akmasına izin verir. Böylece sitozolik Ca^{+2} konsantrasyonu yükselir.

Kavram Kontrolü 11.4

1. Ardışık aktivasyon şelalesinin her basamağında bir molekül ya da iyon bir sonraki basamakta işlev yapan çok sayıda molekülü aktive edebilir. 2. Yapı iskelesi proteinleri sinyal yollarındaki moleküler bileşenleri bir kompleks halinde birarada tutar. Farklı yapı iskelesi proteinleri farklı protein birliktelikleri halinde birleşir ve iki hücrede farklı hücresel cevaplara yol açar. 3. İşlevi bozuk olan protein fosfataz belirli bir reseptör ya da aktarım proteinini defosforile edemeyecektir. Bunun sonucunda aktive edilmiş olan sinyal yolu sonlandırılamaz. (Gerçekten de yapılan bir çalışmada kolorektal tümörlerin %25'inde değişikliğe uğramış protein fosfatazlar bulunmuştur.)

Kavram Kontrolü 11.5

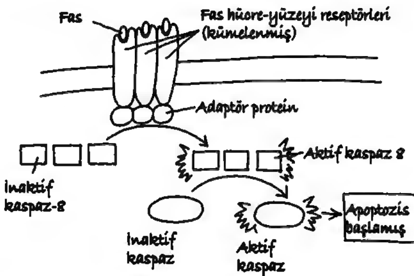
1. Memelilerdeki parmak ve pati oluşumunda, parmaklar arasındaki bölgelerde yer alan hücreler apoptozise uğrayacak şekilde programlanmıştır. Bu durum el ya da patideki parmakların biçimlenmesine hizmet eder ve böylece bu yapıların perdeli olması önlenmiş olur. 2. Eğer ölüm sinyali molekülü ile ilgili reseptör protein, bu ölüm sinyali yokluğunda bile aktif olacak şekilde hatalı ise, bu durum normalde gerçekleşmeyecek olan apoptozise yol açar. Sinyal yolundaki aktarım ya da cevap proteinlerinin herhangi birinde, bu proteinlerin bu yoldaki bir önceki protein ya da ikinci haberci ile etkileşim yokluğunda bile aktive olmalarına neden olan benzer hatalar varsa, bu durum da aynı etkiyi gösterecektir. Bunun tersine, yoldaki proteinlerden biri daha önceki bir protein ya da bir başka molekül ya da iyon ile etkileşime cevap oluşturma yeteneği açısından hatalı ise, normalde gerçekleşmesi gereken apoptozis gerçekleşmeyecektir. Örneğin, ölüm-sinyali ligandı için reseptör görevi yapan bir protein ligand bağlandığında bile aktive olamayacaktır. Bu durum sinyalin hücre içine aktarımını durduracaktır.

Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

11.1 Bir hücrenin bir hormona cevap verebilmesi sadece bu hücrenin yüzeyinde ya da içinde bu hormonun bağlanabileceği bir reseptör bulunması durumunda mümkündür. Hormona verilecek cevap, sinyal aktarım yolunun hücre içinde tetiklediği özgül hücresel aktiviteye bağlıdır. Verilen cevap hücre tiplerine göre değişir. 11.2 Hem GPCR'ler hem de RTK'lar sinyal molekül (ligand) için hücredışı bir bağlanma bölgesine ve zarı kateden polipeptidin bir α heliks bölgesine sahiptir. GPCR'ler genellikle tek bir aktarım yolunu tetiklerken, bir RTK dimeri üzerindeki aktive edilmiş çok sayıda tirozin aynı anda farklı birkaç sinyal aktarım yolunu tetikleyebilir. 11.3 Protein kinaz bir başka proteine fosfat grubu ekleyen bir enzimdir. Protein kinazlar sıklıkla sinyal aktaran bir fosforilasyon şelalesinin parçasıdır. İkinci mesajcı hızla difüze olarak hücreye sinyal aktaran ve protein yapısında olmayan küçük bir molekül ya da iyondur. Hem protein kinazlar hem de ikinci mesajcılar aynı yolda iş görebilirler. Örneğin, ikinci mesajcı olan cAMP sıklıkla protein kinaz A'yı aktive eder; protein kinaz A ise diğer proteinleri fosforile eder. 11.4 G protein ile eşleşmiş yollarda, bir G proteinin GTPaz kısmı GTP'yi GDP'ye çevirerek G proteini inaktive eder. Protein fosfatazlaar aktive proteinlerdeki fosfat gruplarını uzaklaştırarak, protein kinazların fosforilasyon şelalesini durdurur. Fosfodiesteraz cAMP'yi AMP'ye çevirir ve böylece cAMP'nin bir sinyal aktarım yolu üzerindeki etkisini azaltır. 11.5 Kontrollü hücre intiharının temel mekanizması ökaryotik evrimin erken döneminde evrimleşmiş ve bu yolların genetik temeli hayvanların evrimi sırasında korunmuştur. Bu mekanizma tüm hayvanların gelişimi ve hayatta kalışı için vazgeçilmez niteliktedir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

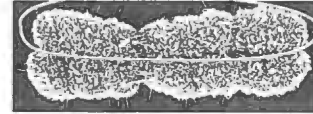
1. c 2. d 3. a 4. b 5. a 6. d 7. c 8. c 9. Yolun muhtemel çizimlerinden bir tanesi budur. (Buna benzer çizimler de doğru olacaktır.)



Bölüm 12

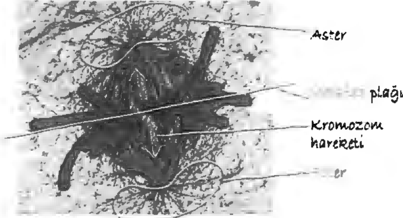
Şekil Soruları

Şekil 12.4



Diğer kromatidi daire içine alırsanız, bu da doğru olacaktır. **Şekil 12.5** Kromozomun dört kolu vardır. **Şekil 12.7** 12; 2; 2; 1

Şekil 12.8



Şekil 12.9 İşaret en yakın kutba doğru hareket ederdi. Kromozomlarla işaret arasındaki uzunluklar aynı kalırken, floresan mikrotübüllerle kutup arasındaki uzunluklar azalacaktı. **Şekil 12.14** Her iki durumda da G_1 çekirdeği normal olarak S fazına girene kadar G_1'de kalırdı. S ve G_2 fazları tamamlanana kadar kromozom kondensasyonu ve iğ oluşumu gerçekleşmezdi. **Şekil 12.16** Hücre bölünmek için uygun olmayan koşullarda bölünecektir. Eğer yavru hücreler ve bunlardan türeyen diğer hücreler de kontrol noktalarını dikkate almaz ve bölünürlerse, kısa sürede anormal bir hücre kütlesi oluşur. (Bu tip yanlış hücre bölünmesi kanser oluşumuna yol açabilir.) **Şekil 12.17** Şekil üzerinde G_2 kontrol noktasından sonraki kısım grafiğin "Zaman" ekseninin başlangıcına, mitotik faza giriş (şekildeki sarı zemin) ise grafikteki MPF aktivitesi ve siklin konsantrasyonunun tepe noktalarına rastlar. Şekildeki G_1 ve S fazı sırasında Cdk siklinsiz halde bulunduğundan, grafikte hem siklin konsantrasyonu hem de MPF aktivitesi düşüktür. Şekildeki kıvrık mor ok artan siklin konsantrasyonunu göstermekte olup, bu durum grafik üzerinde S fazının sonu ve G_2 fazının tamamında görülmektedir. Daha sonra hücre döngüsü yeniden başlar. **Şekil 12.18** PDGF içeren kap içindeki hücreler büyüme faktörü sinyaline cevap veremedikleri için, bölünmezler. Bu kültür PDGF eklenmemiş kaptakine benzer. **Şekil 12.21** Hücre-içi östrojen reseptörü aktive edildiğinde, çekirdek içinde bir transkripsiyon faktörü olarak davranabilir ve hücrenin kontrol noktalarını geçerek bölünmesine neden olabilecek genleri çalıştırır. HER2 reseptörü bir ligand tarafından aktive edildiğinde, bir dimer oluşturur ve dimerdeki her alt-birim diğerini fosforile eder. Bu durum sinyal aktarım basamakları serisine yol açar; sonuçta çekirdekteki ilgili genler çalışır hale getirilir. Östrojen reseptörü durumunda olduğu gibi, bu genler hücreyi bölünmeye yöneltmek için gereken proteinleri kodlar.

Kavram Kontrolü 12.1

1. 2 2. 39; 39; 78

Kavram Kontrolü 12.2

1. kromozom duplike olmuştur; 12 kromatid. 2. Mitozu takip eden sitokinez hem bitki hem de hayvan hücrelerinin genetik olarak özdeş iki yavru hücre oluşturmasına yol açar. Bununla birlikte, Bitki ve hayvanlardaki sitoplazma bölünme mekanizmaları birbirinden farklıdır. Hayvan hücresindeki sitokinez aktin filamentlerinden oluşan kasılan bir halkanın atasal hücreyi ikiye bölmesiyle gerçekleşir. Bitki hücresinde ise hücrenin ortasında oluşan hücre plağının zarı atasal hücre zarı ile kaynaşana kadar büyür. Hücre plağının içinde yeni hücre duvarı gelişir. 3. Bunlar anafaz sırasında hücreyi uzatır. 4. Ökaryotik hücre bölünmesi sırasında tubulin, iğ oluşumu ve kromozom hareketi ile ilişkili iken, aktin sitokinez sırasında işlev görür. Bakterilerdeki ikiye bölünmede ise durum bunun tersinedir: Tubulin-benzeri moleküllerin yavru hücrelerin ayrılmasında görev yaptığı, aktin-benzeri moleküllerin ise yavru bakteri kromozomlarını hücrenin zıt uçlarına hareket ettirdiği düşünülmektedir. 5. Hücrede tubulinden oluşan mikrotübüller vezikül ve diğer organellerin üzerinde hareket ettiği "raylar" oluşturur. Bu hareket sırasında motor proteinler mikrotübüllerdeki tubulin ile etkileşir. Kas hücrelerinde, aktin mikrofilamentleri kas kasılmasına neden olacak şekilde miyozin filamentleri ile etkileşir. 6. İnterfazdaki S fazının sonundan mitozdaki metafazın sonuna kadar.

Kavram Kontrolü 12.3

1. Sağdaki çekirdek başlangıçta G_1 fazında olduğundan, kromozomu henüz duplike olmamıştır. Soldaki çekirdek M fazında olduğundan kromozomunu duplike etmiştir. 2. Bir hücrenin G_2 kontrol noktasını geçebilmesi için, yeterli miktarda MPF bulunması gerekir; bu durum siklin proteinlerinin birikimi ile gerçekleşir. Siklin ile Cdk birleşerek, MPF oluşturur. 3. Vücut hücrelerinin çoğu G_0 olarak adlandırılan bölünmeyen durumdadır. 4. Her iki tümör tipi de anormal hücrelerden oluşmakla birlikte, özellikleri farklıdır. İyi huylu tümör başlangıç bölgesinde kalır ve genellikle ameliyatla alınır; hücreler genetik ve hücresel açıdan tümör hücresi olmayan normal hücrelerden farklıdır. Kötü huylu tümördeki kanser hücreleri ise genetik ve hücresel açıdan çok önemli değişikliklere sahiptir. Bu

hücreler başlangıç bölgesinden metastaz ile yayılabilir ve bir ya da daha fazla organın işlevlerini bozar. **5.** Hücreler PDGF olmadığı zaman bile bölünebilir; buna ilaveten kültür kabının yüzeyi kaplandığında durmaz ve birbirlerinin üzerine yığılacak şekilde bölünmeye devam ederler.

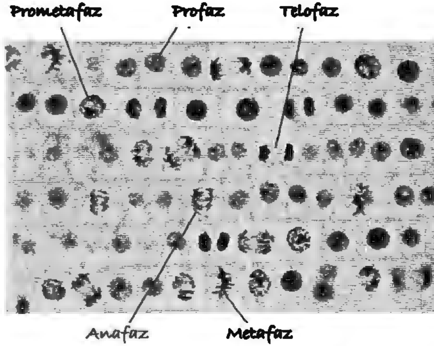
Anahtar Kavramların Özetindeki Sorular

12.1 Ökaryotik hücrenin DNA'sı *kromozomlar* adı verilen yapılar halinde paketlenmiştir. Her kromozom yüzlerce ya da binlerce gen taşıyan uzun bir DNA molekülüdür. Bu DNA, kromozom yapısını kuran ve gen aktivitesinin kontrolüne yardımcı olan proteinlerle bir arada bulunur. Bu DNA-protein kompleksi *kromatin* olarak adlandırılır. Hücre bölünmediği zaman her kromozomun kromatini uzun ve incedir. Hücre bölünmesinden önce her kromozom duplike olur ve ortaya çıkan kardeş *kromatidler* sentromerlerdeki proteinler aracılığı ile birbirlerine tutunurlar. Birçok türde kardeş kromatidler boylu boyunca birbirlerine tutunmuştur (kardeş kromatid kohezyonu). **12.2** Kromozomlar interfazın G_1 evresi ile mitozun ananfaz ve telofaz evrelerinde tek DNA molekülleri halindedir. S fazı sırasında DNA replikasyonu ile oluşturulan kardeş kromatidler, interfazın G_2'si ile mitozun profaz, prometafaz ve metafaz evrelerinde yer alırlar. **12.3** Kontrol noktaları hücresel teftiş mekanizmalarının hücrenin bir sonraki aşamaya geçmeye hazır olup olmadığını belirlemesini sağlarlar. İç ve dış sinyaller hücrenin bu kontrol noktalarını geçmesine neden olurlar. Memeli hücrelerinde "restriksiyon noktası" olarak adlandırılan G_1 kontrol noktası bir hücrenin hücre döngüsünü tamamlayıp bölüneceğini ya da G_0 fazına geçeceğini belirler. Bu kontrol noktasının geçilmesine yol açan sinyaller genelikle hücre dışından gelir (örneğin büyüme faktörleri). G_2 kontrol noktasının geçilmesi ise yeterli sayıda aktif MPF kompleksinin varlığını gerektirir. Bu kompleks çeşitli mitotik olayları uyumlu hale getirir. MPF aynı zamanda M fazını sonlandırmak üzere siklin bileşeninin yıkımını başlatır. Bir sonraki S ve G_2 fazları sırasında yeterli miktarda siklin üretilene kadar M fazı tekrar başlamaz. M fazı kontrol noktasını geçmek için gereken sinyal, tüm kromozomlar kinetokor iplikleri bağlanana ve metafaz plağı üzerinde sıralanana kadar aktive edilmez. Kardeş kromatidlerin ayrılması ancak bundan sonra gerçekleşir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b **2.** a **3.** c **4.** c **5.** a **6.** b

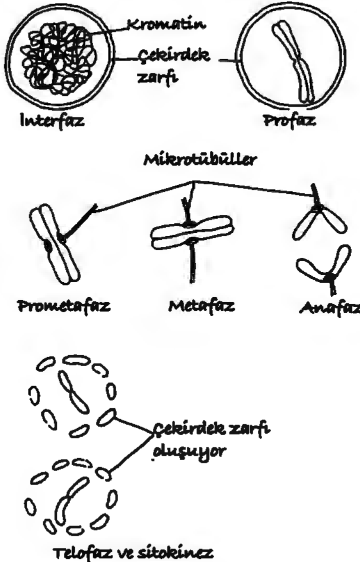
7. Belli başlı olayları tanımlamak için Şekil 12.7'ye bakınız.



Bu mikrografta her aşama için sadece bir hücre belirtilmiş olsa da, başka doğru cevaplar da mevcuttur.

8. a **9.** e

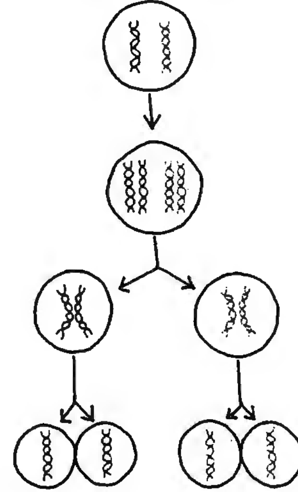
10.



Bölüm 13

Şekil Soruları

Şekil 13.4 Haploid sayı, *n*, 3'dür. Set, daima haploittir. **Şekil 13.7**



(Olayı basitleştirmek için burada DNA'nın sadece kısa iplikçiği gösterilmiştir; fakat her kromozom ya da kromatid, kıvrılmış ve katlanmış çok uzun DNA molekülü içerir). **Şekil 13.8** Eğer Şekil 12.7'deki iki hücre mitozun başka bir turunu geçirmiş olsaydı, oluşan dört hücrenin her biri, altı kromozomlu olacaktı, oysa, Şekil 13.8'deki mayoz bölünme sonucunda oluşan dört hücreden her biri üç kromozoma sahiptir. Mitozda DNA replikasyonu (ve böylece kromozom duplikasyonu) profazdan önce gerçekleşerek, yavru hücrelerin ebeveyn hücrelerle aynı sayıda kromozoma sahip olmasını sağlar. Buna zıt olarak, mayozda DNA replikasyonu sadece profaz I evresinden önce gerçekleşir (profaz II'den önce değil). Böylece, mitozun iki turunda, kromozomlar iki kez duplike olup iki kez bölünürken, mayozda kromozomlar bir kez duplikasyon geçirir ve iki kez bölünür. **Şekil 13.9** Evet. Telofaz I'de görülen altı kromozomun her biri (hücre başına üç tane), bir tane rekombinant olmayan ve bir tane rekombinant olan kromatide sahiptir. Onun için, sağ tarafta yer alan hücre için sekiz ve sol tarafta yer alan hücre için sekiz olası kromozom takımı meydana getirilebilir.

Kavram Kontrolü 13.1

1. Ebeveynler genlerini yavrularına geçirir; genler, özgün enzimleri ve proteinleri yapması için hücreleri programlar; bunların topu etkisi, bireylerin kalıtsal özelliklerini meydana getirir. **2.** Böyle organizmalar, mitozla çoğalır; mitoz bölünmeyle meydana gelen yavruların genomları ebeveynlerin genomunun tam bir kopyasıdır (mutasyon olmadığında). **3.** Onu klonlamalıdır. Onu başka bir bitki ile çaprazlarsa, oluşacak yavrular ilave varyasyonlara sahip olur; oysa o, elde etmiş olduğu ideal orkidenin başka özelliğe sahip olmasını artık istemez.

Kavram Kontrolü 13.2

1. Altı kromozomun her biri duplike olmuştur, böylece her biri, iki tane DNA ikili sarmalına sahiptir. Onun için, her hücrede 12 DNA molekülü vardır. **2.** Mayozda kromozom sayısı diploitten haploide indirgenir; döllenmede iki haploid gametin birleşmesi, diploid kromozom sayısını yeniden sağlar. **3.** Haploid sayı (*n*), 7'dir; diploid sayı (*2n*), 14'dür. **4.** Bu organizma, Şekil 13.6c'de gösterilmiş olan yaşam döngüsüne sahiptir. Onun için o, mantar ya da protist belki bir alg olabilir.

Kavram Kontrolü 13.3

1. Kromozomların her biri, iki kardeş kromatidden oluşmuş olduğundan benzerdir; bireysel kromozomlar, metafaz plakasında benzer şekilde konumlanmıştır. Mitozla bölünen hücrelerde kromozomlar farklıdır, her kromozomun kardeş kromatidleri genetik olarak birbirinin aynıdır; fakat, mayoz geçiren hücrelerde kardeş kromatidler, mayoz I'deki krossing over olayından dolayı genetik açıdan farklıdır. Ayrıca, mitozun metafaz evresindeki kromozomlar, diploid ya da haploid takım şeklinde olabilir; fakat, mayoz II'nin metafaz evresindeki kromozomlar daima haploid takımdan oluşmuştur. **2.** Eğer krossing over olmasaydı iki homolog, herhangi bir şekilde ilişkili olmayacaktı. Bu, metafaz I'de homologların doğru olmayan dizilimiyle ve böylece anormal sayıda kromozomlara sahip gametlerin oluşumuyla sonuçlanabilecekti.

Kavram Kontrolü 13.4

1. Gendeki mutasyonlar, o genin farklı versiyonlarının (allel) oluşumuna yol açar. **2.** Krossing over olmaksızın, mayoz I evresinde kromozomların hücrelere bağımsız dağılımı, teorik olarak 2^n olası haploid gamet çeşidi; ve rastgele döllenme, $2^n \times 2^n$ olası diploid zigot oluşturabilir. Çekirgelerin haploid kromozom sayısı (*n*), 23'dür ve meyve sineğininki 4'dür; iki çekirge, iki meyve sineğine göre çok daha fazla çeşitte zigot üretmesi beklenir. **3.** Krossing over geçiren maternal ve paternal kromatidlerin segmentleri eğer genetik açıdan birbirinin aynıysa ve böylece her gen için

aynı iki allelle mevcutsa, o zaman rekombinant kromozomlar parental kromozomlarla genetik açıdan eşdeğer olacaktır. Krossing over, farklı allellerin yeniden düzenlenmesi gerçekleştiğinde, genetik çeşitlenmeye katkı yapar.

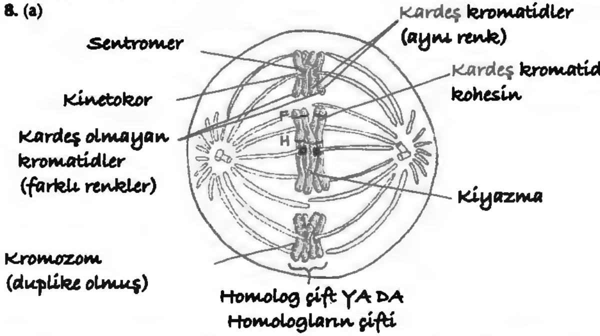
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

13.1 Genler, özgün özellikleri programlar; ve yavrunun genlerini her bir ebeveyninden kalıtım yoluyla alması, onun, görünüş olarak ebeveynlerden birine ya da diğerine benzerlik göstermesinden bu olay sorumludur. İnsanların eşeyli olarak çoğalması, yavrularda genlerin yeni kombinasyonlarının (ve böylece yeni özelliklerin) ortaya çıkmasını sağlar. Sonuç olarak, yavrular, ebeveynlerinin klonu (eğer insanlar eşeysiz olarak çoğalsaydı ortaya çıkacak durum) değildir. **13.2** Döllenme ve mayoz birbirini izlemek suretiyle, hayvanlar ve bitkiler eşeyli olarak çoğalırlar. Her ikisi de, birleştiklerinde diploid zigotu meydana getiren haploid gametlere sahiptir; zigot, bunun ardından mitozla bölünerek diploid çok hücreli bir organizma oluşturur. Hayvanlarda haploid hücreler, gamet olur ve mitoz geçirmez; bitkilerde ise mayoz sonucunda oluşan haploid hücreler, gametofit adı verilen haploid çok hücreli organizmayı oluşturmak üzere mitoz geçirir. Bu organizma, daha sonra, haploid gametler üretmeye devam eder. (Ağaçlar gibi bitkilerde, gametofit boyut olarak büyük ölçüde indirgenmiştir ve sıradan bir gözlemci için belli değildir.) **13.3** Mayoz I evresinin sonunda, bir homolog çiftin iki üyesi farklı hücrelere geçmiştir; onun için, onlar çift oluşturamazlar ve krossing over geçiremezler. **13.4** Birinci olarak, metafaz I evresindeki bağımsız düzenlenmede homolog kromozomların her çifti diğer her bir çiftten bağımsız olarak metafaz plakası üzerinde sıralanır; böylece, mayoz I'in kardeş hücresi, rastgele olarak ya maternal kromozomu ya da paternal kromozomu alır. İkinci olarak, krossing over olayına uygun olarak, her kromozom tamı tamına maternal ya da paternal değildir; çünkü, kardeş olmayan kromatidden (diğer homologun kromatidi) alınan kromatid kalıntılarını içeren bölgelere sahiptir. (Eğer, ilk krossing overin oluştuğu yerin ötesinde ikinci krossing over gerçekleşmişse, kardeş olmayan segment, aynı zamanda kromatidin iç bölgesinde de bulunabilir). Bu, allellerin yeni kombinasyonlarının oluşmasında ilave çeşitlilik sağlar. Üçüncü olarak, döllenmenin rastgele olması daha fazla varyasyon sağlar; çünkü, çok fazla sayılarda üretilen herhangi bir sperm, çok fazla çeşitte genetik kombinasyonlara sahip olabilir ve aynı olası genetik kombinasyonlara sahip olan herhangi bir yumurtayı döllеyebilir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.a **2.** d **3.** b **4.** a **5.**d **6.**c **7.**d

8. (a)



Aynı renk kromozomlar, haploid kromozom takımını oluşturur. Mavi ve kırmızı renkli kromozomların tümü, birlikte diploid kromozom takımını oluşturur.

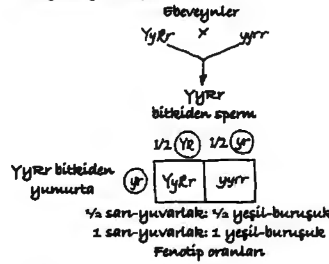
(b) Aynı renge sahip olan kromozomlar haploid takımı oluşturur. (Krossing over olduğu zaman, aynı renge sahip kromozom takımı, diğer renge sahip kromatid segmentleri içerebilir.) Mavi ve kırmızı renkli kromozomların tümü, birlikte diploid kromozom takımını oluşturur. (c) Metafaz I. 9. Homolog kromozomlar metafaz plakasında birbirleriyle bağlantı kurmuş olduğundan bu hücre mayoz bölünme geçiriyor olmalıdır; bu durum, mitozda meydana gelmez.

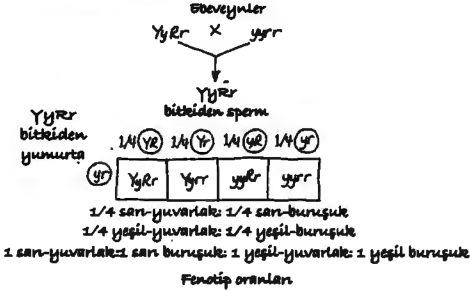
Bölüm 14

Şekil Soruları

Şekil 14.3 Yavruların tümü, mor çiçekli olacaktır. (Oran, 1 mor :0 beyaz olacaktır). P kuşağı bitkiler, arı döldür; onun için, mor çiçekli iki bitki kendi kendiyle tozlaştığında aynı sonucu verecektir: yavruların hepsi aynı özelliğe sahip olacaktır.

Şekil 14.8

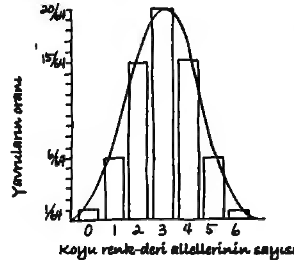




Evet, bu çaprazlama, Mendel'in iki hipotez için farklı tahminler yapmasına ve dolayısıyla doğru olanı seçmesine izin vermiştir.

Şekil 14.10 Sizin sınıf arkadaşınız muhtemelen, F_1 kuşağı hibritlerinin homozigot ebeveynlerin fenotiplerinin arasında bir fenotipe sahip olmalarını, karışım hipotezini desteklediğine işaret edecektir. Siz bu soruyu, F_1 hibritleri çaprazlandığında birbirinin aynı olan pembe yavrulardan ziyade beyaz fenotipe sahip bireylerin yeniden ortaya çıktığını, bunun kalıtım sırasında özelliklerin karışımının olduğu fikrini desteklemediğini belirterek yanıtlayabilirdiniz. **Şekil 14.11** Hem I^A ve hem de I^B allelleri *i* alleline karşı baskındır; *i* alleli, karbonhidrat bağlanmasını gerçekleştiremez. I^A ve e I^B allelleri kodominanttır; AB kan grubuna sahip I^AI^B heterozigotların fenotiplerinde her iki allel de ifade edilir.

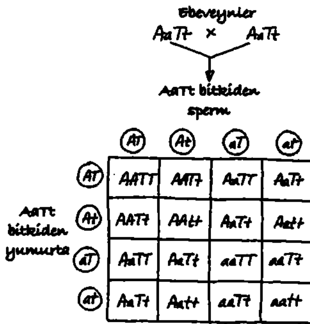
Şekil 14.13



Bireylerin çoğunluğu, ara değerde fenotipe sahiptir (orta sıradaki deri rengi); oysa daha az sayıda birey her iki uçta yer almaktadır (deri rengi çok koyu ya da çok açık olanlar). (Siz buna "çan eğrisi" dendiğini ve "normal dağılımı" gösterdiğini bilirsiniz.) **Şekil 14.16** Punnet karesinde normal renge sahip olan üç bireyden ikisi, taşıyıcıdır, böylece, olasılık 2/3'dür. (Olasılığı hesaplarken her şeyi göz önünde bulundurmanız gerektiğini not ediniz: Siz bu kız çocuğunun *aa* genotipine sahip olmadığını bilmektesiniz, onun için genotipleri düşünürken sadece üç olasılık kalmaktadır.) **Şekil 14.18** Eğer bir ebeveynin testleri, çekinik allel için negatif ise, yavrunun bu hastalığa sahip olma olasılığı sıfırdır ve yavru ½ olasılıkla taşıyıcı olabilecektir. Eğer ilk çocuk taşıyıcıysa, daha sonraki çocuğun taşıyıcı olma olasılığı yine ½ olacaktır; çünkü iki doğum, birbirinden bağımsız olaylardır.

Kavram Kontrolü 14.1

1. Bağımsız açılım yasasına göre, 25 bitkinin (yavruların 1/16'sı) *aatt* genotipinde ya da her iki karakter için çekinik olacağı tahmin edilir. Gerçek sonuç, bu değerden önemsiz derecede farklı olabilir.



2. Bitki, sekiz farklı gamet üretebilir (*YRI, YRi, YrI, Yri, yRI, yRi, yrI* ve *yri*). Kendi kendine döllemede olası tüm gametleri karşılaştıracak Punnett karesi, 8 sütün ve 8 satır içerecektir. Böylece Punnett karesi, yavru oluşumunda gametlerin 64 farklı şekilde birleşmesi için boşluklar bulunacaktır. 3. Döllenme olayında birleşen gametlerin oluşmasında, mayoz bölünme gerçekleştiğinden, kendi kendini dölleme eşeyli üremedir. Sonuç olarak, kendi kendini dölleme olayı sonucunda gelişen yavrular, genetik olarak ebeveyninden farklıdır. (s.263'deki dipnotta bahsedildiği gibi, tek bir bezelye bitkisini ebeveyn olarak alıp açıklamayı basitleştirdik. Teknik olarak, çiçeğin içerisindeki gametofitler, iki "ebeveyndir".)

Kavram Kontrolü 14.2

1. ½ homozigot başat (*AA*), 0 homozigot çekinik (*aa*) ve ½ heterozigot (*Aa*). 2. ¼ *BBDD*; ¼ *BbDD*; ¼ *BBDd*; ¼ *BbDd* 3. Bu koşulları dolduran genotipler, *ppyyIi, ppYyii, Ppyyii, ppYYii*, ve *ppyyii* şeklindedir. Her bir genotipin meydana gelme olasılığını bulmak için çarpma kuralını kullanınız; ve daha sonra bu problemin koşullarını sağlayan toplam olasılığı bulmak için toplama kuralını kullanınız:

ppyyIi ½ (pp'nin olasılığı) × ¼ (yy) × ½ (Ii) = 1/16
ppYyii ½ (pp) × ½ (Yy) × ½ (ii) = 2/16
Ppyyii ½ (Pp) × ¼ (yy) × ½ (ii) = 1/16
ppYYii ½ (pp) × ¼ (YY) × ½ (ii) = 1/16
ppyyii ½ (pp) × ¼ (yy) × ½ (ii) = 1/16

En az iki çekinik özelliğe sahip olma olasılığı = 6/16 or 3/8

Kavram Kontrolü 14.3

1. Eksik baskınlık, tek bir genin iki alleli arasındaki ilişkiyi tanımlar; oysa epistasi, iki gen (ve her birinin ilgili allelleri) arasındaki genetik ilişki ile ilgilidir. 2. Çocukların yarısının A kan grubuna ve diğer yarsının B kan grubuna sahip olacağı beklenir. 3. Siyah ve beyaz alleller, eksik baskındır; heterozigotlar gri renkli olur. Gri renkli horoz ve siyah tavuk arasında yapılan çaprazlamadan yaklaşık olarak eşit sayıda gri ve siyah yavru elde edilir.

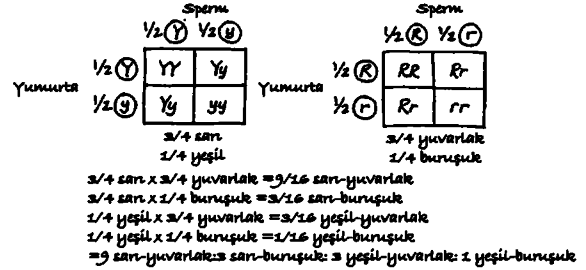
Kavram Kontrolü 14.4

1. 1/9 (Kistik fibrozise çekinik allel yol açtığı için, CF hastalığına sahip olan Beth ve Tom'un kardeşleri homozigot çekinik olmalıdır. Onun için, her bir ebeveyn çekinik allelin taşıyıcısı olmalıdır. Ne Beth ne de Tom CF hastalığına sahip olmadığından, onların taşıyıcı olma olasılıkları 2/3'dür. Eğer her ikisi de taşıyıcıysa, ¼ olasılıkla CF hastalığına sahip çocuk sahibi olma olasılığı vardır. 2/3 × 2/3 × ¼ =1/9; 0 (Hastalıklı çocuk meydana getirebilmek için hem Beth hem de Tom taşıyıcı olmalıdır). 2. Normal hemoglobinde altıncı amino asit glutamik asittir (Glu) ve asidiktir (yan zincirinde negatif yüke sahiptir). Orak-hücre hemoglobininde Glu, valin (Val) ile yer değiştirmiştir; valin, polar olmayan bir amino asittir ve glutamik asitten çok farklıdır. Bir proteinin birincil yapısı (onun amino asit dizisi), sonuçta, proteinin biçimini ve onun işlevini belirler. Valinin glutamik asidin yerini alması, hemoglobin moleküllerinin diğerleriyle etkileşime girip uzun lifler oluşturmasına neden olur; bu, proteinin işlevinde eksikliğe ve kırmızı kan hücrelerinin yapısının bozulmasına yol açar. 3. Joan'ın genotipi, *Dd*'dir. Çok parmaklılıktan sorumlu allel (*D*), her üyede beş parmağın bulunmasından sorumlu allele (*d*) baskındır; özelliğin ifade edildiği bireyler *DD* ya da *Dd* genotipine sahiptirler. Fakat Joan'ın babası çok parmaklı olmadığından onun genotipi *dd* olmalıdır; bu demektir ki Joan *d* allelini babasından almıştır. Onun için, bu özelliğe sahip olan Joan, heterozigot olmalıdır. 4. Çiçek rengini içeren monohibrit çaprazlamada oran, 3 mor: 1 beyaz olmalıdır, soyağacındaki ailede ise üçüncü kuşakta oran, 1 serbest: 1 yapışık kulakmemesi şeklindedir. Bu farklılık, alledeki küçük örneklem büyüklüğüne (iki yavru) uygun olarak ortaya çıkmıştır. Eğer bu soy ağacında yer alan ikinci kuşaktaki çift, bezelye bitkisi çaprazlamasında olduğu gibi 929 yavruya sahip olabilseydi bu oran 3:1'e daha yakın olacaktı. (Tablo 14.1'deki bezelye bitkisi çaprazlarının hiçbirisinin *tamı tamına* 3:1 oranını vermediğini not ediniz.)

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

14.1 Genlerin alternatif versiyonları olan alleller, eşeyli üreme sırasında ebeveynden yavruya geçirilir. Mor ve beyaz çiçekli homozigot ebeveynler arasında yapılan çaprazlamada, F_1 dölündeki bireylerin tümü heterozigottur, her biri, bir ebeveynden mor alleli, diğer ebeveynden beyaz alleli alır. Mor allel baskın olduğundan, beyaz allelin ifade edilmesini maskeleyerek F_1 dölünün fenotipinin mor olmasını belirler. Beyaz allelin, sadece F_2 kuşağında homozigot duruma geçmesi olasıdır ve homozigotken kendisini ifade edebilir.

14.2

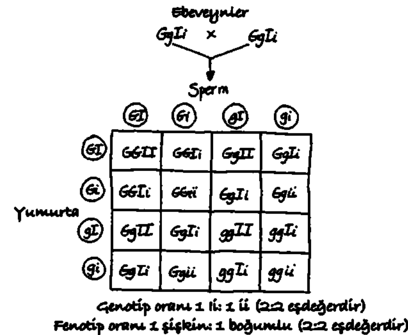


14.3 ABO kan grubu çoklu allellerin bir örneğidir; çünkü, tek bir genin ikiden daha fazla alleli (I^A, I^B ve *i*) vardır. Allellerden ikisi, yani I^Ave I^B, kodominanttır; zira bu iki allel genotipte birlikte bulunduğu zaman, her iki karbonhidrat (A ve B) hücre zarında bulunmaktadır. I^Ave I^B allellerinin her ikisi de *i* alleline karşı tam baskındır. Bu durum, eksik baskınlık örneği değildir; çünkü her allel, fenotipi ayırt edilebilir şekilde etkilemektedir ve böylece ortaya çıkan sonuç iki fenotipin arasında bir değer değildir. Bu durum tek bir geni kapsadığından epistasi ya da poligenik (çok genli) kalıtım örneği değildir. 14.4 Her doğum bağımsız bir olay olduğundan dördüncü çocuğun kistik fibrozis hastalığına sahip olma şansı, diğer çocuklarınki gibi, ¼'dür. Biz şimdi her iki ebeveynin de taşıyıcı olduğunu biliyoruz, böylece, onların üç çocuğunun taşıyıcı olup olmamasının, bir sonraki çocuğun hastalığa sahip olma olasılığı üzerinde bir etkisi yoktur. Ebeveynlerin genotipleri, sadece konuyla ilgili bilgiyi sağlar.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

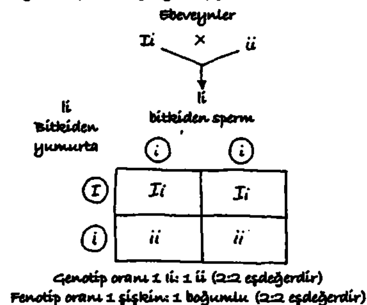
1. Gen, l. Allel, e. Karakter, g. Özellik, b. Başat allel, j. Çekinik allel, a. Genotip, k. Fenotip, h. Homozigot, c. Heterozigot, f. Test çaprazı, i. Monohibrit çaprazlaması, d.

2.



Genotip oranı 1 II: 2 Ii: 1 ii (2:2 eşdeğerdir)
Fenotip oranı 1 şişkin: 1 boğumlu (2:2 eşdeğerdir)

3. Atasal çaprazlama, AAC^RC^R × aaC^WC^W şeklindedir. F_1 genotipi AaC^RC^W şeklindedir ve tümü aksiyal-pembe fenotipe sahiptir. F_2 genotipleri, $1AAC^RC^R$: $2AAC^RC^W$:$1AAC^WC^W$: $2AaC^RC^R$: 4 AaC^RC^W :$2AaC^WC^W$:$1aaC^RC^R$: $2aaC^RC^W$: 1 aaC^WC^W şeklindedir. F_2 fenotipleri, 3 aksiyal-kırmızı: 6 aksiyal-pembe: 3 aksiyal-beyaz: 1 uçta-kırmızı: 2 uçta-pembe: 1 uçta-beyaz şeklindedir. 4. Adam I^Ai; kadın I^Bi; çocuk *ii*. Daha sonra doğacak çocuklar için genotipler, $1/4I^AI^B$; $1/4I^Ai$; ¼ I^Bi; ¼ *ii* şeklinde olacağı tahmin edilebilir. 5. ½. 6. *Ii* × *ii* çaprazlamasının sonucunda oluşacak yavruların genotip oranı 1 *Ii* :1 *ii* (2:2'de eşdeğer yanıttır) ve fenotip oranı 1 şişkin: 1 boğumlu (2:2'de eşdeğerdir) şeklindedir.



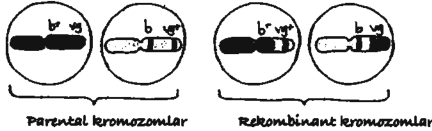
Genotip oranı 1 Ii: 1 ii (2:2 eşdeğerdir)
Fenotip oranı 1 şişkin: 1 boğumlu (2:2 eşdeğerdir)

7. (a) 1/64; (b) 1/64; (c) 1/8; (d) 1/32 **8.** Albino (*b*), çekinik özelliktir; siyah (*B*), başattır. İlk çaprazlama: ebeveynler *BB* × *bb*; gametler *B* ve *b*; yavruların tümü *Bb* (siyah kürk rengi). İkinci çaprazlamadaki siyah kobay, heterozigottur. İkinci çaprazlama: ebeveynler *Bb* × *bb*; gametler ½ *B* ve ½ *b* (heterozigot ebeveyn) ve *b*; yavrular ½ *Bb* ve ½ *bb*. **9.** (a) *PPLl* × *PPLl*; *PPLl* × *PpLl*; ya da *PPLl* × *ppLl*;(b) *ppLl* × *ppLl*; (c) *PPLl* × olası 9 genotipten herhangi biri ya da *PPll* × *ppLL*; (d) *PpLl* × *Ppll*; (e) *PpLl* × *PpLl* **10.** (a) ¾ × ¾ ×¾ =27/64; (b) 1-27/64=37/64; (c) ¼ ×¼ ×¼ =1/64; (d) 1-1/64=63/64 **11.** (a) 1/256; (b) 1/64; (c) 1/256; (d) 1/64; (e) 1/128 **12.** (a) 1; (b) 1/32; (c) 1/8; (d) ½ **13.** 1/9 **14.** Eğer kulakların kıvrık olmasına yol açan gen başat ise orijinal mutant kedi, kulakları normal olan (kıvrık olmayan) arı döl kedilerle çiftleştirildiğinde F1 dölünde hem kıvrık kulaklı hem de normal kulaklı yavrular meydana gelecektir; fakat eğer bu allel çekinik ise, sadece normal kulaklı yavrular meydana gelecektir. Kıvrık kulak özelliğinin baskın ya da çekinik olup olmadığına bakmaksızın, kıvrık kulaklı x normal kulaklı çaprazlamasından elde edilen F_1 kedileri arasında yapılan çiftleştirmelerden, kıvrık kulaklılık alleli bakımından homozigot olan bazı arı döl yavrular elde edeceksiniz. Kıvrık kulaklılık bakımından arı döl kediler çaprazlandığında, yani kıvrık kulaklı x kıvrık kulaklı çaprazlamasının sadece kıvrık kulaklı yavru üreteceğini biliyorsunuz. Bunu saf dışı bıraktığımızda, kıvrık kulaklığa neden olan allel başattır. **15.** 1/16 **16.** %25, ya da ¼ oranında çapraz gözlülük olacak; çapraz gözlü yavruların tümü (%100), aynı zamanda beyaz olacaktır. **17.** Başat allel *I*, *P/p* lokusuna epistatır; böylece F_1 dölü için genotip oranları 9 *I-P-*(renksiz) : 3 *I-pp* (renksiz): 3 *iiP-* (mor): 1 *iipp* (kırmızı) şeklindedir. Toplam olarak, fenotip oranları 12 renksiz: 3 mor: 1 kırmızı şeklindedir. **18.** Çekinik. Etkilenmiş tüm bireyler (Arlene, Tom, Wilma ve Carla), homozigot çekiniktir, yani *aa* genotipine sahiptir. Goerge, *Aa*'dır; çünkü onun çocuklarından biri olan Arlene etkilenmiştir. Sam, Ann, Daniel ve Alan *Aa* genotipine sahiptir; çünkü onlar bir etkilenmiş ebeveyne ve etkilenmemiş çocuğa sahiptirler. Michael'de *Aa* genotipine sahiptir; çünkü heterozigot olan eşi Ann ile bir etkilenmiş çocuğa (Carla) sahiptir. Sandra, Tina ve Christopher, *AA* ya da *Aa* genotipine sahip olabilir. **19.** 1/6 **20.** 9 *B-A-* (agouti): 3 *B-aa* (siyah: 3 *bbA-* (beyaz): 1 *bbaa* (beyaz). Toplam olarak, 9 agouti: 3 siyah: 4 beyaz.

Bölüm 15

Şekil Soruları

Şekil 15.2 Oranlar, 1 sarı-yuvarlak: 1 yeşil-yuvarlak: 1 sarı-buruşuk: 1 yeşil buruşuk olacaktır. **Şekil 15.4** F_2 dölünün yaklaşık ¾'ü kırmızı gözlü, ¼'ü beyaz gözlü olacaktır. Beyaz gözlü sineklerin yarısı dişi, yarısı erkek olacaktır; benzer şekilde, kırmızı gözlü sineklerin yarısı dişi yarısı erkek olacaktır. **Şekil 15.7** Erkeklerin hepsi renk körü olacak; dişilerin yarısı taşıyıcı olacaktır. **Şekil 15.9** En büyük iki sınıfı, atasal tipte yavrular (arı döl P kuşağının fenotipine sahip yavrular) oluşturacaktır; fakat, P kuşağında allellerin özgün yeni kombinasyonları meydana geldiğinden gri-güdük kanatlı ve siyah-normal kanatlı yavrular da meydana gelecektir. **Şekil 15.10** Altta soldaki iki kromozom, F_1 dişisinin P kuşağındaki her bir sinekten kalıtım yoluyla aldığı iki kromozoma benzer. Onlar, yapılarında değişiklik olmadan yavruya aktarıldığından "parental" kromozomlar olarak adlandırılabilir. Diğer iki kromozom, F_1 dişisinde mayoz sırasında krossing over geçirmiştir. Onların sahip olduğu allel kombinasyonu, F_1 dişisinin kromozomlarının herhangi birinde görülmediğinden, onlar "rekombinant" kromozomlar olarak adlandırılabilirler. (Bu örnekte, rekombinant kromozomlar üzerindeki allellerin, Şekil 15.9 ve 15.10'da gösterilen çaprazlamada parental kromozomlar üzerinde bulunan b^+ vg^+ ve *b vg* allellerinin kombinasyonları olduğuna dikkat ediniz. Onlara parental kromozom denmesinin temelinde, P kuşağındaki kromozomlar üzerinde bulunan allellerin kombinasyonu yatmaktadır.)



Kavram Kontrolü 15.1

1. Ayrılma kuralı, tek bir karakterden sorumlu allellerin kalıtımıyla ilgilidir. Allellerin bağımsız açılım kuralı, iki karakterden sorumlu allellerin kalıtılmasıyla ilişkilidir. **2.** Ayrılma kuralının fiziksel temeli, anafaz I evresinde homologların ayrılmasıdır. Bağımsız açılım kuralının fiziksel temeli, homolog kromozom çiftlerinin metafaz I evresindeki alternatifli düzenlenmeleridir. **3.** Erkek birey mutant fenotipi göstermek için, sadece tek bir mutant allele gereksinim duyar. Eğer bu gen, otozom çifti üzerinde bulunsaydı; bu çekinik mutant fenotipi göstermesi için birey iki mutant allele sahip olması gerekir; bu daha düşük olasılıklı bir durumdur.

Kavram Kontrolü 15.2

1. Bu göz rengi karakterinden sorumlu gen, X kromozomu üzerinde yer aldığından dolayı, dişi yavruların hepsi kırmızı gözlü ve heterozigot olacaktır ($X^{w+}X^{w}$); erkek yavruların hepsi, Y kromozomunu babadan alacak ve beyaz gözlü olacaktır ($X^{w}Y$). **2.** ¼ (yavruların babalarından Y kromozomunu alma şansı ve erkek olma şansı ½ ve anasından hastalığa neden olan alleli taşıyan X kromozomunu alma şansı ½'dir.); eğer çocuk erkekse, ½ olasılıkla bu hastalığa sahip olacaktır; eğer çocuk kız ise hasta olma olasılığı sıfırdır (fakat ½ olasılıkla taşıyıcıdır). **3.** Başat allelin neden olduğu hastalık için "taşıyıcı" gibi bir şey yoktur; çünkü bu allele sahip olan birey hastalığa sahiptir. Allel başat olduğundan, dişi bireyler iki X kromozomuna sahip olma "avantajını" kaybeder; çünkü, hastalık ile bağlantılı bir adet allel, hastalığın ortaya çıkması için yeterlidir. Başat allele sahip tüm babalar, bu alleli kız çocuklarının *hepsine* geçirecek ve hepsi hasta olacaktır. Allele sahip olan anne (ve böylece hastalığa da sahiptir), erkek çocuklarının yarısına ve kız çocuklarının yarısına bu alleli geçirecektir.

Kavram Kontrolü 15.3

1. Heterozigot ebeveynde mayoz I evresinde gerçekleşen krossing over, iki gen bakımından rekombinant genotiplere sahip bazı gametler üretir. Rekombinant fenotipe sahip yavrular, çifte mutant ebeveynden gelen homozigot çekinik gametlerin rekombinant gametleri döllemesi sayesinde ortaya çıkar. **2.** Her durumda, dişi ebeveyn tarafından verilen allel, yavrunun fenotipini belirler; çünkü bu çaprazlamada erkek, yavrularına sadece çekinik allelleri verir. **3.** Hayır. Sıralama *A-C-B* ya da *C-A-B* şeklinde olmalıdır. Hangi olasılığın doğru olduğunu belirlemek için, *B* ve *C* arasındaki rekombinasyon frekansını bilmeniz gerekir.

Kavram Kontrolü 15.4

1. Mayozda, birleşik 14-21 kromozomu, tek bir kromozom gibi davranır. Eğer gamet, birleşik14-21 kromozomunu ve 21.kromozomun normal kopyasını alırsa, bu gamet döllenme sırasında normal gametle birleştiğinde 21.kromozom trisomisi ortaya çıkacaktır. **2.** Hayır. Çocuk ya I^AI^Ai ya da I^Aii olabilir. I^AI^A genotipine sahip bir sperm, babada mayoz II sırasında ortaya çıkan ayrılmama olayından kaynaklanabilir, *ii* genotipine sahip yumurta ise annede mayoz I ya da mayoz II sırasında gerçekleşen ayrılmama olayı sonucunda oluşabilir. **3.** Bu genin aktivasyonu, bu kinazın çok fazla miktarda üretilmesine yol açabilir. Eğer kinaz, hücre bölünmesini tetikleyen sinyalleşme yolunda yer alıyorsa, onun çok fazla miktarda üretilmesi sınırsız hücre bölünmesini tetikleyebilir; bu da kanserin gelişmesine katkı yapabilir (bir tip beyaz kan hücresi kanserinde olduğu gibi).

Kavram Kontrolü 15.5

1. Dişilerde X kromozomu inaktivasyonu ve genomik damgalama. X inaktivasyonundan dolayı, X kromozomu üzerindeki genlerin etkili dozu, dişilerde ve erkeklerde aynıdır. Genomik damgalamanın sonucu olarak, belirli genlerin sadece tek bir alleli fenotipte ifade edilir. **2.** Yaprak renginden sorumlu genler, sitoplazmadaki plastidler içerisinde yer alır. Normal olarak, sadece maternal ebeveyn yavrularına plastid genlerini geçirir. Alacalı yapraklı yavrular, sadece dişi ebeveyn B varyetesi olduğunda üretilir; biz buradan B varyetesinin, pigment genlerinin hem yabanıl tip hem de mutant tip allellerini içerdiğini ve alacalı yapraklar ürettiği sonucunu çıkarabiliriz. (A varyetesi, pigment genlerinin sadece yabanıl tip allelini içerir). **3.** Durum, kloroplasttakine benzerlik göstermektedir. Her hücre çok sayıda mitokondri içerir ve bireysel olarak etkilenir; çoğu hücre, normal ve mutant mitokondrilerin değişen oranda karışımlarını içerir. Normal mitokondriler, yaşamı sürdürmek için yeterli düzeyde hücre solunumu gerçekleştirir.

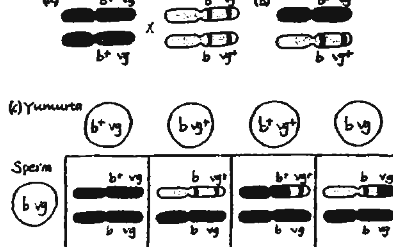
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

15.1 Eşey kromozomları birbirinden farklı olduğundan ve onlar, yavruların eşeyini belirlediğinden dolayı Morgan, atasal kromozomları takip eden fenotipik özellik olarak yavruların eşeyini kullandı. (O, aynı zamanda, X ve Y kromozomları farklı göründüğünden, mikroskop altında onları takip edebilmiştir.) O, aynı zamanda, göz rengi allellerini izleyen göz rengini kaydetti. **15.2** Erkekler Y kromozomunun yanında sadece bir X kromozomuna sahiptir, dişiler ise iki X kromozomuna sahiptir. Y kromozomu, kendi üzerinde çok az sayıda gene sahiptir; X kromozomu ise 1000 civarında gene sahiptir. Hastalığa neden olan çekinik X-bağlı bir allel, erkek bireye kendi annesinden aldığı X üzerinden aktarıldığı zaman, Y üzerinde ikinci bir allel mevcut değildir (erkekler hemizigottur); böylece erkek, hastalığa sahip olur. Dişiler iki X kromozomuna sahip olduğundan, hastalığa sahip olmaları için kalıtım yoluyla iki çekinik alleli de almaları gerekir; bu nedenle hastalık daha nadir görülür. **15.3** Krossing over, allellerin yeni kombinasyonları ile sonuçlanır. Krossing over, rastgele meydana gelir ve iki gen arasındaki mesafe ne kadar uzak olursa bunlar arasında krossing over olma şansı daha fazla olur; bu, allellerin yeni kombinasyonlarına yol açar. **15.4** İnversiyon ve karşılıklı translokasyonda, aynı genetik materyal aynı nispi miktarda mevcuttur; fakat farklı şekilde organize olmuştur. Anöploidide, duplikasyonlarda, delesyonlarda ve karşılıklı olmayan translokasyonlarda, büyük segmentlerin kaybedilmesi ya da bir kopyadan daha fazla bulunması durumunda, genetik materyalin dengesi bozulur. Görünüşte, bu tip dengesizlik, organizmaya çok zarar verir. (Gelişen embriyoda öldürücü olmamasına karşın, Philadelphia kromozomu meydana getiren karşılıklı translokasyon, ciddi durumlara yol açabilir, önemli genlerin ifade edilmesini değişikliğe uğratarak kansere neden olabilir.) **15.5** Bu durumlarda, alleli veren ebeveynin cinsiyeti, kalıtım tarzını etkiler. Damgalanmış genler için, damgalanmaya bağlı olarak ya babadan gelen ya da anadan gelen allel ifade edilir. Mitokondri ve kloroplast genleri için, sadece anadan gelen genler, yavruların fenotipini etkileyecektir; çünkü yavrular bu organelleri yumurtanın sitoplazması vasıtasıyla anadan alırlar.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. 0, 1/2; 1/16 **2.** Çekinik; eğer hastalık başat genlerle kalıtılsaydı, hastalıklı doğan çocuğun en az bir ebeveyni etkilenmiş olacaktı. Hastalık sadece erkek çocuklarda görüldüğünden bu hastalığın kalıtım şekli, eşeye bağlıdır. Hastalığa sahip olan kızlar, çekinik alleli *her iki* ebeveynden de alması gerekir. Bu, çok nadir olacaktır; çünkü, X kromozomu üzerinde çekinik alleli taşıyan erkekler, erken yaşlarda ölürler. **3.** %17 **4.** Hastalık daima anneden kalıtılacaktır. **5.** *T* ve *A* arasında, %12; *A* ve *S* arasında, %5 **6.** *T* ve *S* arasında, %18; genlerin dizilimi *T-A-S* şeklindedir **7.** Her kız için ¼ (Çocuğun kız olma şansı ½ x homozigot çekinik genotipe sahip olma şansı ½); ilk erkek çocuk için ½. **8.** %6; normal kanatlar ve kırmızı gözler için yabanıl tip heterozigotlar x körelmiş kanatlar ve mor gözler için çekinik homozigotlar.

9.



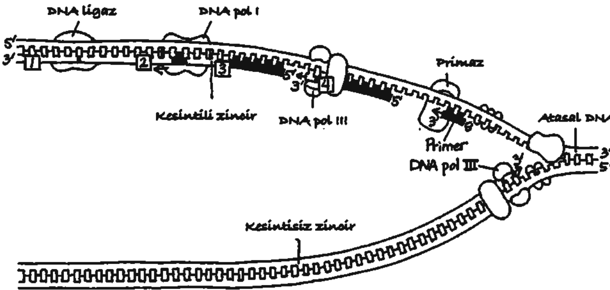
(d) %41.5 gri vücut, körelmiş kanatlı
%41.5 siyah vücut, normal kanatlı
%8.5 gri vücut, normal kanatlı
%8.5 siyah vücut, körelmiş kanatlı

10. XXX kromozomuna sahip bayanda, iki X kromozomunun inaktivasyonu, normal sayıda kromozoma sahip bayanlardaki gibi sadece bir X kromozomunu genetik olarak aktif kılacaktır. XXX kromozomlu bayanın hücrelerinde, mikroskop altında, iki tane Barr cisimciğinin olduğu görülür. **11.** *D-A-B-C* **12.** Yavruların yüzde ellisi, krossing overden sonuçlanan fenotipleri gösterecektir. Bu sonuçlar, *A* ve *B*, aynı kromozom üzerinde olmadığında yapılan çaprazlamanın sonuçlarıyla aynı olacaktır. Aynı kromozom üzerindeki diğer genleri içeren ilave çaprazlamalar, genetik linkajı ve harita mesafesini ortaya koyacaktır. **13.** Mavi-oval ve beyaz-yuvarlak (atasallar) fenotiplerin her birinden 450 ve mavi-yuvarlak ve beyaz-oval (rekombinantlar) fenotiplerin her birinden 50 **14.** Körelmiş kanatlı lokusunun kahverengi göz lokusuna uzaklığının yaklaşık üçte biri kadar **15.** Muz triploid olduğundan homolog çiftler mayozda sıralanamaz. Onun için, triploid sayıda kromozoma sahip zigotu meydana getirmek üzere birleşen gametleri üretmesi olası değildir.

Bölüm 16

Şekil Soruları

Şekil 16.2 Kan örneğinde bulunan canlı S hücrelerinin çoğalarak daha fazla sayıda S hücresi üretmesi, ölmüş S hücrelerinin kapsüllerinin sadece bir kez kullanılmasından daha ziyade, S özelliğinin kalıcı ve kalıtılabilir bir değişiklik olduğuna işaret etmektedir. **Şekil 16.4** Proteinler işaretlendiğinde (birinci üretim) radyoaktiviteye çökeltide rastlanacaktır; çünkü proteinler, bakterideki genetik talimatlara göre bakteri hücrelerinin içerisine girmiş olacaktır. Bunu göz önünde canlandırmamız şimdilik bizim için zordur; fakat DNA, kendisi bakteri hücresinin dışında kalırken (böylece ikinci üretimdeki çökeltide radyoaktivite yoktur), bazı proteinlerin enjekte edilmesinde yapısal rol oynamış olabilir. **Şekil 16.11** İlk replikasyondan gelen tüp, hibrid ^{15}N-^{14}N DNA'nın orta bandı gibi aynı bandı verecektir; fakat ikinci tüp, iki açık mavi zincirin üstteki bandına sahip olmayacaktır. Onun yerine, saklı (konservatif) modeldeki bir replikasyondan sonra olması beklenen sonuçtakine benzer şekilde, iki koyu mavi zincire ait alttaki banda sahip olacaktır. **Şekil 16.12** (b)'nin üstteki kabarcığında yer alan oklar, iki replikasyon çatalına işaret edecek şekilde sağa ve sola doğru olmak üzere çizilmelidir. **Şekil 16.14** DNA zincirlerinin herhangi birine bakıldığında, bir ucuna 5' ucu ve diğer ucuna 3' ucu dendiğini görürüz. Örneğin eğer en soldaki zincirin 5' ucundan 3' ucuna doğru ilerleyecek olursak, bu sıradaki elemanları şu şekilde listeleyebiliriz: fosfat grubu →şekerin 5' C→3' C→fosfat→5' C→3' C. Aynı zincir üzerinde zıt yönde gidildiğinde, elemanlar ters sırada ilerleyecektir: →3' C→5' C→fosfat. Böylece, iki yön ayırt edilebilir; bu, bizim zincirlerin yönelime sahip olduğunu söylerken kastettiğimiz şeydir. (Eğer gerekirse Şekil 16.5'i tekrar inceleyiniz.)
Şekil 16.17



Şekil 16.23 Bir homolog çiftin (aynı renkte olacaktır) iki üyesi, metafaz plakasında birbiriyle sıkıca birleşmiş olacaktır. Ancak, mitozun metafazında, her kromozom bireysel olarak sıralanmış olacaktır; onun için aynı renge sahip olan iki kromozom, metafaz plakasında farklı yerlerde olacaktır.

Kavram Kontrolü 16.1

1. DNA'daki baz oranlarından bahseden Chargaff kuralı, A ve T'nin yüzde olarak oranlarının esas olarak aynı olduğunu; benzer şekilde G ve C'nin yüzde olarak oranlarının aynı olduğunu söylemektedir. Sineğe ait veriler, bu kural ile uyuşmaktadır. (Önemsiz derecedeki farklılıklar, büyük olasılıkla, analitik tekniklerdeki sınırlamalar nedeniyle ortaya çıkmaktadır.) 2. Hangi ucun 5' uç olduğunu söyleyemezsiniz. Bunun için, hangi ucun 5' karbonda (5' uç) fosfat grubuna sahip olduğunu ya da hangi ucun 3' karbonda (3' uç) –OH grubuna sahip olduğunu bilmeniz gerekir. 3. O, ısıtılarak öldürülmüş S hücreleriyle canlı R hücrelerinin karışımı enjekte edilmiş farelerin yaşamlarını sürdüreceklerini bekliyordu; çünkü hücrelerin hiçbir tipi yalnız başına fareleri öldürmemişti.

Kavram Kontrolü 16.2

1. Komplementer baz eşleşmesi, oluşan iki yavru molekülün atasal molekülün tıpkı kopyaları olmalarını garantiler. Atasal molekülün iki zinciri birbirinden ayrıldığı zaman, bunların her biri, bir kalıp olarak hizmet eder ve nükleotidlerin baz eşleşme kuralına göre sıralanmasıyla yeni komplementer zincirler meydana gelir.

2.

Protein	İşlev
Helikaz	Replikasyon çatalında atasal ikili sarmalı çözer
Tek zincire bağlanan protein	Tek zincirli DNA'nın kalıp olarak kullanılmasına kadar ona bağlanır ve stabilize eder.
Topoizomeraz	DNA zincirlerini kırıp, döndürüp tekrar birleştirmek suretiyle replikasyon çatalının ilerlemesinde "aşırı sarılma" zorlamalarını hafifletir
Primaz	Kesintisiz zincirin 5' ucunda ve kesintili zincirin Okazaki parçacıklarının her birinin 5' ucundaki RNA primerini sentezler
DNA pol III	Atasal DNA'yı kalıp olarak kullanır; ve daha önce mevcut olan DNA'nın ya da RNA primerinin 3' ucuna, nükleotidleri kovalent bağ yapmak suretiyle ekleyerek yeni DNA zincirini sentezler
DNA pol I	Primerin RNA nükleotidlerini, 5' uçtan kaldırır ve DNA nükleotidleriyle değiştirir
DNA ligaz	Primerin yerini alan DNA'nın 3' ucunu, kesintisiz zincirin geri kalan kısmıyla birleştirir ve kesintili zincirin Okazaki parçacıklarını birleştirir

3. Hücre döngüsündeki DNA sentezi, interfazın G1 ve G2 evreleri arasındaki S evresinde meydana gelir. Onun için DNA replikasyonu, mitoz başlamadan önce tamamlanır. 4. Kesintisiz zincirin sentezi, bir RNA primeri tarafından başlatılır; daha sonra RNA primerinin kaldırılması ve DNA ile değiştirilmesi gerekir. Eğer hücrenin DNA pol I enzimi işlevsel değilse, bu iş gerçekleştirilemez. Şekil 16.17'deki genel bakış kutusunda, replikasyonun üstteki orijininin hemen sol tarafında bir işlevsel DNA pol I, kesintisiz zincirin RNA primerini (kırmızı ile gösterilmiş) DNA nükleotidleriyle (mavi) değiştirecektir.

Kavram Kontrolü 16.3

1. Bir nükleozom, dört farklı tipteki histon proteinlerin her birinden ikişer tane olmak üzere sekiz tane histon proteinden yapılmıştır ve bunların etrafına DNA sarılır. Bağlayıcı (linker) DNA, bir nükleozomdan bir sonrakine uzanır. 2. Ökromatin, interfaz süresince daha az yoğunlaşmış kromatin kısmıdır; ve gen aktivitesinden sorumlu hücresel makine bu kısma ulaşabilir. Diğer taraftan, heterokromatin, interfaz boyunca oldukça yoğunlaşmış olarak kalır ve bu makinenin büyük ölçüde ulaşamayacağı genleri içerir. 3. Nükleer lamina, çekirdek zarfının hemen iç tarafında yer alan ve mekanik destek sağlayan, protein filamentlerden meydana gelmiş bir ağsı yapıdır; böylece çekirdeğin biçimini korur. Bir nükleer matriksin mevcut olduğunu destekleyen oldukça fazla kanıt vardır; nükleer matriks, çekirdeğin iç kısmında uzanan protein liflerden oluşmuş bir iskelettir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

16.1 İkili sarmaldaki her zincir, kutuplaşma gösterir; şekerin 5' karbonu üzerindeki fosfat gruplu uç 5' ucu ve şekerin 3' karbonu üzerindeki -OH gruplu uç 3' ucu olarak isimlendirilir. İki zincir birbirine zıt yönlerde uzanır; ve molekülün her ucu, hem 3' uca ve hem de 5' uca sahiptir. Bu düzenlenme "antiparalel" olarak isimlendirilir. Eğer zincirler paralel olsaydı, onların her ikisi de 5'→3' yönünde uzansaydı, molekülün bir ucu ya 3' uçlara ya da 5' uçlara sahip olacaktı. **16.2** Kesintisiz ve kesintili zincirlerin her ikisinde de DNA polimeraz, primaz tarafından sentezlenmiş olan bir RNA primerinin 3' ucuna ekleme yaparak DNA'yı 5'→3' yönünde sentezler. Atasal zincirler ters yönde paralel olduklarından, sadece kesintisiz zincirin sentezi, replikasyon çatalı içerisine doğru sürekli olarak ilerler. Kesintili zincir, replikasyon çatalından uzaklaşacak şekilde parça parça sentezlenir ve bir seri kısa Okazaki parçası üretilir; bu parçalar, daha sonra, DNA ligaz tarafından birleştirilir. Her parça, tek zinciri kalıp zincir uzanır uzanmaz, primaz tarafından bir RNA primerin senteziyle başlatılır. Her iki zincir aynı hızda sentezlenmesine karşın, kesintili zincirin sentezi birazcık gecikir, çünkü, her parçanın oluşumunun başlaması, kalıp zincir ancak yeterli uzunlukta olduğu zaman başlar. **16.3** Bir interfaz çekirdeğindeki kromatinin çoğu, yoğunlaşmamıştır. Çoğu, 30-nm'lik iplikçik şeklinde, bir kısmı 10-nm'lik iplikçik şeklinde ve bazıları da 30-nm'lik ilmekli domain şeklindedir. (Kromatin paketlenmesinin bu farklı düzeyleri, bu bölgelerde gerçekleşmekte olan gen ifadesindeki farklılıkları yansıtabilir.) Aynı zamanda, kromatinin küçük bir yüzdesi (sentromerler ve telomerlerdeki gibi) çok yoğunlaşmış durumdaki heterokromatindir.

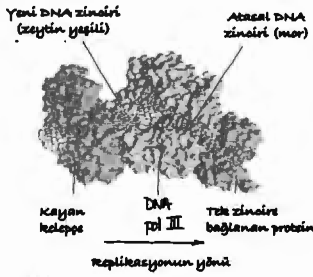
Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c 2. c 3. b 4. d 5. c 6. d 7. b 8. a

9. Histonlar gibi, *E. coli* proteinlerinin de lizin ve arjinin gibi çok sayıda bazik (pozitif yüklü) amino asitleri içermesi beklenebilir; bu amino asitler, DNA molekülünün şeker-fosfat omurgasının üzerindeki negatif yüklü fosfat gruplarıyla zayıf bağlar oluşturabilir. 10. Her bir türün DNA'sı, verilen baz yüzdesi bakımından küçük farklılıklara sahiptir. Örneğin A'nın yüzdesi *E. coli* için %24.7'den denizkestanesi için %32.8'e kadar değişir. Farklı türlerin DNA'sının baz kompozisyonu bakımından değişmesi, Chargaff kuralını açıklar. Chargaff'ın diğer kuralı,

her hangi bir türdeki A'nın yüzdesinin kabaca T'nin yüzdesine eşit olduğunu ve C'nin yüzdesinin kabaca G'nin yüzdesine eşit olduğunu ifade eder. Örneğin denizkestanesinin içerdiği bazların oranları, A ve T'nin her biri için %32-33 ve G ve C'nin her biri için ise yaklaşık %17'dir. (Siz yanıt olarak, tablodaki benzer örnekleri kullanabilirsiniz.)

12.



Bölüm 17

Şekil Soruları

Şekil 17.2 Önceden önerilen yol, yanlış olacaktır. Yeni bulgular, şu metabolik yolu destekleyecektir: öncül madde→sitrüllin→ornitin→arjinin. Onlar aynı zamanda, sınıf I mutantlarının, ikinci basamakta bir bozukluğa sahip olduğunu ve sınıf II mutantlarının ise birinci basamakta bir bozukluğa sahip olduğuna işaret etmektedir. **Şekil 17.4** mRNA dizisi (5'-UGGUUUGGCUCA-3'), kalıp olmayan DNA zinciriyle (5'-TGGTTTGGCTCA-3') mRNA'daki U yerine DNA'da T'nin bulunması dışında birbirinin aynıdır. **Şekil 17.7** Bu işlem, polimerazların bir antiparalel DNA kalıp zincirine karşı komplementer olarak polinükleotid oluşturmasıyla benzerlik göstermektedir. Ancak, replikasyon olayında her iki zincir de kalıp olarak işlev görürken transkripsiyonda sadece bir tane DNA zinciri kalıp olarak işlev görür. **Şekil 17.8** RNA polimeraz, önceden bağlanmış diğer faktörlere ihtiyaç duymadan doğrudan promotora bağlanacaktır. **Şekil 17.25** Sağ taraftaki mRNA (en uzun olan), transkripsiyonu ilk olarak başlatır. DNA'ya en yakın olan en üstteki ribozom, ilk olarak translasyonu başlatmıştır ve böylece en uzun polipeptide sahiptir.

Kavram Kontrolü 17.1

1. Çekinik. 2. 10 tane Gly (glisin) amino asidinden yapılmış bir polipeptid.

3.

Kalıp dizi (problemden gelen) :	3'-TTCAGTCGT-5'
Kalıp olmayan dizi:	5'-AAGTCAGCA-3'
mRNA dizisi:	5'-AAGUCAGCA-3'

Kalıp olamayan DNA ve mRNA nükleotid dizileri karşılaştırıldığında, DNA'nın kalıp olmayan zincirindeki T yerine mRNA'da U'nun bulunması dışında birbirinin aynıdır.

4.

"Kalıp dizi" (sorudaki kalıp olmayan diziden 3' → 5' yönünde yazılır):	3'-ACGACTGAA-5'
mRNA dizisi:	5'-UGCUGACUU-3'
Tercümesi:	Cys-DUR-Leu

(mRNA'nın DNA zincirine antiparalel olduğunu hatırlayınız. Kalıp olmayan diziden tercüme edilecek protein, tamamıyla farklı bir amino asit dizisine sahip olacaktır ve çok büyük olasılıkla işlevsel olmayacaktır. (O, aynı zamanda, yukarıda verimiş olan mRNA dizisindeki dur sinyalinden dolayı daha kısa olacaktır – ve muhtemelen daha önceki mRNA dizilerindekinden daha kısa olacaktır.)

Kavram Kontrolü 17.2

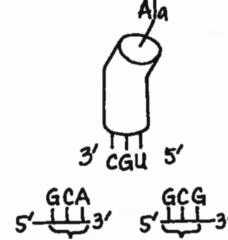
1. Monomer nükleotidlerin bir araya gelmesiyle oluşmuş olan her iki nükleik asit zincirindeki nükleotid dizisi, bir kalıp zincire karşı komplementer baz eşleşmesi yapılarak belirlenir. Her ikisi de kalıba anti paralel olarak 5'→3' yönünde sentezlenir. DNA polimeraz, deoksiriboz şeker içeren nükleotidleri ve T bazını kullanır; oysa, RNA polimeraz riboz şeker içeren nükleotidleri ve U bazını kullanır. 2. Promotor, transkripsiyon olurken RNA polimerazın bağlandığı DNA bölgesidir; ve genin (transkripsiyon biriminin) yukarı ucunda yer alır. 3. Bakteri hücresindeki RNA polimeraz, genin promotorunu tanır ve ona bağlanır. Ökaryotik hücrede, transkripsiyon faktörleri, RNA polimerazın promotora bağlanmasına aracılık eder. Her iki durumda da, promotordaki diziler, doğrulukla RNA polimeraza bağlanır; böylece enzim, doğru yerde ve konumda yer alır. 4. TATA dizisini tanıyan transkripsiyon faktörü, bağlanmayı başaramayacak, böylece RNA polimeraz bağlanamaz ve o genin transkripsiyonu büyük olasılıkla gerçekleşemeyecektir.

Kavram Kontrolü 17.3

1. Seçenekli ekzon splaysına uygun olarak, her gen çok sayıda farklı mRNA'lar meydana getirebilir ve böylece çok sayıda farklı proteinin sentezini yönetebilir. 2. Bir video düzenleme işinde, parçalar kesilir ve atılır (intronlar gibi); geri kalan parçalar birleştirilir (ekzonlar gibi) ve birleştirilen bölgeler ("birleştirme olayı") fark edilmez. 3. mRNA çekirdekten çıktığında, başlık kısmı, onun hidrolitik enzimler tarafından yıkılmasını önler ve ribozomlara bağlanmasını kolaylaştırır. Eğer mRNA'lardan başlık kısmı kaldırılacak olursa, hücre, artık herhangi bir proteini sentezleyemeyecek ve muhtemelen ölecektir.

Kavram Kontrolü 17.4

1. İlk olarak, aminoaçil-tRNA sentetaz özgül olarak tek bir amino asidi tanır ve sadece ona uygun bir tRNA ile bağlanır. İkinci olarak, onun özgül amino asidinin bağlanmış olduğu tRNA, sadece o amino asit için olan mRNA kodonuna bağlanır. 2. Ribozomun yapı ve işlevi, ribozomal proteinlerden daha çok rRNA'lara bağlı olduğu görülmektedir. RNA molekülü, tek zincirli olduğundan dolayı kendisiyle ve diğer RNA molekülleriyle hidrojen bağları kurabilir. RNA molekülleri, iki ribozomal alt birim arasında arayüz oluşturabilir; RNA-RNA bağlanmaları, ribozomun bir arada tutulmasına yardım eder. Ribozomda mRNA için bağlanma yeri, mRNA'ya bağlanabilen rRNA içerir. Aynı zamanda, bir RNA molekülü içerisinde komplementer olarak bağlanma, onun belirli bir üç boyutlu biçim kazanmasına izin verir; ve RNA'nın fonksiyonel grupları, rRNA'ya translasyon sırasında peptid bağı oluşmasını katalizleme yeteneği verdiği sanılmaktadır. 3. Sentezlenen polipeptidin önde giden ucundaki bir sinyal peptid, ribozomu ER zarına getiren sinyal-tanıma partikülü tarafından tanınır. Ribozom oraya bağlanır ve polipeptid sentezine devam eder; polipeptidleri ER lümeninde biriktirir. 4. Wobble'dan dolayı tRNA ya 5'-GCA-3' ya da 5'-GCG-3' ye bağlanabilir; bunların her ikisi de alanin (Ala) amino asidini şifrelemektedir. Alanin, tRNA'ya bağlanacaktır.



Kavram Kontrolü 17.5

1. mRNA'da okuma çerçevesi, delesyonun olduğu yerden aşağıya doğru değiştirilir ve polipeptidde, doğru olamayan uzunca bir amino asit sırası ortaya çıkar; ve çoğu durumda bir dur kodonu ortaya çıkarak zamanından önce sonlanma gerçekleşir. Oluşan polipeptid, büyük olasılıkla işlevsel olmayacaktır. 2. Orak-hücre özelliğine sahip olan heterozigot bireyler, normal tip allelden ve orak hücre allelinden birer kopyaya sahip olacaktır. Bu allellerden her ikisi de ifade edilecektir ve böylece bu bireyler, hem normal ve hem de orak -hücre hemoglobin moleküllerine sahip olacaktır. Görünüşte, β-globinin iki formunun karışımına sahip olmanın, çoğu koşullar altında herhangi bir etkisi yoktur; fakat kan oksijen düzeyinin düşük olduğu (yüksek irtifalarda olduğu gibi) uzun süreler boyunca, bu bireyler, orak-hücre hastalığının bazı belirtilerini gösterebilirler.

3.

Normal DNA nükleotid dizisi	
(kalıp zincir, en üsttedir):	3'-TACTTGTCCGATATC-5'
	5'-ATGAACAGGCTATAG-3'
mRNA nükleotid dizisi:	5'-AUGAACAGGCUAUAG-3'
Amino asit dizisi:	Met-Asn-Arg-Leu-DUR
Mutasyona uğramış DNA'daki dizi	
(kalıp zincir, en üsttedir):	3'-TACTTGTCCGATATC-5'
	5'-ATGAACAGGTTATAG-3'
mRNA nükleotid dizisi:	5'-AUGAACAGGUUAUAG-3'
Amino asit dizisi:	Met-Asn-Arg-Leu-DUR

Etki yok: Amino asit dizisi, mutasyondan önce de sonra da Met-Asn-Arg-Leu şeklindedir; çünkü 5'-CUA-3' ve 5'-UUA-3' şeklindeki mRNA kodonlarının her ikisi de Lösin amino asidini (Leu) şifrelemektedir. (beşinci kodon, dur kodonudur.)

Kavram Kontrolü 17.6

1. Hayır, ökaryotik hücredeki transkripsiyon ve translasyon olayları, ökaryotik hücrenin çekirdeği olması nedeniyle zaman ve mekan olarak birbirinden ayrılmıştır. 2. Bir ribozom translasyonu sonlandırdığında alt birimleri birbirinden ayrılır; ve bu iki alt birim, başlık kısmına çok yakın olacaktır. Bu, onların yeniden birleşmesini ve yeni bir polipeptid sentezinin başlatılmasını kolaylaştırır; böylece translasyonun etkinliğini artırır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

17.1 Gen, genetik bilgiyi bir nükleotid dizisi formunda içerir. Gen, ilk olarak bir mRNA molekülüne transkribe edilir, ve bir messenger RNA molekülü, nihayetinde bir polipeptide tercüme edilir. Polipeptid, bir proteinin tümünü ya da bir kısmını meydana getirir; bu proteinler, hücrede bir işlevi yerine getirir ve organizmanın fenotipine katkı yapar. 17.2 Hem bakterilerin ve hem de ökaryotların

genleri, promotor bölgelere sahiptirler; bu bölgeler, RNA polimerazın eninde sonunda bağlandığı ve transkripsiyonu başlattığı yerlerdir. RNA polimeraz, bakterilerde, doğrudan promotora bağlanır; ökaryotlarda ise ilk önce transkripsiyon faktörleri promotora bağlanır ve ondan sonra RNA polimeraz transkripsiyon faktörlerine ve promotora birlikte bağlanır. **17.3** Hem 5′ başlık ve hem de poli-A kuyruk, mRNA'nın çekirdekten çıkmasına yardım eder ve ondan sonra sitoplazmada, mRNA'nın kararlı kalmasına yardım ederek ribozomlara bağlanmasına izin verir. **17.4** tRNA'lar, mRNA'nın nükleotid temelli dili ile polipeptidlerin amino asit temelli dili arasında çevirmen olarak işlev görür. Bir tRNA özgül bir amino asidi taşır ve tRNA üzerindeki antikodon, mRNA üzerinde yer alarak bir amino asidi şifreleyen kodonun komplementeridir. tRNA, ribozomda, yeni amino asidin birleştirilerek polipeptidin sentezlendiği yer olan A bölgesine bağlanır; bu durumda yeni amino asit, polipeptidin yeni ucunda (C-terminali) yer alır. Ondan sonra tRNA, P bölgesine hareket eder. Polipeptidin yeni bir tRNA'ya transfer edilmesi yoluyla bir sonraki amino asit eklendiği zaman, artık boşta kalmış olan tRNA , E bölgesine hareket ederek oradan ribozomu terk eder. **17.5** Bir nükleotid bazı, kimyasal olarak değişikliğe uğratıldığında, onun baz çifti oluşturma özelliği değiştirilebilir. Bu durum ortaya çıktığında, doğru olamayan bir nükleotid, DNA'nın sonraki replikasyonları sırasında komplementer zincirin yapısına katılabilir ve replikasyonun tekrarlanan turlarında devamlı mutasyon durumuna geçebilir. Bu gen transkripsiyon geçirdiğinde mutasyona uğramış olan kodon, bir proteinin işlevini inhibe eden ya da değiştiren farklı bir amino asidi şifreleyebilir. Eğer bazdaki kimyasal değişiklik, bir sonraki replikasyondan önce saptanırsa, DNA onarım sistemi tarafından tamir edilir ve mutasyon meydana gelmez. **17.6** Ökaryotlarda çekirdek zarfının varlığı, transkripsiyon ve translasyonun olaylarının yer ve zaman olarak birbirinden ayrıldığını göstermektedir. Bu ayırım, diğer işlemlerin (özellikle RNA işlenmesinin) olmasına izin verir ve gen ifade edilmesinin düzenlenebildiği diğer basamakların oluşmasını sağlar.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. d 3. a 4. a 5. b 6. d 7. e

8.

RNA çeşidi	İşlevleri
Messenger RNA (mRNA)	Proteinlerin amino asit dizisi için özgün olan bilgiyi DNA'dan ribozomlara taşır
Taşıyıcı RNA (tRNA)	Protein sentezinde çevirmen molekül olarak hizmet eder; mRNA kodonlarını amino asitlere tercüme eder
Ribozomal RNA (rRNA)	Katalitik (ribozim) roller oynar ve ribozomlarda yapısal rol oynar
Birincil transkript	İşlenmeden önce, mRNA, rRNA ya da tRNA için öncüldür; bazı intron RNA'lar ribozim olarak davranır ve kendi birleşmesini katalizler
Küçük nükleer RNA (snRNA)	Protein ve öncül mRNA'yı kesip birleştiren RNA kompleksi olan splaysozomda, yapısal ve katalitik roller oynar

Bölüm 18

Şekil Soruları

Şekil 18.3 Hücrede triptofan konsantrasyonu azaldıkça, sonunda baskılayıcı (repressör) moleküllere bağlanacak triptofan kalmayacaktır. Daha sonra bunlar aktif olmayan şekillerini alacak ve operatörden ayrılacaktır. Bunun sonucu operonun transkripsiyonunun başlayabilecektir. Triptofan sentezi enzimleri üretilecek ve hücrede tekrar triptofan sentezlenmeye başlayacaktır. **Şekil 18.11** Albümin geninin enhansın sarı, gri, ve kırmızı renkli üç kontrol elementine sahiptir. Karaciğer ve göz merceği hücrelerindeki diziler aynı olacaktır. Çünkü hücreler aynı organizmaya aittir. **Şekil 18.18** Eğer mutant MyoD proteini *myoD* genini aktifleştirmemiş bile olsa, bu gen hala yoldaki diğer proteinlerin genlerinin açılmasını sağlayacaktır (örneğin, kasa özgü proteinlerin genlerini açacak olan diğer transkripsiyon faktörleri). Bu nedenle, bazı farklılıklar ortaya çıkacaktır. Fakat, *myoD* geninin myoD proteinini aktifleştirememesinin kaybını telafi edebilecek diğer aktivatörler olmaksızın, hücre farklılaşmış durumunu koruyamayacaktı. **Şekil 18.22** Normal bicoid proteini ön uçta üretilecek ve annenin yumurtaya koyduğu mutant mRNA'nın varlığını telafi edecektir. Bir baş ile oluşacak ve böylece gelişim normal gerçekleşecektir. **Şekil 18.24** Mutasyonun çekinik olma olasılığı bulunmaktadır. Çünkü her iki genin kopyası mutasyona uğramış ve işlevsel olmayan proteinleri kodluyorsa bir etki yaratma olasılığı daha fazladır. Eğer genin normal bir kopyası mevcut ise, bu genin ürünü hücre döngüsünü engelleyecektir. (Bununla birlikte, ayrıca başat *p53* mutasyonlarının bulunduğu durumlar da mevcuttur.)

Kavram Kontrolü 18.1

1. Triptofan *trp* ko-repressörü bağlanarak, *trp* repressörünü aktifleştirir ve *trp* operonun transkripsiyonunu durdurur. *lac* uyarıcısının (allolaktoz) bağlanması, *lac* baskılayıcısını etkisizleştirir. Bunun sonucunda lac operonunun transkripsiyonu gerçekleşir. 2. Glukoz kıt olduğunda, cAMP CAP'a , CAP ta promotöre bağlanarak RNA polimerazın bağlanmasını sağlar. Bununla birlikte, laktoz bulunmadığında, baskılayıcı, operatöre bağlanarak RNA polimerazın promotöre bağlanmasını engeller. Bu nedenle, operon genleri transkripsiyona uğramaz. 3. Hücre, glukozun yokluğunda bile, sürekli olarak β-galaktozidazı ve diğer iki enzimi üretecek ve böylece boş yere hücrenin kaynaklarını kullanmış olacaktır.

Kavram Kontrolü 18.2

1. Histon asetillenmesi genel olarak gen ifadesi, buna karşılık DNA'nın metillenmesi ise genel olarak ifade eksikliği ile bağlantılıdır. 2. Genel transkripsiyon faktörleri bütün genlerin promotörlerindeki transkripsiyon başlatma kompleksinin bir araya toplanmasında iş görür. Özel transkripsiyon faktörleri, belirli bir gen ile bağlantılı kontrol elementlerine bağlanır. Bir kez bağlanınca, o genin transkripsiyonunu ya arttırır (aktivatörler) ya da azaltır (baskılayıcılar). 3. Üç genin, enhansırlarındaki kontrol elementlerinde bir ölçüde benzer ya da aynı dizilere sahip olması gerekir. Bu benzerlik nedeniyle, kas hücrelerindeki aynı özel transkripsiyon faktörleri, bu üç genin hepsinin enhansırlarına bağlanabilir ve koordineli bir şekilde onların ifadelerini uyarabilir. 4. mRNA'nın parçalanması, translasyonun düzenlenmesi, protein aktifleşmesi (örneğin, kimyasal olarak değişime uğratılarak) ve protein parçalanması. 5. Sarı aktivatörü (*YA*) kodlayan genin ifadesi, Şekil 18.6'da gösterilen basamaklardan birinde düzenlenmelidir. *YA* geni yalnızca karaciğer hücrelerinde transkripsiyona uğrayabilir. Çünkü *YA* geninin enhansırı için gerekli aktivatörler yalnızca karaciğer hücrelerinde bulunmaktadırlar.

Kavram Kontrolü 18.3

Hem miRNA'lar ve hem de siRNA'lar küçük, tek iplikli RNA'lardır. Bu RNA'lar protein kompleksleri ile birleşirler ve daha sonra eşleyici bir diziye sahip olan mRNA'lar ile baz çifti oluşturabilirler. Bu baz çiftleşmesi, ya mRNA'nın parçalanmasına yol açar ya da onun translasyonunu durdurur. Diğer proteinlerle birleşmiş olan bazı siRNA'lar belli bölgelerde tekrar kromatine bağlanabilirler. Bu bağlanma, transkripsiyonu etkileyen kromatin değişikliklerine neden olur. Hem miRNA'lar ve hem de siRNA'lar Dicer enzimi ile çift iplikli RNA öncüllerinden oluşturulurlar. Bütün miRNA'lar hücre genomundaki genler tarafından belirlenirler ve tek bir transkript bir ya da birden fazla çift iplikli saç tokası oluşturmak üzere kendi üstüne doğru katlanır. Bu çift ipliklerin her biri bir miRNA şeklinde üretilir. Bunun aksine, siRNA'lar, düz, çift iplikli RNA'nın daha uzun bir uzantısından kökenlenirler. Bu düz çift iplikli RNA bir virüs ya da araştırıcı tarafından hücreye yerleştirilebilir. Alternatif olarak, bazı durumlarda, hücredeki bir gen öncül moleküldeN bir RNA ipliği belirler ve daha sonra enzim tamamlayıcı ipliği sentezler. 2. mRNA varlığını sürdürecek ve translasyona uğrayarak hücre bölünmesini geliştiren proteinin oluşmasını sağlayacak ve olasılıkla hücre bölünecektir. Eğer bütünlüğü bozulmamış miRNA hücre bölünmesi için gerekliyse, bu hücrenin bölünmesi uygun olmayabilir. Kontrolsüz hücre bölünmesi organizmanın uygun işlev görmesini önleyen bir hücre kütlesinin (tümör) oluşuma yol açabilecektir. 3. *XIST* RNA etkisizleşecek olan X kromozomu üzerindeki *XIST* geninden transkripsiyonla oluşur. Daha sonra kromozoma bağlanır ve heterokromatinin oluşumunu uyarır. *XIST* RNA'nın bir anlamda heterokromatinin oluşumuna neden olan kromatin modifikasyon enzimlerini kullanması olası bir modeldir.

Kavram Kontrolü 18.4

1. Hücreler, embriyonun ilk gelişim evrelerinde farklılaşırlar; ergin bir organizmada, çok sayıda özelleşmiş hücre bulunur. 2. Alıcı hücrenin yüzeyindeki bir reseptöre bağlanarak ve bir sinyal iletim yolu başlatarak, gen ifadesini etkileyen ikincil mesajcılar ve transkripsiyon faktörlerini içine alarak. 3. Ürünleri, anne tarafından yumurta için yapılıp biriktirildiğinden embriyonun (sonunda da ergin sineğin) arka ve ön kısmının yanında, baş ve kuyruğun bulunduğu uçları belirler. 4. Alttaki hücre, sinyal moleküllerini sentezler; çünkü onları kodlayan gen aktifleşir. Bu, uygun transkripsiyon faktörlerinin genin enhansırına bağlandığı anlamına gelir. Bu özel transkripsiyon faktörlerini kodlayan genler de bu hücre tarafından ifade edilir. Çünkü bu genlerin açılmasını sağlayan transkripsiyon aktifleştiricileri bu hücrenin öncülünde ifade olurlar. Benzer bir açıklama, reseptör proteinleri ifade eden hücrelere de uygulanır. Bu senaryo yumurtanın özel bölgelerinde yerleşmiş, özel sitoplazmik belirleyicilerle başlar. Sitoplazmadaki bu belirleyiciler, kardeş hücrelere eşitsiz dağılmıştır. Bunun sonucunda hücreler farklı gelişimsel yolları izlerler.

Kavram Kontrolü 18.5

1. Bir hücre aşırı zarar gördüğünde apoptozisin sinyali *p53* proteini tarafından verilir. Dolayısıyla apoptozis, kansere katkı yapması olası bir hücrenin ortadan kaldırılmasında koruyucu bir rol oynar. Apoptotik yoldaki genlerdeki mutasyonlar apoptozisi durdurursa, bu tür bir zarara uğramış hücre bölünmeye devam edecek ve tümör oluşumuna yol açacaktır. 2. Bir birey, bir onkogeni ya da tümör baskılayıcı bir genin mutant allelini kalıtımla geçirdiğinde. 3. Bir protoonkogende kansere neden olan bir mutasyon çoğunlukla gen ürününü aşırı aktifleştirir. Buna karşılık tümör baskılayıcı bir gende kansere neden olan bir mutasyon gen ürününü işlevsizleştirir.

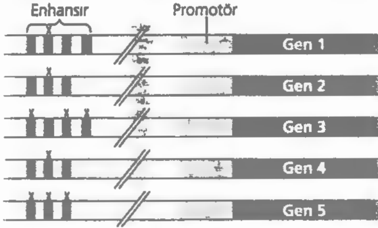
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

18.1 Bir korepressör ve bir uyarıcının her ikisi de küçük moleküldür. Bunlar bir operondaki baskılayıcı proteine bağlanarak baskılayıcının şeklini değiştirirler. Korepressör (triptofan gibi) söz konusu olunca, bu şekil değişikliği baskılayıcının operatöre bağlanmasını ve böylece transkripsiyonun durmasına neden olur. Bunun aksine, bir uyarıcı baskılayıcının operatörden ayrılmasına neden olur. Böylece transkripsiyonun başlamasını sağlar. **18.2** Transkripsiyon faktörlerinin girişi için kromatinin sıkıca yoğunlaşmaması gerekir. Uygun, özel transkripsiyon faktörlerinin (aktivatörler) genin enhansırındaki kontrol elementlerine bağlanması buna karşılık baskılayıcının bağlanmaması gerekir. DNA'nın kıvrılmayı sağlayan bir protein tarafından kıvrılması gerekir. Böylece aktivatörler mediyatör proteinlerle temas sağlar, ve promotör de genel transkripsiyon faktörleri ile bir kompleks oluşturur. **18.3** miRNA'lar bir proteinin amino asitlerini "kodlamaz"-asla translasyona uğramazlar. Her bir miRNA, saç tokası şeklinde RNA yapısından ayrılır ve Dicer tarafından tıraşlanır. Bundan sonra, ipliklerden bir parçalanırken diğeri bir kompleks oluşturmak üzere bir grup proteinle birleşir. Bu kompleksin eşle-

yici bir diziyle bir mRNA'ya bağlanması mRNA'nın parçalanmasına ya da translasyonunun durdurulmasına yol açar. Bu, gen düzenlenmesi olarak isimlendirilir. Çünkü işlevsel bir proteinin translasyonunu sağlayan belirli bir mRNA'nın miktarını kontrol eder. **18.4** İlk işlem, anne tarafından yumurtada özel bölgelere yerleştirilmiş mRNA'lar ve proteinler dahil, sitoplazmik belirleyicileri içerir. Hücre bölünmesinin erken evrelerinde yumurtada farklı bölgelerde oluşan hücreler farklı proteinlere sahip olacaklardır. Bu proteinler gen ifadesinin farklı programlarını yönetecekerdir. İkinci işlem, ilgili hücrenin, komşu hücreler tarafından salgılanan sinyal moleküllerine yanıt vermesini içerir. Yanıt veren hücrelerdeki sinyal yolu aynı zamanda genlerin ifadelerinde değişikliklere yol açar. Bu iki işlemin eşgüdümle çalışması sonucu, her hücresi gelişen embriyonun kendine özgü bir yol tutturmasını sağlar. **18.5** Bir proto-onkogenin protein ürünü çoğunlukla hücre bölünmesini uyaran bir yolda yer alır. Tümör baskılayıcı bir genin protein ürünü ise çoğunlukla hücre bölünmesini engelleyen bir yolda yer alır.

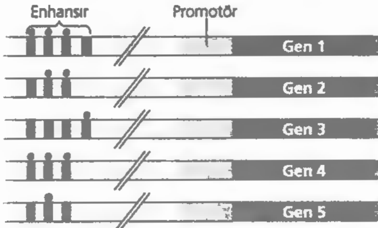
Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.d 2.a 3.a 4.a 5.c 6.d 7.c 8.e 9.b 10.b 11.a



Mor, mavi ve kırmızı aktivatör proteinleri bulunacaktır

b.



Yalnızca 4. gen transkripsiyona uğrayacaktır.

c.Sinir hücrelerinde, turuncu, mavi, yeşil ve siyah aktivatörlerin bulunması gerekir. Bu durumda, 1, 2 ve 4. genlerin transkripsiyonu aktifleştirilecektir. Cilt hücrelerinde, kırmızı, siyah, mor ve mavi aktivatörlerin bulunması ve böylece 3. ve 5. genlerin aktifleşmesi gerekir.

Bölüm 19

Şekil Soruları

Şekil 19.2 Beijerinck, etkenin filtreden geçmeyi başarmış bir toksin olduğuna karar verebilirdi ancak, o zaman giderek seyrelmesi gerekirdi. Bu durumda, enfeksiyonetkeninin çoğalamadığı sonucuna varırdı. **Şekil 19.4** Üst dik ok: Enfeksiyon. Sol üst ok: Çoğalma.Sağ üst ok: Transkripsiyon. Sağ orta ok: Tercüme. Aşağı sol ve sağ oklar: Kendi-birleşim. En alt orta ok: Çıkış. **Şekil 19.7** İçlerinde grip, kızamık ve kabakulak oluşturanların da olduğu herhangi bir tip V virüs. **Şekil 19.8** Hücre yüzeyinde HIVnin bağlandığı ana protein CD4 olarak adlandırılır.Ancak, HIV aynı zamanda bir "yardımcı algılayıcı"ya da gerek duyar ki, bu çoğunlukla CCR5 olarak adlandırılan bir proteindir. HIV, bu iki proteine birlikte bağlanır ve sonra hücre içine alınır. Araştırıcılar, bu gereksinimi, çok sayıda karşılaşmaya karşın HIV enfeksiyonuna dirençli bireyler üzerinde yaptıkları incelemeler sonucu fark etmişlerdir.Bu bireylerin CCR5 şifreleyen genlerindeki bir mutasyon, bu proteinin yardımcı algılayıcı olarak işlev görmesini engellemekte, bu nedenle HIV hücreye girememektedir.

Kavram Kontrolü 19.1

1. TMV helikal yapıdaki proteinlerce sarmalanmış tek molekül RNAdan oluşur. Grip virüsünün, her biri helikal yapıdaki proteinlerce sarmalanmış sekiz molekül RNAsı olup, TMV deki tek molekül RNAnın sarmalanması ile aynıdır. Bu virüsler arasındaki diğer bir fark da, grip virüsünün dışında zarf olup, TMVnin olmamasıdır. 2. T2 fajlarının Hershey-Chase deneyinde kullanılmaları iyi bir seçimdir zira, protein bir kılıfla sarılı bir DNAdan oluşurlar ve DNA ile protein, genetik bilgiyi taşımada en iyi iki aday makromoleküldür. Hershey ve Chase, her iki molekülü de radyoaktif olarak işaretlemeyi başarmışlar ve onları *E. coli* hücreleri T2 fajı ile enfekte olmuşken izleyebilmişlerdir. Enfeksiyon sırasında bakteri hücresine sadece DNA girmiş, yeni nesil fajlarda sadece işaretli DNA gözlenmiştir. Hershey ve Chase, fajın yeni bireyler oluşturmak amacıyla hücreyi yeniden programlaması için gerekli olan genetik bilgiyi DNAnın taşıması gerektiği sonucuna varmışlardır.

Kavram Kontrolü 19.2

1. Litik fajlar konakçı hücrenin sadece parçalanmasına yol açarken, lizogenik fajlar, konakçıyı parçalayabilir de, konakçının kromozomuna bağlanabilir de. Bu ikinci durumda, viral DNA (profaj), konakçı kromozomuyla birlikte eşlenmektedir. Belli durumlarda, profaj konakçı kromozomundan ayrılarak litik döngüyü başlatabilir. 2. Hem viral RNA polimeraz hem de Şekil 17.9daki RNA polimeraz, kalıp bir iplikçiği tamamlayan bir RNA molekülü sentezlerler. Ancak, Şekil 17.9daki RNA polimeraz, DNA çift sarmalındaki iplikçiklerden birini kalıp olarak kullanırken, viral RNA polimeraz kalıp olarak viral genomun RNAsını kullanmaktadır. 3. Çünkü, DNAyı RNA genomundan sentezler. Bu normal DNA→RNA bilgi akış yönünün tersi ("retro") dir. 4. Engellenebilecek çok sayıda basamak vardır: virüsün hücreye bağlanması, ters transkriptaz işlevi, konakçı hücre kromozomuna bağlanma, genom sentezi (bu durumda, bağlı olan provirüsten RNA transkripsiyonu), virüslerin hücre içinde yapımı ve hücreyi terk edişleri. (Hepsi değilse de, bunların birçoğu, HIV ile enfekte olmuş insanlara uygulanan tıbbi girişimlerin hedefleridir.)

Kavram Kontrolü 19.3

1. Mutasyonlar, daha önce bir karşılaşma olmuş olsa bile, bir hayvanın bağışıklık siteminin artık başa çıkamayacağı yeni virüs suşlarının ortaya çıkmasına yol açabilir; bir virüs bir türden başka bir konakçıya sıçrayabilir; ve ender rastlanan bir virüs, konakçı populasyonu daha az izole hale geçerse yayılma gösterebilir. 2. Yatay geçişte, bitkinin epidermisinde otoburlarca oluşturulan bir hasardan içeri giren bir virüs hastalık oluşturabilir. Dikey geçişte, bir bitki virüsü ya ebeveyninden ya da virüsle enfekte tohumlar yoluyla (eşeysel üreme) alır. 3. İnsanlar TMVnin konakçı sınırında olmadıklarından, bu virüsle hastalanmazlar.

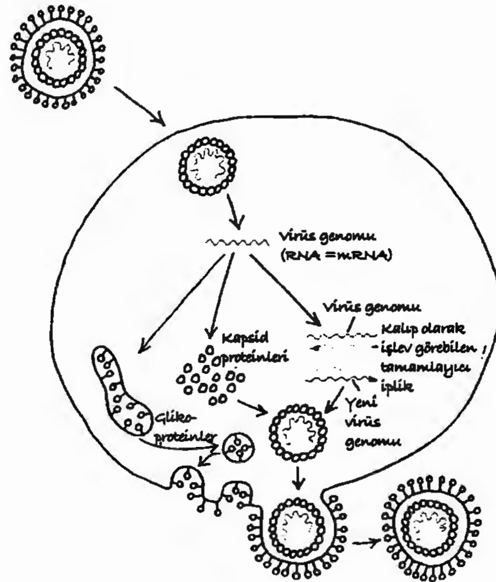
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

19.1 Virüsler, konakçı bir hücrenin dışında çoğalamadıklarından genellikle cansız kabul edilirler. Çoğalabilmek için tümüyle konakçının enzimlerine ve kaynaklarına bağımlıdırlar. **19.2** Tek iplikli RNA virüsleri, RNA kalıbı kullanarak RNA yapan bir RNA polimeraza gereksinim duyarlar. (Hücresel RNA polimeraz, RNAyı DNA kalıbı kullanarak sentezler.) Retrovirüslerin RNA kalıbından DNA sentezlemek için ters transkriptazlara gereksinimleri vardır. (İlk DNA iplikçiği sentezlendikten sonra, aynı enzim ikinci DNA iplikçiğinin sentezini yürütür.) **19.3** RNA virüslerindeki mutasyon oranı, DNA virüslerindekinden daha fazladır çünkü RNA polimerazın denetleme işlevi olmadığından eşleşmedeki yanlışlar düzeltilemez. Yüksek mutasyon oranı, RNA virüslerinin DNA virüslerinden daha hızlı değişime uğramasını, bunun da değişken konakçı sınırı ve konakçıların bağışıklık sistemlerinin üstesinden gelebilme özelliği kazanmasını sağlamaktadır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c 2. d 3. c 4. d 5. b

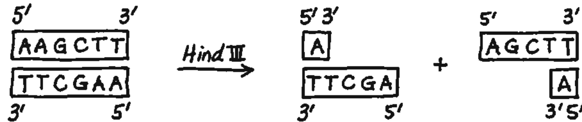
6. Aşağıda gösterildiği gibi, viral genom, kapsit proteinlerine ve zarf glikoproteinlerine tamalayıcı bir RNA kopyasının yapılmasından sonra değil, doğrudan tercüme edilmektedir. Ancak, tamamlayıcı bir RNA iplikçiği yine de yapılacak ve viral genomun yeni kopyalarında kalıp görevi yapacaktır.



Bölüm 20

Şekil Soruları

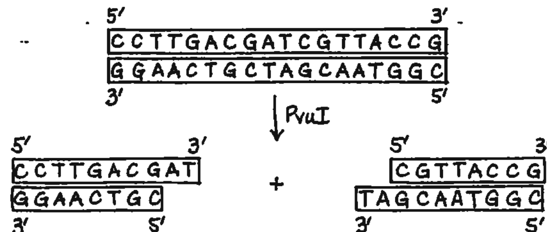
Şekil 20.3



Şekil 20.4 Hiç plazmid içermeyen hücreler büyüyebileceklerdir; bu koloniler beyaz olacaklardır. Çünkü bunlarda işlevsel *lacZ* genleri bulunmaz. **Şekil 20.10** Her bir hücre klonunu kültürde büyütünüz. Her birinden plazmidleri izole ediniz ve klonu yapmak için orijinal olarak kullandığınız restriksiyon enzimi ile kesiniz (bakınız Şekil 20.4). Her bir örneği elektroforezde yürütünüz ve yerleştirmiş olduğunuz DNA'yı jelin bantlarından geri kazanınız. **Şekil 20.16** Rekombinasyonun kullanıldığı krossingover rastgele bir olaydır. İki lokus arasında ortaya çıkan krossingover şansı bu lokusların arasındaki uzaklık arttıkça artar. SNP bilinmeyen ve hastalık yapıcı bir allelin hemen yanında yer alır ve bu nedenle SNP ve alleller arasında krossingover nadiren gerçekleşir. Bu nedenle SNP, belirli bir allelin varlığını gösteren genetik bir markördür. **Şekil 20.18** Sol üstte yer alan dört hücreli embriyodan aktarılmış olan çekirdeğe sahip yumurtaların hiçbiri bir kurbağa larvası oluşturmayacaktır. Ayrıca, bulgu, hangi çekirdeğin aktarıldığına bağlı olarak, farklılık gösterebilen kurbağa larvasının yalnızca bazı dokularını içerebilir. (Bu, bazı kurbağa yumurtalarında da görüleceği gibi, dört hücrenin birbirinden ayrı olduğunu söylemenin bazı yolları olduğunu varsayar.) **Şekil 20.22** Dönüştürülmüş iPS kullanarak hücreler, aynı riski taşımayacaklardır. Verici hücreler hastadan geleceğinden, mükemmel bir şekilde eşleşeceklerdir. Hastanın bağışıklık sistemi, o hücreleri kendi hücreleri olarak tanıyacak ve onlara saldırmayacaktır.

Kavram Kontrolü 20.1

1. DNA ipliklerinin kovalent şeker-fosfat bağları 2. Evet, *PvuI* molekülü kesecektir.



3. Bazı insan genleri bakteri plazmidi ile birleştirilmeyecek kadar büyüktür. Bakteri hücreleri RNA transkriptlerini mRNA transkriptlerine dönüştürme yollarına sahip değildir. cDNA kullanarak RNA'nın oluşturulmasına gerek duyulmasa bile, bakteri translasyon sonrası işlemi katalizyen enzim bulunmaz. Halbuki translasyon sonrası işlem pek çok insan proteinin uygun işlev görmesi için gereklidir. 4. Düz DNA moleküllerinin (bakınız Şekil 16.20) uçlarının kendini eşlemesi sırasında, bir RNA primeri, her bir yeni ipliğin ucunda kullanılır. RNA'nın DNA nükleotidleri ile yer değiştirmesi gerekir. Fakat DNA polimeraz yeni bir DNA ipliğinin 5' ucundan kesmeye başlayamaz. PCR sırasında, primerler daha önceden mevcut nükleotidlerden yapılmış primerlerdir. Bu nedenle değiştirilmeleri gerekmez- her bir yeni ipliğin bir kısmı olarak kalırlar. Bu nedenle, PCR sırasında replikasyonu sonlandırma sorunu yaşanmaz. Fragmentler her bir kendini eşlemede kısalmazlar.

Kavram Kontrolü 20.2

Herhangi bir restriksiyon (kesme) enzimi genomik DNA'yı pek çok yerinden kesecektir. Bu kesim sonucunda böylesi çok sayıda fragment oluşacaktır. Bu fragmentler jel elektroforezinden sonra boyanınca birbirinden ayrı bantlardan çok, leke şeklinde gözükecektir. 2. Southern blotting, Northern blotting ve mikrodizi analizinde, etiketli prob, eşleyici nükleik asit hibritleşmesine göre yalnızca özel hedef diziye bağlanır (Southern blotting ve mikrodizi analizinde DNA-DNA hibritleşmesi, Nortehrn blotting'de DNA-RNA hibritleşmesi). DNA'nın sekanslanmasında primer baz çiftleri, DNA sentezinin başlamasını sağlayacak şekilde eşleşirler. RT-PCR'da, primerlerin DNA karışımındaki kendi hedef dizileri ile baz çifti oluşturmaları gerekir. 3. Bir SNP, populasyonda değişiklik gösteren tek bir nükleotiddir. İki ya da daha fazla varyasyonu bulunabilir. Bir RFLP bir SNP'nin bir tipi olup, bir restriksiyon bölgesinde bulunur. Bir restriksiyon enzimi ile iki varyanta kesildiğinde restriksiyon fragmentinin uzunluğunda farklılığa neden olur. 4. Eğer bir leke yeşil ise, o lekenin temsil ettiği gen, yalnızca normal dokuda ifade olur. Eğer kırmızı ise, gen sadece kanserli dokuda ifade olur. Eğer sarı ise, gen her ikisinde de ifade olur. Ve eğer siyah ise, gen her iki doku tipinde de ifade olmaz. Kanserin oluşumu ile ilgilenen bir araştırıcı olarak, yeşil ya da kırmızı lekelerin temsil ettiği genleri çalışmak istiyorsunuz. Çünkü bu genler iki tip doku arasında ifade düzeyleri farklılık gösteren genlerdir. Bu genlerin bir bölümü kanser nedeniyle farklı ifade olabilir. Fakat diğerleri kanserin oluşumunda bir rol oynayabilir.

Kavram Kontrolü 20.3

1. Bağırsak hücresine ait çekirdekte kromatin modifikasyonunun durumu döllenmiş bir yumurtaya ait bir çekirdeğinkinden kuşkusuz çok farklıydı. Neden bu çekirdeklerden çok azı yeniden programlanabilmiştir. Bunun aksine, dört hücreli evredeki bir hücreye ait bir çekirdekte, kromatin döllenmiş bir yumurtanınkine çok daha benzeyecek ve bu nedenle doğrudan gelişim için çok daha kolay programlanabilecektir. 2. Hayır, çünkü ortamlarındaki gizli (belki de gizli olmayan) değişiklikler nedeniyle. 3. Bir insan iPS hücresini bir pankreas hücresine (olasılıkla hücredeki pankreasa özgü düzenleyici genlerin ifadesini uyararak) dönüştürmede kullanılabilen bir teknik olmalıdır. Havuç hücresi, çok daha fazla potansiyele sahiptir. Klonlama deneyi, tek bir havuç hücresinin ergin bir bitkinin bütün dokularını oluşturabildiğini göstermiştir. Diğer yandan, bir kas hücresi genetik programı nedeniyle her zaman bir kas hücresi olarak kalacaktır (o, farklılaşmanın sürmesini sağlayan *myoD* genini ifade etmektedir.) Kas hücresi diğer tamamen farklılaşmış hayvan hücreleri gibidir: Burada açıklanan yeni teknikler kullanılarak bir iPS hücresi olarak yeniden programlanmadığı sürece tamamen kendisi gibi farklılaşmaya devam edecektir. (Bunu başarmak çok zordur. Çünkü bir kas hücresi birden fazla çekirdeğe sahiptir.)

Kavram Kontrolü 20.4

1. Kök hücreleri kendilerini çoğaltmayı sürdüreceklerdir. 2. Herbisit direnci, zararlılara karşı direnç, tuzluluğa karşı direnç ve olgunlaşmanın gecikmesi 3. Hepatit A bir RNA virüsü olduğundan, RNA'yı kandan izole etmeniz ve üç yöntemden birini kullanarak bir RNA hepatitinin kopyasını yapmaya çalışmanız gerekir. İlki, RNA'yı bir jelde yürütünüz ve daha sonra hepatitin A genomu dizilerini eşleyen problar kullanarak Northern blotting yapınız. İkinci bir yaklaşım, kandaki RNA'dan cDNA yapmak için revers transkriptaz kullanmaktır. Bunun için, cDNA'yı jelde yürütün ve aynı probu kullanarak Southern blotting yapınız. Bununla birlikte, bu yöntemlerin hiçbiri RT-PCR kadar duyarlı olmayacaktır. RT-PCR'da kanın RNA'sının cDNA'ya transkripsiyonunu sağlamakta ve daha sonra hepatit A dizilerine özel primerler kullanarak cDNA'yı çoğaltmak için PCR kullanmaktasınız. Eğer daha sonra ürünleri elektroforezde yürütürseniz, bir bandın bulunuşu hipotezinizi destekleyecektir.

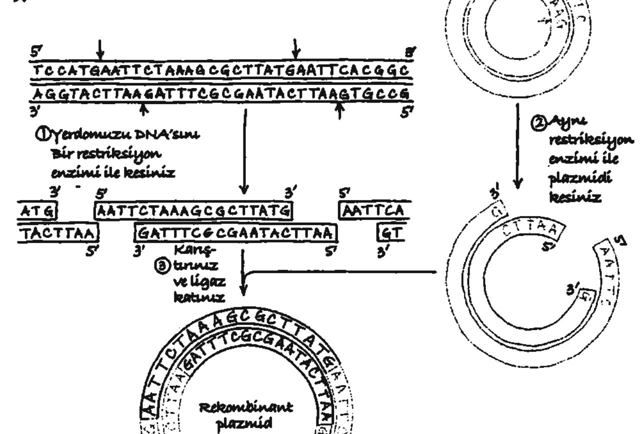
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

20.1 Bir plazmid vektörü ve klonlanmış yabancı bir DNA kaynağının her ikisi de aynı restriksiyon enzimi ile kesilir. Bunun sonucunda yapışkan uçları olan restriksiyon fragmentleri oluşur. Bu fragmentler, birlikte karıştırılır, birbirine bağlanır ve bakteri hücrelerine yeniden yerleştirilir. Bakteri hücreleri daha sonra ampisilin antibiyotiği üzerinde büyütülür. Plazmid, rekombinant klonların seçilmesini sağlayan iki gene sahiptir. İlki, yalnızca plazmidin içine alındığında hücrelerin büyümesini sağlayan ampisilin direnç genidir. İkincisi ise, gen bütünlüğünü koruduğunda mavi bir ürün oluşturan β-galaktozidaz genidir. Klonlama bölgesi bu genin içindedir. Dolayısıyla yalnızca rekombinant olmayan koloniler mavi olacaklardır. Rekombinant plazmidler beyaz kolonilerdeki hücrelerde bulunacaklardır. **20.2** Genlerin analiz edilmesi ve ifadesinde kullanılan çok sayıda teknik nükleik asit hibritleşmesini içerir: Southern ve Northern blotting, DNA sekanslama, PCR, *in situ* hibritleştirme ve DNA mikrodizi analizleri. Bir DNA molekülü ya da bir DNA ve bir RNA dizisi arasında baz çiftinin oluşumu bütün bu tekniklerde özel nükleik asit dizilerinin bulunması açısından anahtar özelliktedir. **20.3** Bir farenin klonlanması bir farklılaşmış bir fare hücresinden alınan bir çekirdeğin kendi çekirdeği uzaklaştırılmış bir fare yumurta hücresine aktarılmasını içerir. Yumurta hücresinin döllenmesi ve bu döllenmiş hücrenin bir taşıyıcı annede embriyo olarak geliştirilmesi çekirdeği veren fareninki ile kalıtsal olarak aynı olan bir farenin oluşmasını sağlar. Bu durumda, farklılaşmış çekirdek, yumurtanın sitoplazmasındaki faktörler tarafından yeniden programlanmıştır. Fare ES hücreleri, fare blastositlerinin iç kısmındaki hücrelerinden oluşmuştur. Dolayısıyla, bu durumda hücreler üreme ve gelişim işlemleri ile "doğal olarak" yeniden programlanır. (Klonlanmış fare embriyoları da ES hücrelerinin kaynağı olarak kullanılabilir.) iPS hücreleri farklılaşmış bir ergin fare hücresine ait embriyolar kullanılmaksızın oluşturulabilir. Bu, hücreye belirli transkripsiyon faktörlerinin eklenmesiyle yapılır. Bu durumda, transkripsiyon faktörleri hücrelerin plüripotent olmaları için yeniden programlanmaktadır. **20.4** İlki, hastalığa tek bir genin neden olması gerekir ve sorunun moleküler temeli anlaşılmalıdır. İkincisi, hastaya aktarılacak hücrelerin vücut dokuları ile bütünleşecek hücreler olmaları ve çoğalmaya (ve gerekli gen ürünü sağlamaya) devam etmeleri gerekir . Üçüncüsü, genin hücrelere güvenli bir şekilde yerleştirilmesi gerekir Çünkü bazı gen terapisi seanslarından sonuçlanan kanser vakası örnekleri bulunmaktadır (Bu, işlemin bir farede test edilmesini gerektirdiğini not ediniz; bunun dışında, güvenli bir vektörü belirleyen faktörler henüz iyi bilinmemektedir. Bu sorunu çözenlerden biri siz olabilirsiniz!)

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. c 3. b 4. c 5. d 6. b 7. a 8. c

9.

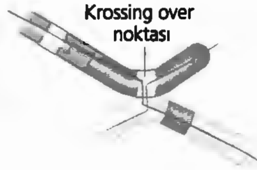


10. İnsan göz merceği hücreleri kullanarak cDNA kütüphanesi yapınız. Bu hücrelerin kristalin ile ilgili mRNA'nın çok sayıda kopyasını içermesi beklenmektedir.

Bölüm 21

Şekil Soruları

Şekil 21.3 Şekilde ikinci aşamadaki parçalar, Şekil 21.2'deki ikinci aşamadakiler gibidir. Fakat buradaki görece (birbirlerine göre) sıraları bilinmez ve sonradan bilgisayar yardımı ile belirlenecektir. Şekil 21.2'dekilerin sıralaması ise sekanslama olmadan önce tümüyle bilinebilmektedir. (Sıralamanın belirlenmesi daha uzun sürse de nihayi montaj işini daha kolaylaştırmaktadır.) **Şekil 21.9** Transpozon kopyalandığı yerden ziyade orjinal bölgesinden kopabilir. Bu yüzden şekilde, mobil transpozon ayrılmadan önceki orijinal DNA bölgesi gösterilmektedir. **Şekil 21.11** DNA'daki transkripsiyon bölümlerinden uzayan RNA transkriptleri, sağda sola nazaran daha uzundur. Bu RNA polimerazın soldan sağa doğru ilerlediği anlamına gelir.
Şekil 21.13



Şekil 21.14 Pseudogenler (yalancı genler) işlevsel değildir. Genin ürününü işlevsizleştiren ve ikinci kopyada meydana gelen bir mutasyon sonucu ortaya çıkmış olabilirler. Dur (durdurucu) kodonunun diziye eklenmesi gibi üretilecek amino asit içeriğini değiştirebilecek bir baz değişimi ya da genin ifadesini tamamen ortadan kaldırabilecek promotor bölgesindeki bir değişim gibi örnekler verilebilir. **Şekil 21.15** Diyelim ki, EFG genindeki belirtilen EFG ekzonunun solundaki intronda bir transpozon elemanı (TE) olsun. Aynı TE, fibronektin geninin F ekzonunun sağındaki intronda da bulunsun. Mayoz rekombinasyonu esnasında bu TE'ları, homolog kromozomların kardeş olmayan kromatidleri arasında Şekil 21.13'deki gibi yanlış eşleşmelere neden olabilir. Bir gen F ekzonunun yanında EFG ekzonu ile sonlanabilir. Eşleşmede meydana gelen hatalar gelecek nesillerde bu ekzonların genin geri kalanından ayrılıp tek ya da duplike olmuş K ekzonuna yerleşmesine neden olabilir. Genelde, intronlarda ve genler arasında bulunan tekrar dizileri bu tipteki yanlış eşleşmelere ve dolayısı ile yeni ekzon kombinasyonlarının oluşmasına yol açabilmektedir. **Şekil 21.17** Bildiğiniz gibi şempanzeler konuşamaz ama insan konuşabilir. Bu yüzden, insan ve şempanzedeki FOXP2 proteininin doğal tipinde kaç amino asit farklılığı olduğunu ve bu farkın proteinin işlevini etkileyip etkilemediğini bilmek isteyebilirsiniz. (Metnin ilerisinde belirttiğimiz gibi sadece iki amino asit farkı var.) Bu gendeki mutasyonların insanda ciddi lisan bozukluklarına sebep olduğunu biliyorsunuz. İnsandaki bu mutasyonları kontrol ederek bunların, şempanzedeki farklılıkların yarattığı aynı etkiyle mi gen ürünü amino asit dizisindeki değişime sebep olduğunu bilmek isteyebilirsiniz. Eğer öyleyse, bu amino asitler, proteinlerin lisan konusundaki işlevinde çok önemli bir rol oynamaktadır. Daha da ileri giderek, fare ve şempanzedeki FOXP2 proteinleri arasındaki farklılıkları analiz edebilirsiniz. Şunu sorabilirsiniz: Bunlar arasındaki benzerlik insan ile şempanze arasındakinden daha mı fazla? (Şempanze ile fare arasında tek bir amino asit farklılığı olduğundan, şempanzedeki proteinlerin farelerdekine daha çok benzediği, hatta insan ile fare arasında üç amino asit farklı olduğundan insandaki proteinin farelerdekine en az benzer olduğu bulunmuştur.)

Kavram Kontrolü 21.1

1. Linkaj haritalarında genler ve diğer markörler kendi aralarında düzenlenir ve sadece kendi aralarındaki mesafe bilinir. Fiziksel haritalarda ise baz çifti seviyesinde, markörler arasındaki gerçek uzunluklar bilinir. 2. İnsan Genom Projesinde kullanılan üç aşamalı yöntem, linkaj haritalama, fiziksel haritalama ve daha önce birbirlerine göre sıraları belirlenmiş örtüşen parçaların dizilerinin okunması şeklindeki aşamaları içerir (bakınız Şekil 21.2). Bütün-genom shotgun yaklaşımında linkaj haritalama ve fiziksel haritalama aşamalarını elenmiş, onların yerine, pek çok kesici enzim ile oluşturulmuş küçük parçalar sekanslanıp, örtüşen parçaları tanımlayan bilgisayar programları yardımı ile düzenlenirler (bakınız Şekil 21.3).

Kavram Kontrolü 21.2

1. İnternet, GenBank gibi veri tabanlarının ve BLAST gibi yazılımların merkezileşip ücretsiz olarak erişilebilir olmasını sağlamıştır. Tüm verinin merkezi bir veri tabanında olması ve buna da internetten kolaylıkla erişim sağlanması, farklı veriler ile çalışan araştırmacıların yapabileceği olası hataları azaltmaktadır. Araştırmacıların her birinin kendilerine özgü ayrı yazılım programları ile çalışmalarından ziyade bu şekilde hepsinin aynı programları kullanması sayesinde bilimsel süreç daha kolay hale gelmiştir. Bu, verilerin yayılma hızını da artırarak oluşabilecek hataların da zaman içinde kolaylıkla düzeltilmesine imkan tanımaktadır. Bunlar kısaca belirtilebilecek birkaç cevap. Sizler daha da fazlasını bulabilirsiniz. 2. Kanser, pek çok etken nedeniyle ortaya çıkan bir hastalıktır. Tek bir gene ya da tek bir bozukluğa odaklanmak, kanseri ve çalışılan geni etkileyen diğer etkenleri ıskalamaya neden olabilir. Pek çok etkeni aynı anda hesaba katan sistem yaklaşımı, kanserin sebeplerini anlamada ve buna karşı yararlı tedavi yöntemleri geliştirmede öncülük edecek gibi gözükmektedir. 3. Transkripsiyon ürününün bir kısmını intronlar oluşturur. Geri kalanlar mikroRNA (miRNA) gibi küçük RNA parçaları şeklindeki kodlanmayan RNA'ya transkripte edilmiştir. Bu RNA'lar gen ifadesini, translasyonu engelleyerek, mRNA'da bozulma meydana getirerek, promotora bağlanıp transkripsiyonu durdurarak ya da kromatin yapısını yeniden şekillendirerek düzenler. Geri kalanların işlevi henüz bilinmemektedir. 4. Genom kapsamlı ilişkilendirme çalışmaları sistem biyolojisi yaklaşımını kullanır ve bu yolla, tek nükleotid polimorfizmi (SNP) gösteren durumların, kalp ya da diyabet gibi hastalıklarla bağlantısını ele alır ve hani hastalığın hangi SNP örüntüleri ile ilgisinin olduğunu araştırır.

Kavram Kontrolü 21.3

1. RNA transkriptlerinin seçenekli splayzı ve translasyon-sonu polipeptid işlenmesi. 2. "Published Complete Genomes" bağlantısına tıklayarak tamamlanmış genomlarının sayısına ulaşabilirsiniz. "ongoing genomes" ve "in progress" seçenekleri size bakteri, arke ve ökaryotlara ait şekilleri ve devam eden çalışmaların sayısını sunar. Son olarak her bir domaindeki tamamlanmış genomlar için "Published Complete Genomes" sayfasının en tepesine bakın. (*Not*: "Size" kolonuna tıklarsanız tablo genom büyüklüklerini gösterecek şekilde yenilenir. Aşağı doğru inerek incelediğinizde üç domaindeki görece genom boyutları hakkında bilgi edinirsiniz. Unutmayın, hepsi içinde yine de en fazla sayıda sekanslanmış genom bakterilerinki.) 3. Prokaryotlar genelde ökaryot hücrelerinden küçüktürler ve ikiye bölünerek çoğalırlar. Bunlardaki hızlıca hücrelerin çoğalması için gerekli adaptasyonlar doğal seçilimi içeren evrimsel sürecin onlara kattığı avantajlardır. Ne kadar hızlı DNA'larını eşleyip bölünürlerse o kadar çok populasyonda baskın olabilirsin. Ayrıca ne kadar küçük bir DNA'ya sahipsen o kadar da çabuk ürersin.

Kavram Kontrolü 21.4

1. Memelilerde gen sayısı daha yüksektir ve kodlanmayan gen miktarı da daha fazladır. Ayrıca intronların bulunması yüzünden memeli genleri, genelde, prokaryotlarınkinden büyüktür. 2. Kopyala-yapıştır transpozon mekanizmasında ve retrotranspozisyonda. 3. rRNA gen ailesinde, uzun ardışık tekrar dizilerinde üç farklı RNA tipi ürünü için aynı transkripsiyon ürünleri bulunur. Büyük miktardaki rRNA gen kopyaları, organizmanın aktif protein sentezi yapması için gerekli ribozomlara yetecek miktarda rRNA üretilmesine yararken, bir transkripsiyon birimi, üretilen farklı rRNA moleküllerinin görece doğru miktarlarını ayarlar. Her bir globin gen ailesi birbirinin aynı olmayan az miktardaki geni barındırmaktadır. Bu genler tarafından üretilen globin proteinleri, organizmanın farklı yaşam döneminde kullanabileceği hemoglobin tiplerinin üretilmesini sağlamaktadır. 4. Ekzonlar, ekzon olarak sınıflandırılabilir (%1,5); uç kontrol elemanlarını taşıyan enhensır (teşvik edici - hızlandırıcı) bölgeler, proksimal kontrol elemanlarını barındıran promotora yakın bölgeler ve promotorun kendisi regülatör (düzenleyici) diziler olarak sınıflandırılabilir (%5); intronlar ise intronlar olarak sınıflandırılabilir (%20).

Kavram Kontrolü 21.5

1. Mayoz hatalı gerçekleşmişse, tüm genomun iki kopyası da bir hücrede kalabilir. Mayozda, krossing over sırasında gerçekleşen hatalar neticesinde bir parça duplike olurken diğeri delesyona uğrayabilir (kopabilir). DNA kopyalanması sırasında kalıp iplikçikte meydana gelen bir patinaj (slippage) duplikasyona neden olabilir. 2. Mayoz sırasında, her iki gen kopyası arasında krossing overda meydana gelen bir hata nedeniyle ekzonun duplikasyonuyla sonuçlanabilir. Sıklıkla rastlanabilen bu durumda bazen belirli bir ekzona ait çoklu kopyalar oluşabilir. 3. Genoma serpiştirilmiş durumdaki homolog yer değiştirebilir elemanlar, farklı kromozomlar arasında meydana gelebilecek rekombinasyon noktalarını oluşturırlar. Bu bölgelerin kodlayıcı ya da düzenleyici diziler arasına girmesi bazen gen ifadesini değiştirebilir. Yer değiştirebilen elemanlar genleri de kendileriyle birlikte taşıyabilir ve böylelikle genlerin yayılımına ve farklı ifade biçimlerine katkı sağlayabilir. Yer değiştirme sırasında ekzonun bir gen içine eklenmesiyle, ekzon karılması tipinde bir değişim sağlanabilir ve böylelikle üretilen bir protein için işlevsel bir farklı domain üretimi gerçekleşebilir. (Tüm bu gerçekleşen durumların kalıtılabilmesi için üreme hücrelerinde gerçekleşmeleri gereklidir.) 4. Bu inversiyona sahip olanların daha çok dişi doğma ihtimali arttığından, bazı avantajları vardır. Bunun populasyonda kalması ve yayılması beklenebilir. (Gerçi, araştırmacıların elde ettiği kanıtlar bunun populasyondaki oranının arttığını gösteriyor olsa da, bu konudaki ayrıntılı bilgiyi bir sonraki ünitedeki populasyon genetiği konusunda öğreneceksiniz.)

Kavram Kontrolü 21.6

1. Hem insan hem de makak maymunları primat olduğuna göre, genomlarının makak ile fare genomuna oranla daha benzer olması beklenir. Fare soy hattı, primat soy hattının insan ve makak şeklinde ayrılmasından çok önce ayrılmıştır. 2. Homeotik genler, bunların düzenlenmesine yardımcı olan ve homeotik gen ürünlerinin etkileşimlerini belirleyen homeotik olmayan dizilerden farklıdır. Homeotik olmayan diziler iki organizmada da farklıdır ve bu yüzden iki organizmanın homeobox genlerinin ifadeleri farklı sonuçlanır. 3. İnsan genomundaki *Alu* elemanları yer değişimine bazı nedenlerden dolayı çok daha yatkın olmuştur. Yüksek miktarda bulunmaları, daha fazla rekombinasyon hatasına ve o da insanda daha fazla farklı duplikasyona neden olmuş olabilir. Genomlarda meydana gelen farklılaşmalar, kromozomlardaki farkı meydana getirerek yavaş yavaş bu türler arasında verimli döl oluşumunu engelleyecek noktaya gelmiş olabilir ve bu iki tür zamanla bu yüzden ayrışmış olabilir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

21.1 Bütün genom shotgun yaklaşımı, ilk insan genomunun dizi analizi için çok daha az zaman gerektirir. Her ne kadar, genom konsorsiyumunun kullandığı üç aşamalı yaklaşımının bazı bölümlerinde üretilen verilere kısmen ihtiyaç duysa da, bu yaklaşım, daha fazla emek gerektiren üç aşamalı yaklaşımdan çok daha etkin ve hızlıdır. Bu yaklaşımın geliştirilmesinde bilgisayar teknolojisindeki gelişmeler belirgin rol oynamıştır. **21.2** En çarpıcı bulgu, çalışmış olan insan genomunun %90'ından fazlasının transkribe edildiği ve bundan üretilen RNA'ların fonksiyonlarının henüz bilinmediğidir. Proje diğer türleri de içine alacak şekilde genişletilerek bu bilinmeyen DNA elemanlarının işlevlerinin aydınlatılma-

sında farklı türlerin genomlarının analizi aydınlatıcı olabilmektedir. **21.3** (a) Genel olarak bakteriler ve arke üyeleri ökaryotlara göre daha küçük ama daha yoğun bir genoma sahiptir. (b) Ökaryotlar arasında genom büyüklüğü ile fenotip arasında sistematik bir ilişki yoktur. Gen sayısı her zaman genom büyüklüğüne oranla beklenenden azdır, bu da gen yoğunluklarının büyük genomlarda her zaman daha düşük olduğunu gösterir. (Buna en iyi örnek: İnsan.) **21.4** Yer değiştirebilen elemanlar ile ilişkili diziler genomda bir yerden bir diğerine hareket edebilir ve kendi kendilerinin kopyasını oluşturabilirler. Bu yüzden genomda hatırı sayılır bir yüzdeyle bulunmaları sürpriz olmadığı gibi bu oran evrimsel süreçte artabilir de. **21.5** Tür içinde kromozomların yeniden düzenlenmeleri bazı bireylerin farklı kromozom düzenlerine sahip olmasına neden olur. Bu bireylerin her biri mayoz geçirip üreme hücresi üretebilir ve bunların üremesiyle farklı kromozom düzenlemesine sahip canlı döller oluşabilir. Ancak bu yavruların mayozları sırasında, ana ve babadan gelen kromozomlar eşleşmeyip tam kromozom takımları oluşmayabilir. Çoğunlukla böyle bir gametten oluşan zigotlar yaşayamaz. Bu yüzden yeni türü oluşturacak tipteki değişimler, ancak kromozomların benzer şekilde düzenlemesi ile mümkün olabilir. **21.6** İki yakın akraba türün genomlarının karşılaştırılması yakın zamandaki evrimsel olaylar hakkında bilgi verici olabilir. Hatta bu türlerin ayrışmasına neden olan karakterler hakkında bile bilgi verebilir. Uzak akraba türlerin genomlarının karşılaştırılması ise bize çok uzun zaman önceki evrimsel olaylar hakkında bilgi vericidir. Örneğin bunlardaki ortak genler, bu iki tür ayrılmadan çok önce ortaya çıkmış olmalıdır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c **2.** a **3.** a **4.** c

5.

1. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
2. ATETI...PKSSE...TSSTT...NARRD
3. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
4. ATETI...PKSSD...TSSNT...SARRD
5. ATETI...PKSSD...TSSTT...NARRD
6. VTETI...PKSSD...TSSTT...NARRD

(a) 1, 3 ve 5. sıralar C, G ve R türleridir. (b) 4. sıra insana aittir. (c) 6. sıra orangutana aittir. (d) Fare ile C, R, G türleri arasında tek bir amino asit farkı (ikinci sırada farede E varken ötekilerde D) vardır. İnsan ve fare arasında üç amino asit farkı (farede E, T, N varken insanda D, N, S) vardır. (e) Fare ile C, R, ve G türlerinin birbirlerinden ayrıldığı 60-100 milyon yıllık süreçte tek bir amino asit farklılığı evrimleşmişken, insan ile şempanze arasında ayrıldıkları yaklaşık 6 milyon yıllık sürede iki aminoasit farklığı oluşması oldukça şaşırtıcıdır. Bu *FOXP2* geninin insan soyunda, diğer soylara nazaran daha hızlı evrimleştiğini gösterir.

Bölüm 22

Şekil Soruları

Şekil 22.6 Kaktüs yiyici, tohum yiyiciye daha yakın akrabadır; Şekil 1.22, onlar, kaktüs yiyicinin böcek yiyici ile paylaştığı atadan daha yakın ortak atayı (tohum yiyici) paylaşırlar. **Şekil 22.8** 5.5 milyon yıldan daha fazla önce. **Şekil 22.12** Bu peygamberdevelerinin renkleri ve vücut formları, onların çevreleriyle kaynaşmasına izin verir ve canlıların çevrelerindeki yaşama çok mükemmel bir şekilde nasıl uyum gösterdiklerine ilişkin örnek oluşturur. Peygamberdeveleri, aynı zamanda, diğerleriyle (ve diğer tüm peygamberdeveleriyle) altı bacak, yakalayıcı ön üyeler ve büyük gözler gibi özellikleri de paylaşır. Paylaşılan bu özellikler, canlılar hakkındaki diğer anahtar gözlemi göz önüne serer: ortak atadan gelme nedeniyle oluşmuş yaşam birliği. Ortak atadan gelen bu peygamberdeveleri, zaman içerisinde dallandıklarında, onların bulundukları farklı ortamlardaki yaşama çok iyi bir şekilde uyum sağlamasını sağlayan farklı adaptasyonları biriktirmiştir. Sonunda bu farklılıklar, yeni tür oluşumunu sağlamaya yetecek kadar büyük olmuştur; böylece, canlılarda gözlenen büyük çeşitliliğe katkı yapmıştır. **Şekil 22.13** Bu sonuçlar, bitki türü ya da diğeri üzerinde yumurta evresinden yetiştirilenlerin, erginde konak için uygun uzunlukta gaga oluşumuyla sonuçlanmadığını göstermiştir; bunun yerine, ergindeki gaga uzunluklarının, özellikle, yumurtaların alındığı populasyonlar tarafından saptandığını göstermiştir. Balon asması üzerinde beslenen populasyondan alınan yumurta, büyük olasılıkla uzun gagalı ebeveyne sahipken, sarısalkım ağacı populasyonu üzerinde beslenen populasyondan alınan yumurta, büyük olasılıkla kısa gagalı ebeveyne sahip olacaktır. Bu sonuçlar, gaga uzunluğunun kalıtılan bir özellik olduğuna işaret etmektedir. **Şekil 22.14** Her iki strateji de, *S. aureus*'un yeni ilaca karşı direnç kazanması için geçecek süreyi uzatmalıdır. Eğer *S. aureus*'a zarar veren ilaç, diğer bakteriler için zararlı olmazsa, doğal seçme, diğer türlerdeki ilaç dirençliliğini desteklemeyecektir. Bu, *S. aureus*'un diğer bakterilerden dirençli gen elde etme şansını azaltacaktır -böylece direncin gelişimi yavaşlayacaktır. Benzer şekilde, çoğalmayı yavaşlatan fakat *S. aureus*'u öldürmeyen bir ilaca karşı direnç için seçilim, *S. aureus*'u öldüren bir ilaca karşı olan seçilimden çok daha zayıftır – yine, direncin gelişimi yavaşlayacaktır. **Şekil 22.17** Bu evrimsel ağaca göre, timsahlar, kertenkelelerden daha çok kuşlara yakın akrabadır; çünkü onlar, kuşlarla (ata ❺) kertenkelelerden (ata ❹) daha yakın zamandaki ortak atayı paylaşırlar. **Şekil 22.20** İlk olarak arka üye yapısı değişmiştir. *Rodhocetus*, balina kuyruğu gibi kuyruğu yoktur; fakat, pelvik kemikleri ve arka üyeleri, bu kemiklerin *Pakicetus*'daki biçimi ve düzenlenişi bakımından önemli ölçüde değişmiştir. Örneğin, *Rodhocetus*'da pelvis ve arka üyeler suda palet şeklinde hareket ettirmek için yöneldiği görülmektedir; oysa *Pakicetus*'dakiler yürümek için uyum sağlamıştır.

Kavram Kontrolü 22.1

1. Hutton ve Lyell, geçmişte olmuş olayların, günümüzde işleyen aynı süreçler nedeniyle meydana gelmiş olduğunu önerdi. Bu ilke, Dünya'nın yaşının o dönemde geniş ölçüde kabul edilen birkaç bin yıldan daha fazla olması gerektiğini ileri sürmüştür. Hutton ve Lyell'in jeolojik değişimlerin tedrici olduğu şeklindeki görüşleri, küçük değişikliklerin zamanla birikip sonuçta fosil kayıtlarda belgelenmiş olan daha büyük değişikliklere yol açabileceği konusunda Darwin'e fikir vermiştir. Bu kapsam içerisinde, Darwin, Dünya çok yaşlı olmadıkça evrimleşmenin olması için yeterli zamanın nasıl olacağı konusunu göz önüne getiremediğinden, Dünya'nın yaşı onun için önemliydi. **2.** Bu kriterlerle, hem fosil kayıtlarla ilgili Cuvier'in açıklaması ve hem de Lamarck'ın evrimle ilgili hipotezi, bilimseldir. Cuvier, türlerin zaman içerisinde evrimleşmediğini düşündü. O, aynı zamanda tufan hipotezini ileri sürerek ortadan kalkma olayların ekseriyetle bölgesel alanlarla sınırlı kaldığını ve bu bölgelere başka alanlardan göç eden farklı tür grupları tarafından bölgenin daha sonradan yeniden populasyonlandırıldığını ileri sürdü. Bu savlar, fosil kayıta karşı test edilebilir; türlerin evrimleşmediği şeklindeki onun bu savının yanlış olduğu bulunmuştur. Lamarck'a gelince onun kullanma ve kullanmama prensibi, balinanın ataları gibi yeni bir habitata uyum sağlamış grupların fosilleri için test edilebilir tahminler yapmada kullanılabilir. Lamarck'ın kullanma ve kullanmama prensibi ve onunla bağlantılı olan kazanılmış karakterlerin kalıtımı, doğrudan yaşayan canlılar kullanılarak test edilebilir (bu prensiplerin yanlış olduğu saptanmıştır).

Kavram Kontrolü 22.2

1. Canlılar, ortak ataları paylaştığından dolayı, karakterleri paylaşırlar (yaşam birliği); atalarından köken alan canlılar, farklı ortamlara uyum sağladıklarında, gittikçe atalarından farklılaşmaya başlarlar ve tekrar tekrar yeni türler meydana gelir, bu nedenle canlılar arasında büyük çeşitlilik söz konusudur. **2.** Fosil memeli türü (ya da onun ataları), büyük olasılıkla Güney Amerika'daki And dağlarında kolonize olmuştur, oysa, günümüzde Afrika dağlarında bulunan memelilerin ataları, Afrika'nın diğer kısımlarında yer alan dağlarda kolonize olmuştur. Sonuç olarak, And dağları fosil türleri, Afrika memelilerine göre Güney Amerika memelileriyle daha yakın ortak atayı paylaşır. Böylece, fosil memeli türü, birçok özelliği bakımından büyük olasılıkla, Afrika dağlarında yaşayan memelilerden daha çok Güney Amerika ormanında yaşayan memelilere daha fazla benzerlik gösterecektir. Bununla birlikte, fosil memeli türü, konvergent evrim nedeniyle (birbirleriyle sadece uzaktan akraba olsalar bile) Afrika dağlarında yaşayan memelilere benzerlik gösterebilir. **3.** Doğal seçme tarafından beyaz fenotip (*pp* genotipi tarafından kodlanır) korunmaya devam ettiği sürece, *p* allelinin frekansı muhtemelen zamanla populasyon içerisinde artacaktır. Açıklama, eğer beyaz renkli bireylerin mor renkli bireylere göre frekansı artacak olursa çekinik *p* allelinin frekansı, sadece mor renkli bireylerde bulunan *P* allelinin frekansına göre artış gösterecektir (bu bireylerin bazıları aynı zamanda *p* alleli de taşır) şeklinde olacaktır.

Kavram Kontrolü 22.3

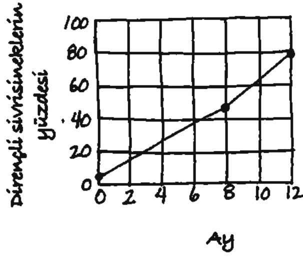
1. İlaç gibi çevresel bir faktör, ilaç direnci gibi yeni bir özellik yaratmaz; ancak, populasyonda mevcut olan özellikler arasından bu özelliğin seçilmesini sağlar. **2.** (a) Değişik işlevlerine karşın, farklı memelilerin ön üyesi, yapısal olarak birbirine benzerdir; çükü onların hepsi, ortak atada bulunan yapının değişikliğe uğramasıyla ortaya çıkmıştır. (b) Konvergent evrim: Şeker planör ve uçan sincap arasındaki benzerlik, canlıların farklı atalan olmasına karşın benzer ortamların benzer özellikleri seçtiğine işaret etmektedir. **3.** Dinozorlar ortaya çıktığı dönemde, Dünya'nın kütlesi Pangaea denen tek bir büyük kıta şeklindeydi. Dinozorların birçoğu iri ve hareketli olduğundan dolayı, bu grubun ilkin üyelerinin Pangaea'nın birçok farklı yerinde yaşamış olması olasıdır. Pangaea parçalara bölündüğünde, bu hayvanların fosilleri, içinde yer almış oldukları kayalarla birlikte hareket etmiş olacaktır. Sonuç olarak, ilkin dinozor fosillerinin geniş bir coğrafik yayılışa sahip olacağını tahmin edebiliriz (bu tahmin onaylanmıştır).

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

Kavram 22.1 Darwin, değişiklik taşıyan soyların yavaş yavaş değişim geçirmiş olduğunu düşünmüştür. Dünya'nın yaşı, onun için önemlidir; çünkü eğer Dünya birkaç bin yıl yaşa sahip olsaydı (geleneksel olarak kabul edildiği gibi) büyük evrimsel değişiklikler için yeterli zaman olmayacaktı. **Kavram 22.2** Tüm türler, çevrenin destekleyebildiğinden daha fazla sayıda yavru meydana getirme potansiyeline sahiptir (aşırı üreme). Bu, Darwin'in "hayatta kalmak için mücadele" adını verdiği olayın var olduğunu doğrulamaktadır; çünkü bu mücadelede yavruların birçoğunun yendiği, açlıktan öldüğü, hastalandığı ya da çeşitli nedenlerden dolayı üreyemediği ortaya çıkmaktadır. Bir populasyonun üyeleri, kalıtılabilir bir dizi varyasyon sergilemektedir; bu varyasyonlardan bazıları, kendilerini taşıyan bireylere diğer bireylere göre daha fazla miktarda yavru üretme yeteneği vermektedir (örneğin, bu varyasyonları taşıyanlar, avcılardan daha etkin bir şekilde kaçabilir ya da çevrenin fiziksel koşullarını karşı daha hoşgörülü olabilirler). Zaman içerisinde, avcılar, besin yokluğu ya da çevrenin fiziksel koşulları gibi faktörlerden kaynaklanan doğal seçme, populasyonda bulunan elverişli özelliklere sahip bireylerin oranını artırabilir (evrimsel uyum). **Kavram 22.3** Balinaların karasal memelilerden köken almış olduğu ve çift toynaklılar ile yakından akraba olduklarına ilişkin hipotez, çeşitli kanıtlarla desteklenmektedir. Örneğin, fosiller, karasal memelilerden türemiş olan hayvanlardan beklendiği üzere, ilkin balinaların arka üyelere sahip olduklarını belgelemektedir; bu fosiller, aynı zamanda, balina arka üyelerinin zamanla körelmiş olduğunu göstermektedir. Diğer fosiller, ilkin

balinaların, sadece çift toynaklılarda rastlanan ayak bileği kemiği tipine sahip olduğunu göstermektedir; bu durum, çift toynaklıların, balinalarla en yakın akraba karasal memeliler olduğuna ilişkin kuvvetli kanıt sağlamaktadır. DNA sekansı verileri de çift toynaklıların, balinalarla en yakın akraba karasal memeliler olduğuna işaret etmektedir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz
1.b 2. d 3. d 4. c 5.a
7. (a)



(b) DDT'ye karşı dirençli olan sivrisineklerin yüzdesindeki hızlı yükselişin nedeni, diğer bazı sivrisineklerin yapamadığını DDT'ye dirençlilik göstererek yaşamını sürdürmeyi ve üremeyi başaran sivrisineklerin doğal seçilimi olmuştur. (c) DDT dirençliliğinin ilk görüldüğü yer olan Hindistan'da doğal seçme, zaman içerisinde dirençli sineklerin frekansının artışına neden olmuş olacaktır. Eğer daha sonra, dirençli sinekler Hindistan'dan dünyanın başka yerlerine taşınacak olursa (örneğin, rüzgarla, uçaklarla, trenlerle ya da gemilerle), DDT direncinin frekansı oralarda da artacaktır.

Bölüm 23

Şekil Soruları
Şekil 23.8 Tahmin edilen frekanslar %36 $C^R C^R$, %48 $C^R C^W$ ve %16 $C^R C^W$. **Şekil 23.12** Her iki populasyonda da lokal hayatta kalma oranı artmalıdır. Böylesi bir artış, ana karadan merkezi populasyona gen akışı daha yüksek olacağından merkezi populasyonda doğmuş olan kuşlarda daha hızlı olarak gerçekleşecektir. **Şekil 23.13** Yönlendirilmiş seçilim. Sarısalkım ağacı, balon asmasına göre daha küçük meyveleri vardır. Yani, sarısalkım ile beslenen *Jadera haematoloma* populasyonlarında avantaj kısa gagalı olanlardadır ve bunun sonucunda kısa gaga uzunluğu şeklinde yönlendirilmiş bir seçilim meydana gelmektedir. **Şekil 23.16** SC ve LC erkeklerinin spermlerinin tek bir dişinin yumurtaları ile çaprazlanması, her iki yavru grubu anne ile ilgili aynı katkıyı sağlayacağından, araştırmacıların erkeklerin bir sonraki jenerasyona katkısını direkt olarak gözlemleyebilmelerini sağlamıştır. Erkeğin etkisinin korunması araştırmacıların SC ve LC erkeklerinin genetik açıdan farklılıkları ile ilgili sonuçlara varmasını sağlamıştır. **Şekil 23.18** Araştırmacılar her fenotipi bulunduran ve döl veren ergin populasyonda başarılı bir şekilde üreyen erginlerin yüzdesini ölçebilmişlerdir. Seçilim ile hangi fenotipin seçildiği bu yaklaşım göreli uygunluğunun belirlenmesi için yeterli bir indikatördür (örneğin, bırakılan yumurtaların sayılması veya yumurtadan çıkan yavruların sayılması gibi) ve ağız ile ilgili fenotipin balığın üreme başarısının belirlenmesinde en etkili faktördür.

Kavram Kontrolü 23.1.
1. (a) Bir populasyon içerisinde, bireyler arasındaki genetik farklılıklar doğal seçilim ve diğer mekanizmaların etki edebileceği ham bilgiyi sağlamaktadır. Böylesi farklılıklar olmadan allel frekansları zaman içerisinde değişmeyecek- böylece populasyonlar evrimleşemeyeceklerdir. (b) Birbirinden ayrı bulunan populasyonlarda genetik farklılıklar, farklı populasyonlarda farklı alleller seçildiği takdirde doğal seçilim sonucu gerçekleşebilmektedir; böylesi bir durum, örneğin, farklı populasyonlar farklı çevre koşullarında yaşamışlar ise gerçekleşebilmektedir (Şekil 23.4'deki gibi). Genetik değişiklikler birkaç veya hiçbir fenotipik etkiye sahip olmadığı durumlarda (Şekil 23.3'deki gibi) populasyonlar arasındaki genetik farklılıklar şansa bağlı olaylar (genetik sürüklenme) sonucu da meydana gelebilmektedir. 2. Çoğu mutasyon, gamet oluşturmayan ve organizma öldüğünde yok olan somatik hücrelerde meydana gelmektedir. Hücre hatlarında gamet oluşturan mutasyonlar arasında, çoğunun doğal seleksiyonun etki edebileceği herhangi bir fenotipik etkiye sahip değildir. Diğerleri zararlı bir etkiye sahiptir ve bulundukları organizmada üreme başarısını düşürdükleri için görülme sıklıklarının artması beklenmeyen bir durumdur. 3. Genetik varyasyonu zaman geçtikçe azalacaktır (gen seviyesinde veya nükleotid sekansı seviyesinde ölçüldüğü fark etmeksizin). Mayoz sırasında, krossing-over ve kromozomların bağımsız bir şekilde yer değiştirmeleri yeni allel kombinasyonlarının oluşmasına neden olmaktadır. Buna ek olarak, bir populasyon çok sayıda potansiyel eş kombinasyonuna sahiptir ve döllenme, farklı genetik geçmişlere sahip bireylerin gametlerini bir araya getirmektedir. Bu nedenle, krossing-over sayesinde kromozomların bağımsız bir şekilde yer değiştirmeleri, döllenme ve eşeysel üreme her jenerasyonda allellerin yepyeni kombinasyonlar ile çaprazlanmalarını sağlamaktadır. Eşeysel üreme olmasaydı, allellerin yeni kombinasyonlar üretme oranları büyük oranda azalmasına ve toplam genetik varyasyonun düşmesine neden olurdu.

Kavram Kontrolü 23.2
1. 30.000. Lokusların yarısı (10.000) fiske olmuş durumdadır. Yani, her bir lokus için yalnızca bir tip allel bulunmaktadır: 10.000 × 1= 10.000. Diğer lokuslar için 2 tip allel bulunmaktadır: 10.000 × 2 = 20.000. 10.000 + 20.000 = 30.000. 2. $p^2 + 2pq$; p^2 iki tane *A* alleli bulunduran homozigotları, $2pq$ ise bir *A* alleli bulunduran heterozigotları temsil etmektedir. 3. Populasyonda 120 adet birey bulunmaktadır, bu nedenle 240 allel vardır. Bunlar içerisinde 124 *A* alleli-32'si 16 *AA* bireyinden gelmekte ve 92'si 92 *Aa* bireyinden gelmektedir. Bu nedenle, *A* allelinin frekansı p = 124/240= 0.52; *a* allelinin frekansı q=0.48'dir. Hardy-Weinberg eşitliğine göre, populasyon evrimleşmiyorsa, *AA* genotipinin frekansı p^2= 0.52 × 0.52 = 0.27 olurdu; *Aa* genotipinin frekansı $2pq$= 2 × 0.52 × 0.48= 0.23 olurdu. 120 bireyden oluşan bir populasyonda, beklenen bu genotip frekansları 32 *AA* bireyi (0.27 × 120), 60 *Aa* bireyi (0.5 × 120) ve 28 *aa* bireyi (0.23 × 120) olacağını tahmin ettirmektedir. Populasyon ile ilgili gerçek bilgiler (16 *AA*, 92 *Aa*, 12 *aa*) bu tahminlerden sapmaktadır (tahmin edilenden daha az sayıda homozigot ve daha fazla sayıda heterozigot). Buna göre, populasyon Hardy-Weinberg dengesinde değildir ve bu lokus açısında evrimleşmekte olabilmektedir.

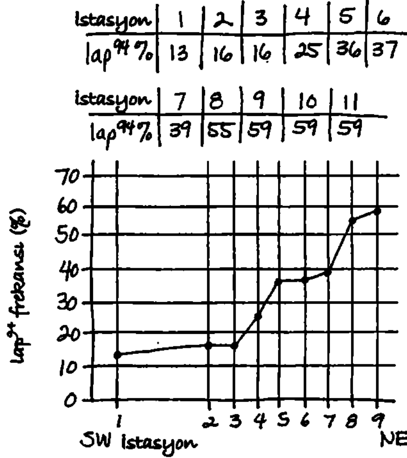
Kavram Kontrolü 23.3
1. Doğal seçilim allel frekanslarını gelişi güzel olmayan bir yolla allel frekanslarını değiştirdiği için daha tahmin edilebilir bir mekanizmadır: organizmanın kendi çevresindeki üreme başarısını arttıran allellerin frekansını arttırmaya ve organizmanın üreme başarısını azaltan allellerin frekansını azaltmaya eğilimlidir. Genetik sürüklenmeye uğrayan alleller, avantajlı olsun veya olmasın, yalnızca şansa bağlı olarak frekans açısından azalır veya artabilirler. 2. Genetik sürüklenme, allel frekanslarının jenerasyondan jenerasyona gelişi güzel bir şekilde değişmesine neden olan şansa bağlı olaylar sonucu meydana gelmektedir; bir populasyon içerisinde bu süreç genetik varyasyonun zaman içerisinde azalmasına neden olmaktadır. Gen akışı, bir populasyona yeni alleller katabilen ve bu nedeler genetik varyasyonu arttırabilen (gen akışı oranı genellikle düşük olduğundan az miktarda sağlamaktadır), populasyonlar arasında allellerin değiş tokuşuna neden olan bir süreçtir. 3. Seçilim, bu lokusta önemli değildir; dahası, populasyon küçük değildir ve bu nedenle genetik sürüklenmenin neden olduğu etkilerden bahsedilmemelidir. Gen akışı, polen ve tohumların hareketi ile sağlanmaktadır. Yani, bu populasyonlardaki allel ve genotip frekansları gen akışı nedeniyle zaman içerisinde daha benzer hale gelmelidir.

Kavram Kontrolü 23.4
1. Sıfır, çünkü uygunluk bir sonraki jenerasyona üreme katkısı getirmekte ve steril bir katır yavru verememektedir. 2. Hem gen akışı hem de genetik sürüklenme bir populasyondaki avantajlı allellerin frekansını artırabilmesine rağmen, avantajlı allellerin frekansını da düşürebilmekte veya zararlı allellerin frekansını arttırabilmektedir. Yalnızca doğal seçilim hayatta kalan veya üremeyi sağlamlaştıran allellerin frekansında bir artış şeklinde kalıcı bir şekilde sonuçlanmaktadır. Bu nedenle, doğal seçilim adaptif evrime her zaman neden olabilen tek mekanizmadır. 3. Doğal seçilimin üç tüp (yönlendirilmiş, dengeleyici ve bölücü) farklı genotiplerin değil, farklı fenotiplerin seçici avantajı açısından tanımlanmaktadır. Yani, heterozigot avantajı şeklinde temsil edilen seçilim tipi, heterozigotların fenotipine bağlıdır. Bu soruda, heterozigot bireyler homozigot bireylere göre daha ekstrem fenotipler gösterdiği için, heterozigot avantajı yönlendirilmiş seçilimi ifade etmektedir. 4. Uzun süreli düşük oksijen seviyelerinde, bir heterozigotun alyuvarları orak şeklini alabilir, ve bunun zarar verici etkileri olabilir (Bölüm 14). Bu durum, iki normal hemoglobin alleline sahip bireylerde gerçekleşmemekte, ve bu durum sıtmanın görülmediği bölgelerde (heterozigot avantajının gerçekleşmediği bölgeler) heterozigotlara karşı bir seçilimin gerçekleştiğini göstermektedir. Ancak, çoğu koşulda heterozigotlar sağlıklı oldukları için, onlara karşı gerçekleşen seçilimin gücü olma olasılığı zayıftır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular
23.1 Biyologların gen değişkenliği ve nükleotid değişkenliğini tahmin etme nedenlerinden bir tanesi, populasyonlarda evrimin gerçekleşebileceği kadar genetik varyasyonun olup olmadığının saptanmasıdır. Gen değişkenliği, tüm gen seviyesinde bireylerin genetik olarak birbirlerinden ne kadar farklı olduklarını göstermektedir. Nükleotid değişkenliği DNA sekansı seviyesinde genetik varyasyonu belirlemektedir. **23.2** Hayır, bu sirküler nedenlendirmeye bir örnek değildir. Gözlemlenmiş genotip frekanslarından *p* ve *q*'nun hesaplanması o genotip frekanslarının Hardy-Weinberg dengesinde olduğunu ileri sürmez. 10 genotip *AA*, 195 genotip *aa* olan 195 bireylik bir populasyon düşünün. Bu değerlerden p ve q değerlerinin hesaplanması sonucu p=q=0.5 değeri elde edilir. Hardy-Weinberg denklemini kullanarak tahmin edilen denge frekansları *AA* genotipi için p^2=0.25, *Aa* genotipi için 2pq = 0.5 ve *Aa* genotipi için q^2=0.25'tir. populasyonda 400 birey bulunduğundan, tahmin edilen bu genotip frekanslarına göre 100 adet *AA* bireyi, 200 adet *Aa* bireyi ve 100 adet *aa* bireyi bulunmalıdır-görüldüğü gibi *p* ve *q* değerlerini hesaplarken elde ettiğimiz değerlerden farklı değerler. **23.3** Böylesi iki populasyonun benzer şekilde evrimleşmeleri muhtemel değildir. Çevreleri farklı olduğundan, doğal seçilim tarafından benimsenen alleller bu iki populasyon arasında değişiklik gösterecektir; genetik sürüklenme bu küçük populasyonların her biri üzerinde önemli etkilere sahip olsa da, sürüklenme allel frekanslarında tahmin edilemeyen değişikliklere neden olur ve bu nedenle sürüklenme bu populasyonların benzer şekilde evrimleşmesini mümkün kılmamaktadır; her iki populasyon da coğrafik olarak izole olmuş durumdadır, bu da aralarında az miktarda gen akışının gerçekleştiğini göstermektedir (benzer şekilde evrimleştiklerini göstermeyen başka bir durum). **23.4** Erkekler ile karşılaştırıldığında, bu türlerin dişileri daha büyük, daha renkli, ayrıntılı süslemeler ile donatılmışlar (örneğin tavus kuşunun kuyruğu gibi büyük morfolojik karakterler) ve eşlerin ilgisini çeken veya hem cinslerinin eş seçimini baskılayan davranışlar göstermektedir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz
1.e 2. c 3. e 4. b 5.a 6.d

7. Doğal seçme, organizmalar ve çevreleri arasındaki uygunluğu geliştirse de, evrimsel süreç organizmalarda kusurlara da yol açabilmektedir. Bunun en temel nedenlerinden biri, evrimin organizmaları çevreleri ile ve hayat şekilleri ile eşleştirmeyi değil, modifikasyon ile soyları tespit etmeyi tercih ettiği içindir: Organizmalar, atalarından temel bir form alırlar ve zaman içerisinde bu form doğal seçilim ile modifikasyona uğrar. Bunun sonucunda, yarasa gibi uçan bir memelinin kanatları bulunmakta; ancak bunlar daha önce yürüyen yarasa atalarının ön üyeleri olduğu için, uçmak için tasarlanmamışlardır. Organizmalardaki kusurlar sorgulanan özellikte genetik varyasyonun olmaması ve adaptasyonun çoğu zaman göz ardı etme özelliğinin bulunmasından da kaynaklanmaktadır (organizmalar pek çok farklı özellik gösterebildiklerinden, bir aktivitenin mükemmel bir şekilde tasarlanmış olması başka bir aktivitenin performansını azaltabilmektedir). 8. *lap^{94}* allelinin frekansı bir klin oluşturarak, bir tanesi Long Island Boğazı'nın güneybatısından kuzeydoğusuna ilerledikçe azalmasını sağlamıştır.



İstasyon	1	2	3	4	5	6
lap^{94}%	13	16	16	25	36	37

İstasyon	7	8	9	10	11
lap^{94}%	39	55	59	59	59

Klini açıklayan ve soruda sorulan gözlemlere bir açıklama getiren bir hipoteze göre, klinin seçilim ve gen akışı arasındaki etkileşim sonucu korunduğu sorgulanmaktadır. Bu hipoteze göre, boğazın güneybatı kısmında tuzluluk göreli olarak düşüktür ve *lap^{94}* allelinin seçilmesi kuvvetli bir ihtimaldir. Kuzeydoğudan tuzluluğun yüksek olduğu açık okyanusa ilerledikçe seçilim *lap^{94}* allelinin yüksek frekanslarını seçer. Ancak, midye larvaları uzun mesafeler boyunca yayıldıklarından gen akışı *lap^{94}* allelinin açık okyanusta fikse olmasını önler veya Long Island Boğazı'nın güneybatı kısmında sıfır seviyesine düşmesini önler.

Bölüm 24

Şekil Soruları

Şekil 24.10 Bu, sineklerin, bu potansiyel eşlerin larva olarak ne yediklerini saptamak suretiyle potansiyel eşler arasında ayırım yapabilme olasılığını ortadan kaldırmak için yapılmıştır. Eğer bu yapılmamış olsaydı, "nişasta sineklerinde" ve "maltoz sineklerinde" kendileri gibi benzer uyum yapmış sineklerle çiftleşmek için kuvvetli tercih meydana gelebilirdi; çünkü sinekler, potansiyel eşlerini onların larvayken neyle beslendiklerine göre saptayabilir (örneğin, kokuyu kullanarak) ve kendisine benzer kokuya sahip sineklerle çiftleşmeyi tercih edebilir. **Şekil 24.12** Böyle sonuçlar, renklenmeye dayalı eş tercihinin bu iki cichlid türü arasında üreme engeli sağlamadığını göstermektedir. **Şekil 24.13** Bu grafik, bazı kırmızı-karınlı kurbağa allellerinden sarı-karınlı kurbağa alanına gen akışı olduğunu göstermektedir. Diğer türlü, grafiğin hibrit zon kısmının solunda yer alan tüm bireyler, 1.0'e yaklaşık allel frekansına sahip olacaktır. **Şekil 24.14** Bu süreçte, populasyonlar, bu noktada henüz dallanmaya başladıklarından, büyük olasılıkla, üremeyi engellemek için mevcut olan engeller zamanla zayıflayacaktır. **Şekil 24.19** Hayır. Zamanla, deneysel hibritlerin kromozomları, *H. anomalus*'un kromozomlarına benzer hale gelir. Laboratuardaki koşullar *H. anomalus*'un arazide bulunduğu koşullardan büyük ölçüde farklılık göstermesine karşın bunun meydana gelmesi, seçilimin laboratuarda çok kuvvetli olmadığını göstermektedir. Böylece, deneysel hibritlerin fertilitesinde gözlenen yükselmenin, laboratuar koşulları altında yaşam sürdürmek için seçilime uygun olarak gelişmiş olması pek olası değildir. **Şekil 24.20** *M. lewisii yup* allelini taşıyan *M. cardinalis* bitkilerinin olmasına, büyük olasılıkla, iki maymun çiçeği türü arasında bombus arılarının polen taşıması yol açmıştır. Sonuç olarak, hibrit yavruların sayısının artışını bekleyebiliriz.

Kavram Kontrolü 24.1

1. (a) Biyolojik tür kavramı dışındakilerin hepsi, hem eşeyli hem de eşeysiz türlere uygulanabilir; çünkü onlar, türü, üreme yeteneği dışındaki karakterleri esas alarak tanımlamaktadır. Bunun aksine, biyolojik tür kavramı, sadece eşeyli üreyen türlere uygulanabilir. (b) Arazide uygulanması en kolay olan tür kavramı, morfolojik tür kavramıdır; çünkü, o, sadece organizmanın görünüşüne dayandırılır. Türün ekolojik özellikleri, evrimsel geçmişi ve üremesi hakkındaki ilave bilgiler, gerekli değildir. 2. Bu kuşlar, oldukça benzer çevrelerde yaşadıklarından ve kendi alanlarında başarılı bir şekilde üreyebildiklerinden dolayı doğadaki üreme bariyeri muhtemelen prezigotiktir; türlerin habitat tercihlerinde görülen farklılıklar nedeniyle, bu bariyer, habitat yalıtımından ortaya çıkmış olabilir.

Kavram Kontrolü 24.2

1. Allopatrik türleşmede, yeni tür, kendi atasal türünden coğrafik yalıtımla yalıtıldığında meydana gelir; simpatrik türleşmede ise yeni tür, coğrafik yalıtım olmadan gelişir. Coğrafik yalıtım, populasyonlar arasındaki gen akışını büyük ölçüde azaltır; oysa, simpatrik populasyonlar arasında gen akışının devam etmesi olasıdır. Sonuç olarak, simpatrik türleşme allopatrik türleşmeye göre daha az yaygındır. 2. Aynı alanda yaşayan bir populasyonun alt grupları arasındaki gen akışı, birkaç şekilde indirgenebilir. Özellikle bitkilere ait bazı türlerde, kromozom sayısındaki değişiklikler, gen akışını engelleyebilir ve tek bir kuşakta (jenerasyonda) üreme yalıtımını tesis edebilir. Simpatrik populasyonlarda, habitat farklılaşması (elma kurdu sineği *Rhagoletis*'de görüldüğü gibi) ve eşeysel seçilim (Victoria Gölündeki cichlidlerde görüldüğü gibi) nedeniyle de gen akışı indirgenebilir. 3. Allopatrik türleşmenin yakın adada olması, aynı büyüklükteki daha uzakta izole olmuş adadakine göre daha düşük olasılığa sahiptir. Bu sonucu beklememizin nedeni, anakara populasyonu ile yakın ada populasyonu arasında devam eden gen akışının, allopatrik türleşme sırasında gerçekleşecek olan yeterli genetik farklılaşma şansını azaltılmasıdır. 4. Eğer homologların tümü, mayozun anafaz I evresi sırasında ayrılmayacak olursa, bazı gametler ilave kromozom takımına sahip olacaktır (ve diğerlerinde hiç kromozom bulunmayacaktır). Eğer ilave kromozom takımına sahip bir gamet, normal gamet ile birleşecek olursa triploid durum ortaya çıkacaktır; eğer ilave kromozom takımına sahip iki gamet birbiriyle birleşecek olursa, tetraploid durum ortaya çıkacaktır.

Kavram Kontrolü 24.3

1. Hibrit zonlar, içerisinde farklı türlerin üyelerinin karşılaşıp çiftleştiği ve karışık atalı yavruların ürettildiği bölgelerdir. Böyle bölgeler, içerisinde türleşme olayının çalışıldığı "doğal laboratuarlar" olarak görülebilir; çünkü, bilim insanları, üreme yalıtımına yol açan (ya da yalıtımı başarısız kılan) faktörleri doğrudan gözleyebilirler. 2. (a) Eğer hibritler, yaşamlarını sürdürür ve tür içi çiftleşmelerin ürünü olan yavrulara göre üremeleri daha zayıfsa güçlendirme meydana gelebilir. Eğer bu gerçekleşirse, doğal seçme, atasal türler arasındaki üreme ile ilgili prezigotik engelleri zaman içerisinde kuvvetlendirecektir, bunu, uygun olmayan hibritlerin üretilmesini azaltarak gerçekleştirir ve türleşme sürecinin tamamlanmasına yol açar. (b) Eğer hibritler, yaşamlarını sürdürür ve tür içi çiftleşmelerin ürünü olan yavrular gibi ürerlerse, atasal türler arasındaki rastgele çiftleşmeler çok sayıda hibrit yavrunun üretilmesine yol açacaktır. Bu hibritler birbirleriyle ve her iki atasal türün üyeleriyle çiftleştiğinde, atasal türlerin gen havuzları, zamanla birleşerek türleşme sürecini tersine çevirebilir.

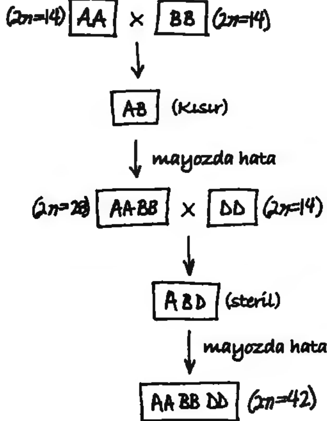
Kavram Kontrolü 24.4

1. Türleşme olayları arasındaki zaman süresi, (1) yeni oluşmuş türün populasyonlarının, bir diğerinden üreme bakımından farklılaşarak ayrılmaya başlaması için gereken süreyi ve (2) bu ayrılma başladığında türleşmenin tamamlanması için gereken süreyi içerir. Populasyonlar bir diğerinden farklılaşıp ayrılmaya başladığında türleşme hızlı olabilmesine karşın, dallanmanın başlaması için milyonlarca yıl geçebilir. 2. Araştırmacılar *yup* lokusundaki alleli (çiçek rengini etkiler), her bir atasal türden diğerine naklettí. *M. cardinalis yup* alleline sahip *M. lewisii* bitkileri, kolibriler tarafından alışılagelmişten daha fazla ziyaret edilmiştir; kolibriler, ekseriyetle *M. cardinalis* türünün tozlaşmasını sağlar, fakat *M. lewisii*'den kaçınırlar. Benzer şekilde, *M. lewisii yup* alleline sahip *M. cardinalis* bitkileri, bombus arıları tarafından alışılagelmişten daha fazla ziyaret edilmiştir; bombuslar, ekseriyetle *M. lewisii* türünün tozlaşmasını sağlar, fakat *M. cardinalis*'ten kaçınırlar. Böylece, *yup* lokusundaki alleller, polinatör tercihini etkileyebilir; bu durum, bu türlerdeki türler arasındaki çiftleşmeye karşı birincil engeli oluşturur. Bütün bunlara rağmen, bu deney, *yup* lokusunun tek başına *M. lewisii* ve *M. cardinalis* türleri arasındaki üreme engelini kontrol ettiğini ispatlamaz. Başka genler, *yup* lokusunun etkisini kuvvetlendirebilir (çiçek rengini değiştirmek suretiyle) ya da üremeye karşı tamamıyla farklı engellerin (örneğin, gamete dayalı yalıtım ya da postzigotik engel gibi) gelişmesine yol açabilir. 3. Krossing over. Eğer krossing over olmazsa deneysel hibritdeki her kromozom, F1 kuşağındaki gibi varlığını sürdürecektir: tamamıyla bir atasal türden ya da diğerinden gelen DNA'dan oluşmuş kromozom olacak.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

24.1 Biyolojik tür kavramına göre tür, üyeleri kendi arasında üreyen ve yaşayabilir verimli döller meydana getiren populasyonlar grubudur; böylece, bir türün populasyonları arasında gen akışı olur. Buna zıt olarak, farklı türlerin üyeleri arasında üreme yoluyla çoğalma olmaz ve bu nedenle onların populasyonları arasında gen akışı gerçekleşmez. Sonuçta, biyolojik tür kavramında, tür, gen akışının *yokluğu* sayesinde belirlendiği görülebilir- zira gen akışı, biyolojik tür kavramında merkezi öneme sahiptir. **24.2** Simpatrik türleşme, poliploidi, habitat değişikliği ve eşeysel seçilim gibi faktörler tarafından meydana getirilir; bu faktörlerin tümü, büyük populasyonun alt populasyonları arasındaki gen akışını azaltabilir. Fakat bu faktörler, aynı zamanda, allopatrik populasyonlarda da bulunur ve onun için allopatrik türleşmeyi de destekleyebilir. **24.3** Eğer hibritler seçilime uğruyorsa, atasal türlerden gelen bireyler düzenli olarak zonu ziyaret ettiklerinde burada çiftleşerek hibrit yavrular meydana getirirler ve hibrit zon varlığını sürdürebilir. Eğer hibritler seçilime uğramıyorsa, hibrit üretimini devam ettirmenin hiçbir bedeli yoktur ve çok fazla sayıda hibrit yavru üretilebilir. Bununla birlikte, farklı çevrelerdeki canlılar için mevcut olan doğal seçme, iki atasal türün gen havuzlarının ayrı tutulmasını sağlayabilir. Böylece, atasal türlerin kaybolmasını (birleşmek suretiyle) önleyebilir ve yine, zaman içerisinde hibrit zonun kararlı kalmasına neden olur. **24.4** Tekesakalı bitkisinde olduğu gibi, Bahama Adaları sivrisinek balığı ve elma kurdu sinekleri, türleşmenin günümüzde olduğu gibi devam ettiğini göstermektedir. Atasal türlerin populasyonları arasında her ne zaman gen akışı azalırsa, yeni tür oluşumu başlayabilir. Gen akışındaki böyle indirgenmeler, iki şekilde ortaya çıkabilir: Coğrafik olarak yalıtılmış olan yeni populasyon, az sayıda öncül bireyle kurulabilir; atasal türün bazı üyeleri, yeni habitatı kullanmaya başlayabilir; ve eşeysel seçilim, önceden birbirleriyle bağlantılı olan populasyonları ve alt populasyonları yalıtabilir. Bunlar ve buna benzer birçok olaylar, günümüzde olmaktadır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz
1.b 2. c 3. c 4. a 5.c 6.d 7.e



Bölüm 25

Şekil Soruları
Şekil 25.2 Proteinler Şekil 5.16'da gösterildiği gibi neredeyse her zaman 20 amino asitten oluşmaktadır. Ancak, diğer başka amino asitler farklı deneylerde üretilebilmektedir. Örneğin, Şekil 5.16'da listelenmiş R gruplarından farklı R grubuna sahip herhangi bir molekül (mutlaka bir α karbon, bir amino grup ve bir karboksil grup bulunduracak şekilde) bir amino asit olabilmektedir-ancak doğada sıklıkla bulunan 20 amino asitten bir tanesi olmayacaktır. **Şekil 25.5** Uranyum-238'in 4.5 milyar yıllık bir yarılanma ömrü olması sebebiyle, x-ekseni (milyarlarca yıl içerisinde) 4.5, 9, 13.5 ve 18 şeklinde yeniden işaretlenmiş olmalıdır. **Şekil 25.10** Ağaçta, 580 milyon yıl önce derisidikenlilere/kordalılara giden soy hattını ve brakiopodlara, halkalı solucanlara, yumuşakçalara ve eklembacaklılara giden soy hattını işaretlemelisiniz. Tarih 580 milyon yıl öncesi şeklinde tahmin edilse de, bu ortak ata sonradan gelen soylarla ile en azından aynı yaşa sahip olmalıdır. Fosil yumuşakçalar yaklaşık olarak 555 milyon yıl önceyi işaret ettiklerinden, yuvarlak içine alınmış dallanma noktası şeklinde gösterilen ortak ata en az 555 milyon yıl yaşında olmalıdır. **Şekil 25.15** Mavi renkteki eğri denizel familyalar içindir. Familyalar çoğunlukla pek çok tür içerdiğinden, ortadan kalkan familya yüzdesinin ortadan kalkan tür yüzdesinden daha az olmasını bekleriz. **Şekil 25.25** *Pitx1* geninin kodlayıcı sekansı denizel ve göl populasyonları arasında farklılık gösterecektir, ancak gen ekspresyon yapıları farklılık göstermeyecektir.

Kavram Kontrolü 25.1.
1. İlkin Dünya'daki koşulların inorganik maddelerden organik moleküllerin üretimine izin vermiş olabileceği hipotez. 2. Açık bir solüsyonda moleküllerin gelişi güzel karışmasına zıt olarak, zarlar aracılığıyla moleküler sistemlerin ayrılması organik molekülleri yoğun hale getirerek biyokimyasal reaksiyonların oluşmasına neden olmuştur. 3. Günümüzde, tıpkı belirli bir proteinin kodlayan mRNA'nın sentezlenmesi için kalıp olarak bir genin DNA sekansının kullanılmasının gösterdiği gibi, genetik bilgi akışı DNA'dan RNA'ya doğru olmaktadır. Ancak, HIV gibi retrovirüslerin yaşam döngülerinde gördüğümüz gibi, genetik bilgi tam tersi yönde de ilerleyebilmektedir (RNA'dan DNA'ya). Bu virüslerde, revers transkriptaz enzimi DNA sentezi için RNA'yı kalıp olarak kullanmaktadır ve bu da, benzer bir enzimin RNA'nın temel alındığı bir dünyadan DNA'nın temel alındığı bir dünyaya geçişinde önemli bir rol oynadığını göstermektedir.

Kavram Kontrolü 25.2
1. 22.920 yıl (4 yarı-ömür: 5.370 x 4). 2. Fosil kayıtlar, farklı zaman dilimlerinde Dünya'daki yaşamı farklı organizma gruplarının domine ettiğini ve bir zamanlar yaşamış olan pek çok organizmanın şu anda yok olmuş olduğunu göstermektedir; bu zaman dilimleri ile ilgili belli örnekler Şekil 25.4'te gösterilmektedir. Fosil kayıtlar ayrıca yeni organizma gruplarının, tıpkı memelilerin cynodont atalarından geldiklerini gösteren fosillerin göstermiş olduğu gibi, daha önce var olmuş organizmaların zaman süresince geçirdikleri modifikasyonlar sonucu ortaya çıkabileceğini göstermektedir. 3. Böylesi hipotetik bir fosilin keşfi, memelilerin daha yakın bir zamanda ortaya çıktıkları düşünülmesi sebebiyle, memelilerin kökeni ile ilgili mevcut fikirlerimizin doğru olmadığını göstermektedir (Şekil 25.6). Örneğin, böylesi bir keşif, daha önce tespit edilen fosil tespitlerinin doğru olmadığını veya Şekil 25.6'da gösterilen soyların memeliler ile birtakım özellikler paylaştıklarını ancak onların direkt olarak ataları olmadığını göstermektedir. Böylesi bir keşif, organizmalardaki iskelet yapısının çeşitli yönlerden ani bir şekilde radikal değişiklikler geçirebileceğini de göstermektedir-bu düşünce bilinen fosil kayıtları tarafından kanıtlanmamıştır.

Kavram Kontrolü 25.3.
1. Serbest oksijen kimyasal bağları hasara uğratır ve enzimleri inhibe eder ve hücrelere zarar verir. Bunun sonucunda, anaerobik ortamlarda yaşayabilen prokaryotlar yaşamlarına devam etmişler ve oksijence zengin ortamlarda zayıf bir şekilde üreyerek pek çok türü yok olma noktasına getirmiştir. 2. Tüm ökaryotların mitokondrileri veya bu organelin kalıntılarını bulundurmaktadır, ancak tüm ökaryotlarda plastidler yoktur. 3. Günümüzün dünyasına dair fosil kayıtlar nasıl olurdu diye düşünecek olursak, sert vücut parçalarına sahip pek çok organizma (omurgalı ve pek çok denizel omurgasız canlı gibi) yer alırken, kısıtlı coğrafik bölgeler ile sınırlı olan ve/veya küçük populasyon büyüklüğüne sahip (nesli tehlikede olan türler, örneğin dev panda, kaplan ve çeşitli gergedan türleri) iyi bildiğimiz türler belki de yer almayacaktır.

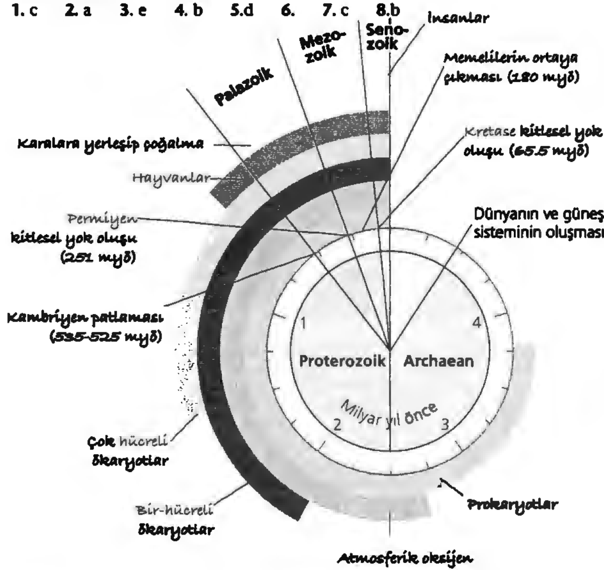
Kavram Kontrolü 25.4
1. Kıta kayması Dünyadaki fiziki coğrafya ve iklimi değiştirmesinin yanında organizmaların coğrafik sınırlarını da etkilemektedir. Bu faktörler yok olma ve türleşme oranlarını değiştirdiğinden, kıta kaymasının Dünyadaki yaşam üzerinde büyük bir etkisi bulunmaktadır. 2. Kitlesel yok oluş olayları; temel evrimsel yenilikler; başka organizma gruplarının türleşmesi (farklı besin kaynakları da sunacaktır); çok az rekabetçi türün yer aldığı yeni bölgelere göç. 3.Temel olarak, hem sık rastlanır hem de nadir türlerin fosilleri gerçekleşen yıkıcı olay gerçekleşinceye kadar varlıklarını sürdürecek, daha sonra yok olacaklardır. Gerçekte durum daha karmaşıktır çünkü fosil kayıtları kusursuz değildir. Bu nedenle bir tür için en yakın fosilin kitlesel yok oluş olayından milyonlarca yıl öncesine ait olması gerekmektedir. Bu karmaşık durum özellikle az sayıda fosilleri oluşacağı ve bunlar keşfedileceği için nadir olarak bulunan türlerde daha sıklıkla görülmektedir. Bu nedenle, pek çok nadir tür için, fosil kayıtları o türün yok oluş olayından hemen önce hayatta olduğunu belgeleyememektedir.

Kavram Kontrolü 25.5
1. Heterokroni çeşitli morfolojik değişikliklere neden olur. Örneğin, cinsel olgunluk sürecinin başlangıcında birtakım değişiklikler gerçekleşirse, juvenil karakterlerin devam etmesi söz konusu olur (örneğin paedomorfoz). Paedomorfoz, axolotl semenderlerinde de görüldüğü gibi, morfoloji üzerinde büyük değişiklikler şeklinde sonuçlanan küçük genetik değişiklikler sonucu gerçekleşmektedir. 2. Hayvan embriyolarında *Hox* genleri organlar ya da beslenmeye yarayan üyelerin gelişimini etkilemektedir. Bunun sonucunda, bu genlerdeki değişiklikler veya bu genlerde görülen regülasyon morfoloji üzerinde büyük bir etkisi olmaya eğilimlidir. 3. Genetik bilgilerimize göre gen regülasyonu, transkripsiyon faktörlerinin kontrol elementleri olarak adlandırılan kodlanmayan DNA sekanslarına ne kadar iyi bağlanıp bağlanmadığına göre değişiklik göstermektedir. Bu nedenle, eğer morfolojide görülen değişiklikler gen regülasyonundaki değişikliklerden kaynaklanmışsa, kontrol elementlerini içeren kodlanmayan DNA kısımlarının doğal seleksiyondan yüksek derecede etkilenmesi beklenmektedir.

Kavram Kontrolü 25.6
1. Kompleks yapılar bir anda evrimleşmezler; doğal seleksiyon sayesinde daha önceki durumlarında yer alan uyumsal değişimleri seçmesi sonucu kademeli bir şekilde gerçekleşir. 2. *Myxoma* virüsü yüksek derecede ölümcül olmasına rağmen, başlangıçta bazı tavşanlar bu virüse karşı dirençlidirler (enfekte olmuş tavşanların %0.2'si ölmemiştir). Bu nedenle, dirençli oluşun kalıtılan bir özelik olduğunu varsayarak tavşan populasyonunun virüse karşı yüksek derecede direnç göstermesini bekleriz. Bunu beklememizin nedeni, daha az öldürücü bir virüs ile enfekte olan bir tavşanın bir sivrisinek tarafından ısırılacak kadar yaşamasının ve potansiyel olarak virüsü başka bir tavşana aktarmasının daha muhtemel olmasıdır (sivrisinek tarafından başka bir tavşana aktarmadan tavşan olan konağını öldüren bir virüs konağı ile birlikte ölmüş olur).

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular
Kavram 25.1 Montmorillonit maddesinin parçaları organik moleküllerin yoğun hale geleceği yüzeyler oluşturmuş ve bu sayede birbirleri ile etkileşime girmeleri söz konusu olmuş olabilir. Montmorillonit çamurunun parçalarının kısa RNA zincirleri gibi anahtar rol oynayan moleküllerin veziküller içerisine girmesini sağlamış olması muhtemeldir. Bu veziküller basit öncül moleküllerden spontane bir şekilde oluşabilen, üreyebilen, kendi başlarına büyüyebilen ve bulundukları çevredeki diğer moleküllerden farklı olan moleküllerin iç konsantrasyonlarını koruyabilen yapılardır. Veziküllerin bu özellikleri protohücrelerin ve ilk canlı hücrelerin ortaya çıkmasında anahtar rol oynamıştır. **Kavram 25.2** Organizmaların kemik ya da kabuklarını oluştururken uzun yarı ömre sahip radyoizotopları kullanmamaları sorun yaratmaktadır. Bunun sonucunda, 75.000 yaşından daha yaşlı fosillerin yaş tayini direkt olarak yapılamamaktadır. Fosiller genellikle sedimenter kayaların içerisinde bulunmaktadırlar; ancak bu kayalar tipik olarak farklı yaşlara ait sedimentler bulundurdukları için eski fosillerin yaş tespitinde başka bir zorluk daha ortaya çıkmaktadır. Bu zorlukların üstesinden gelmek için, jeologlar eski fosillerin etrafında bulunan ve daha uzun yarı-ömürlü radyoizotopları kullanan tabakaların yaşlarını tespit ederler. Bu yaklaşım sayesinde, iki tabakalı volkanik kayaların arasında kalmış olan fosillerin minimum ve maksimum yaş tayini yapılmasına olanak sağlanmaktadır. **Kavram 25.3** "Kambriyen patlaması" çoğunluğu günümüzde yaşayan hayvan şubelerinin daha büyük formlarının ilk kez ortaya çıktığı görece kısa bir zaman dilimidir (535-525 milyon yıl önce). Bu zaman süreci içerisinde büyük predatörlerin ortaya çıkması gibi gerçekleşmiş olan evrimsel değişiklikler son 500 milyon yıllık yaşam tarihi boyunca gerçekleşmiş olan anahtar olayların gerçekleşmesi için uygun koşulları sağlamıştır. **Kavram 25.4** Fosil kayıtlar ile belgelenmiş olan kapsamlı evrimsel değişiklikler temel organizma gruplarının ortaya çıkış ve yok oluşlarını etkilemiştir. Dolayısıyla, herhangi bir grubun ortaya çıkışı veya yok oluşu türleşme ve yok oluş oranları arasında bir dengenin sonucu gerçekleşmektedir. Bir grubun, bulundurduğu bireylerin yeni türler meydana getirme oranı, bulundurduğu türlerin yok olma oranından büyük ise bir grup gelişmekte; eğer bir grupta yok olma oranları türleşme oranlarından daha büyükse bir grup daralmaktadır. **Kavram 25.5** Evet. Gelişimden sorumlu bir gendeki sekans veya regülasyonda görülen bir değişiklik önemli morfolojik değişikliklere yol açabilmektedir. Bazı durumlarda, böylesi morfolojik değişiklikler organizmaların yeni fonksiyonlar yerine getirmesine veya yeni ortamlarda yaşamalarına olanak sağlamaktadırlar. Bu durum, adaptif bir yayılıma ve yeni organizma gruplarının ortaya çıkmasına neden olmaktadır. **Kavram 25.6** Evrimsel değişiklikler organizmaların birbirleriyle ve bulundukları çevre ile aralarındaki etkileşimden kaynaklanmaktadır. Çevre koşulları zaman geçtikçe değişime uğradıkça, doğal seleksiyon tarafından tercih edilen özellikler de değişebilmektedir. Bu durum gerçekleştiğinde, bir zaman önce evrimsel olarak cazip görünen bir özellik, yararlı olmamaya hatta zararlı olmaya başlayabilir

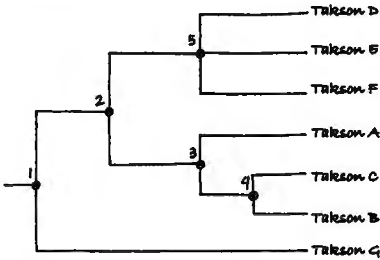
Kavradıklarınızı Test Ediniz
1. c 2. a 3. e 4. b 5. d 6. 7. c 8. b



Bölüm 26

Şekil Soruları

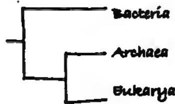
Şekil 26.5 Bu yeni versiyon, Şekil 26.5'de gösterilmiş olan evrimsel ilişkilerin hiçbirini değiştirmez. Örneğin, B ve C, kardeş taksonlar olarak varlığını sürdürmektedir; takson A, halen daha takson B ve takson C'ye yakından akrabadır. **Şekil 26.6** Bilinmeyen 1b (örnek 1'in bir kısmı) ve Bilinmeyenler 9-13, hepsi, şu anda ağacın Minke'ye (Güney Yarımküre) uzanan dalı üzerinde yerleşmiş olması



gerekecektir ve Bilinmeyenler 1a ve 2-8. **Şekil 26.9** Her bir nükleotid pozisyonunda olası dört baz (A, C, G, T) vardır. Eğer her bir pozisyondaki baz, şansa bağlıysa, ortak atadan gelmemektedir; yani, onların her birine aynı pozisyonda yaklaşık olarak dörtte bir olasılıkla (%25) rastlamayı bekleyeceğiz. **Şekil 26.11** En yakın ortak atalarıyla birlikte kurbağa, kaplumbağa, leopar soy hatlarını çevreleyen bir kutu çizmelisiniz. **Şekil 26.12** Zebra balığı soy hattı; gösterilmiş olan beş omurgalı soy hattında en uzun dala sahip olan. **Şekil 26.16** Kertenkele ve yılan soy hattı, görülen en bazal (ağacın köküne en yakın olan) taksondur., Mavi noktalarla işaret edilmiş olan ortak atanın soyları arasında timsah soy hattı en bazalde yer almaktadır. **Şekil 26.19** Moleküler saat, ayrılma zamanının kabaca 45-50 milyon yıl olduğuna işaret etmektedir. **Şekil 26.21** Bu diyagramda görüldüğü gibi, Bacteria ilk dallanmıştır ve Archaea, Eukarya'nın kardeş domainidir.

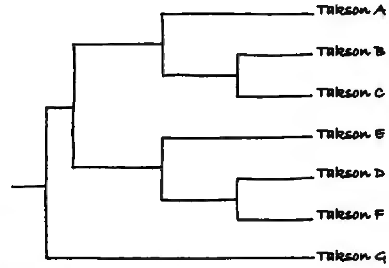
Kavram Kontrolü 26.1

1. Biz, domain düzeyinden sınıf düzeyine kadar aynı şekilde sınıflandırılırız; leo-



par ve insanın her ikisi de memelidir. Leoparlar, Carnivora takımına aittir; oysa insanlar ait değil. **2.** Ağacın dallanma tarzı, porsuk ve kurdun ortak atayı paylaştıklarına işaret etmektedir; bu ortak ata, iki hayvanın leopar ile paylaştıkları ortak atadan daha yakın zamandaki ortak atadır. **3.** (c)'deki ağaç, evrimsel akrabalık ilişkilerinin farklı bir tarzını göstermektedir. (c)'de C ve B, kardeş taksonlardır; oysa (a) ve (b)'de C ve D kardeş tasksonlardır.

4.

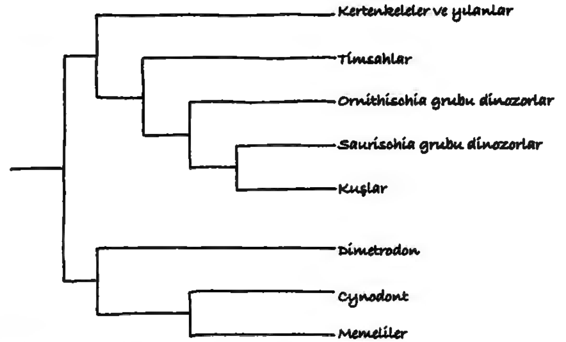


Kavram Kontrolü 26.2

1. (a) Analoji, çünkü kirpiler ve kaktüsler, yakın akraba değiller ve diğer çoğu hayvan ve bitkiler benzer yapılara sahip değildir; (b) homoloji, çünkü hem kediler ve hem de insan memelidir ve homolog ön üyelere sahiptirler, el ve pençeler ön üyelerin daha aşağı kısımlarıdır; (c) Analoji, çünkü baykuşlar ve eşek arıları yakın akraba değiller ve kanatlarının yapısı birinden çok farklıdır. **2.** Tür 2 ve 3, birbirine büyük olasılıkla daha yakın akrabadır. Küçük genetik değişiklikler (tür 2 ve 3 arasındaki), fiziksel görünüşte farklılık meydana getirebilir; fakat eğer birçok gen büyük ölçüde farklılaşmışsa (tür 1 ve 2'de görüldüğü gibi), o zaman soy hatları, muhtemelen uzun bir sürede ayrılmıştır.

Kavram Kontrolü 26.3

1. Hayır; memeli grupları karşılaştırıldığında kıl, tüm memelilerde ortak olan paylaşılan atasal karakterdir; böylece, memelilerin farklı alt gruplarının ayırt edilmesine yardım etmez. **2.** Maksimum parsimoni prensibi, bizim ilk önce olaylarla uyuştuğu saptanmış en basit açıklamayı incelememiz gerektiğini önerir. Mevcut evrimsel akrabalık ilişkileri, konvergent evrim gibi karmaşık faktörlere uygun olarak parsimoninin öngördüğünden farklı olabilir. **3.** Geleneksel sınıflandırma, evrimsel geçmişle zayıf bir eşleşme sağlar ve böylece kladistiğin temel prensiplerini ihlal eder - kladistiğe göre, sınıflandırma, ortak atadan gelme esası üzerine dayandırılmalıdır. Kuşlar ve memelilerin her ikisi de, geleneksel sınıflandırmada sürüngen olarak belirlenmiş gruptan köken almıştır; bu sınıflandırma, sürüngenleri (geleneksel olarak tarif edildiği gibi) parafiletik grup yapmıştır. Bu problemler, sürüngenlerden *Dimetrodon* ve cynodontlar çıkarılarak ve kuşları sürüngen grubu (özellikle dinozor grubu) olarak kabul ederek ele alınabilir.



Kavram Kontrolü 26.4

1. Proteinler gen ürünleridir. Onların amino asit sekansları, onları kodlayan DNA'nın nükleotid sekansı tarafından belirlenir. Böylece, iki canlı türünde karşılaştırılabilir proteinlerdeki farklılıklar, bir türün diğerinden ayrıldığından beri biriktirmiş olduğu önemli genetik farklılıkları yansıtır. Sonuç olarak, proteinler arasındaki farklılıklar, türün evrimsel geçmişini yansıtabilir. **2.** RNA'nın işlenmesinde, ekzonlar ya da genin şifre veren bölgeleri, farklı şekillerde birbirleriyle birleştirilebilir; böylece, farklı mRNA'lar ve farklı proteinler üretilebilir. Sonuç olarak, farklı dokularda aynı genden farklı proteinlerin üretilmesi potansiyel olarak olasıdır; böylece, bu olay gene farklı dokularda farklı işlevler yapma yeteneği verir. **3.** Bu gözlemler, tür 1 ve tür 2'ye giden evrimsel soy hatlarının, tür 1'de B geninden A geninin üretilmesinde gerçekleşen gen duplikasyonu olayından daha önce, birbirlerinde ayrıldıklarına işaret etmektedir.

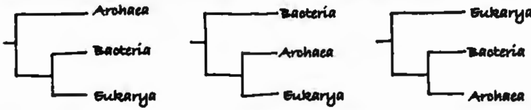
Kavram Kontrolü 26.5

1. Moleküler saat, ortholog genlerdeki bir takım temel değişikliklere dayanarak evrimsel olayların doğru zamanını tahmin etme yöntemidir. Bu yöntem, karşılaştırılan genom bölgelerinin sabit bir hızda değişim geçirdiği varsayımına dayandırılmıştır. **2.** Genomun gen olarak kodlanmayan birçok kısmı vardır; bu bölgelerdeki birçok baz değişiklikleri, canlıların evrimsel uyumlarını etkilemeksizin birikerek taşınabilir. Hatta, genomun şifre veren bölgelerindeki bazı mutasyonlar, genler ya da proteinler üzerinde ciddi etki yaratmayabilir. **3.** Bu iki taksonda moleküler saat için kullanılmış olan gen (ya da genler), saati ayarlamada (kalibrasyonda) kullanılan türdekine göre daha yavaş evrilmiş olabilir; sonuç olarak, saat, taksonların birbirinden ayrılmış olmasına ilişkin zamanı olduğundan daha az olarak tahmin edecektir.

Kavram Kontrolü 26.6

1. Monera kingdomu, Bacteria ve Archaea gruplarını içerir; fakat, biz şimdi bu organizmaların ayrı domainler içerisinde olduklarını biliyoruz. Kingdomlar, doma-

inlerin alt gruplandır; onun için, farklı domainlerden takson içeren tek bir kingdom (Monera gibi) geçerli değildir. **2.** Yatay gen transferinden dolayı ökaryotlardaki bazı genler, Bacteria ile daha yakından ilişkiliyken bazıları Archaea ile daha yakından ilişkilidir; böylece hangi genlerin kullanıldığına bağlı olarak, DNA verilerini kullanarak oluşturulan filogenetik ağaçlar, çelişkili sonuçlar verebilir.



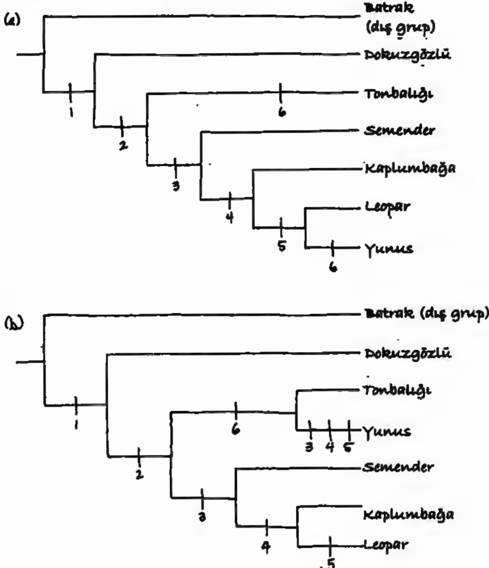
3. Fosil kayıtlar, prokaryotların ökaryotlardan çok daha önce ortaya çıktığına işaret etmektedir. Bu, üçüncü ağaçta önerilen ökaryot soy hattının farklılaşarak ilk olarak dallandığına ilişkin görüşün doğru olmadığını ve bundan dolayı genetik verilerden destek görmeyeceğini gösterir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

26.1 İnsanların ve şempanzelerin kardeş taksonlar olması, bizim şempanzelerle, yaşayan diğer herhangi primat türüyle paylaştığımızdan daha yakın ortak atayı paylaştığımıza işaret etmektedir. Fakat bu, insanların şempanzelerden türediği, ya da bunun tersi, anlamına gelmez; bunun yerine, insanların ve şempanzelerin her ikisinin de ortak bir atadan geldiklerine işaret eder. **26.2** Homolog karakterler, paylaşılan atadan gelen karakterlerdir. Zaman içerisinde canlılar farklılaşıp dallandıklarında, onların homolog karakterlerinden bazıları da farklılaşacaktır. Canlıların uzun süre önce farklılaşmış olan homolog karakterleri, daha yakın zamanda farklılaşmış homolog karakterlerine göre tipik olarak daha fazla farklılaşmıştır. Sonuç olarak, homolog karakterlerdeki farklılıklar, filogeniyi çıkarmada kullanılabilir. Bunun aksine, konvergent evrim sonucunda ortaya çıkan analog karakterlerin, ortak ata nedeniyle paylaşılması söz konusu değildir ve bundan dolayı, filogenide yanıltıcı tahminler verebilir. **26.3** Canlıların tüm özellikleri, yaşam tarihinin bazı noktalarında ortaya çıkmıştır. Yeni bir özelliğin ilk kez ortaya çıkmış olduğu grupta, o özellik, o klada özgü olan paylaşılan türemiş karakterdir. Paylaşılan türemiş olan her karakterin ilk kez ortaya çıktığı grup belirlenebilir ve evrimsel tarihten anlam çıkarmada, iç içe yuvalanma modeli kullanılabilir. **26.4** Ortholog genler kullanılmalıdır; böyle genler için homoloji, türleşme olayından ortaya çıkar ve evrimsel geçmişi yansıtırlar. **26.5** Moleküler saatın anahtar varsayımı, nükleotidlerin birbirlerinin yerini alma olayının sabit hızla gerçekleştiği ve bu nedenle, iki DNA sekansı arasındaki nükleotid farklılıklarının sayısının, sekansların birbirlerinden farklılaşmaya başladıkları zamanla orantılı olduğudur. Moleküler saatler için bazı sınırlamalar: Hiçbir gen zamanı hassas bir şekilde belirtmez; doğal seçme belirli DNA değişikliklerini diğerlerine tercih ederek koruyabilir; nükleotidlerin birbirinin yerine geçme hızı, uzun zaman periyodu boyunca değişebilir (bu, moleküler saati kullanarak uzak geçmişte ortaya çıkmış olayları tahmin etmenin son derece muğlak olmasına neden olur); ve bazı genler, farklı organizmalarda farklı hızlarda değişim geçirebilir. **26.6** Genetik veriler, çoğu prokaryotun birbirleriyle olan farklılıklarının, ökaryotlarla olan farklılıklar kadar fazla olduğuna işaret etmektedir. Bu durum, canlıların üç ayrı "süper kingdom" ya da domain (Archaea, Bacteria, Eukarya) şeklinde gruplanmasının yerinde olacağına işaret etmektedir. Bu veriler aynı zamanda, daha önce kullanılan Monera kingdomunun (tüm prokaryotik canlıları içermekteydi), biyolojik anlamının olmadığı ve terk edilmesi gerektiğine işaret etmektedir. Daha sonra elde edilen genetik ve morfolojik veriler, eski Protista kingdomunun (öncelikle birhücreli organizmaları içermekteydi), polifiletik olduğundan dolayı kullanılmasının terk edilmesi gerektiğine işaret etmektedir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b **2.** d **3.** a **4.** d **5.** d **6.** c **7.** d



9. (c) Ağaç (a), yedi tane evrimsel değişiklik isterken ağaç (b) dokuz tane evrimsel değişiklik istemektedir. Böylece ağaç (a), daha parsimoniktir; çünkü daha az sayıda evrimsel değişiklik istemektedir.

Bölüm 27

Şekil Soruları

Şekil 27.10 Glukoz metabolizmasını etkileyen genlerin ifadesi ya da dizilimi değişmiş olabilir; hücrenin artık gereksinim duymadığı süreçlerden sorumlu genler de değişmiş olabilir. **Şekil 27.11** Konakçı ve alıcı hücreler farklı türlerin üyeleri olduklarında, transdüksiyon yatay gen transferi ile sonuçlanır. **Şekil 27.16** Termofiller çok sıcak ortamlarda yaşadıklarından, enzimleri diğer organizmalarınkilerden çok daha yüksek sıcaklıklarda da normal çalışmayı sürdürür. Ancak, termofillerin enzimleri düşük sıcaklıklarda diğer organizmalarınkiler kadar düzgün çalışamayabilir. **Şekil 27.18** Grafikten, bitkinin alımı, 1, 2, ve 3 no.lu türler için sırasıyla 0.7, 0.6, ve 0.95 (mg K) olarak tahmin edilebilir. Bu değerlerin ortalaması 0.75 mg K dır. Bakterilerin her hangi bir etkisi bulunmasaydı, 1, 2, ve 3 no.lu suşların bitki K alımı yaklaşık 0.5 mg K olacaktı ki, bu da bakteri içermeyen toprakta yetişen bitkilerin değeridir.

Kavram Kontrolü 27.1

1. Adaptasyonlar, kapsül (prokaryotları konakçının bağışıklık sitemine karşı korur) ve endosporlardır (hücrelerin zor koşullara dayanmasını ve düzeldiğinde yeniden çimlenmesini sağlarlar). **2.** Prokaryotik hücreler genel olarak, ökaryotiklerdeki içsel bölümleşmeyi içermezler. Prokaryotik genomlar, ökaryotik genomlardan daha az DNA ya sahiptirler ve bu DNA'nın çoğu, zarla çevrili hakiki bir çekirdek yerine, bir nükleoid içinde yer alır. Buna ek olarak, birçok prokaryotun birkaç gen içeren, halkasal yapıda, plazmid denilen küçük DNA parçacıkları vardır. **3.** Kloroplastlar gibi plastidlerin, endosimbiyotik fotosentetik bir prokaryottan evrimleştiği düşünülmektedir. Daha özgül olarak, Şekil 26.21 de gösterilen filogenetik ağaç, plastidlerin siyanobakterilerle yakın akraba olduklarını ortaya koymaktadır. Böylece, kloroplastların tilakoid zarlarının, siyanobakterilerinkine çok benzediği, çünkü, kloroplastların bir siyanobakter endosimbiyontundan evrimleştiği kuramını söyleyebiliriz.

Kavram Kontrolü 27.2

1. Prokaryotların çok büyük populasyonlara sahip olmalarının bir nedeni de, kısa sürede yeni nesil vermeleridir. Prokaryotik populasyonlardaki bireylerin çok sayıda olması, binlerce bireydeki herhangi bir gende yeni mutasyonların olma olasılığını artırarak, populasyona oldukça önemli oranda genetik çeşitlilik kazandırmaktadır. **2.** Transformasyonda, çıplak ve yabancı DNA, çevreden bakteri hücresince alınmaktadır. Transdüksiyonda, bakteri genleri fajlar tarafından bir bakteri hücresinden diğerine taşınır. Konjugasyonda, plazmid ya da kromozomal DNA, iki hücre arasında geçici olarak kurulmuş bir çiftleşme köprüsü aracılığıyla doğrudan aktarılmaktadır. **3.** Konjugasyon yapma yeteneği olan bireyleri içeren bir populasyon, daha başarılı olacaktır; çünkü, bazı bireyleri yeni gen dizilimlerine sahip rekombinant hücreler oluşturacaklardır ve bunlar da yeni çevrelerde avantaj yaratacaktır. **4.** Evet. Antibiyotiklere direnç genleri patojen bir bakteriden olmayana (transformasyon, transdüksiyon ya da konjugasyon yoluyla) aktarılabilir; bu da patojeni insan sağlığı için daha tehdit edici yapar. Genelde, transformasyon, transdüksiyon ve konjugasyon, direnç genlerinin yayılmasında artışa neden olur.

Kavram Kontrolü 27.3

1. Bir fototrof, enerjisini ışıktan sağlarken, bir kemotrof kimyasal kaynaklardan sağlar. Bir ototrof karbon kaynağı olarak CO_2'nin bir formunu kullanırken, bir heterotrof, glukoz gibi organik maddeleri kullanır. Böylece, dört tip beslenme bulunmaktadır: fotoototrofik, fotoheterotrofik, (sadece prokaryotlara özgü) kemoototrofik, (sadece prokaryotlara özgü) ve kemoheterotrofik. **2.** Kemoheterotrofide, bakteri, ışık olmadığından kimyasal kaynaklara gereksinim duymaktadır ve CO_2 dışında (ya da ilgili bir bileşik, bikarbonat gibi) bir karbon kaynağını kullanıyorsa heterotrof olmalıdır. **3.** Eğer insanlar azotu tespit edebilselerdi, proteinlerini atmosferik N_2'den yapabilirler ve et, balık ya da soya gibi yüksek proteinli besinleri yemelerine gerek kalmazdı. Ancak, beslenmemizde yine de bir karbon kaynağı, mineraller ve suyun yer alması şarttır. Böylece, tipik bir yemek, karbon kaynağı olarak karbonhidratlar, gerekli mineraller için de (aynı zamanda ek karbon kaynağı) sebze ve meyveler içermelidir.

Kavram Kontrolü 27.4

1. Moleküler sınıflandırmadan önce taksonomistler, prokaryotları evrimsel ilişkileri açığa çıkarmayan fenotipik özelliklerine göre sınıflandırıyorlardı. Özellikle DNA için yapılan moleküler karşılaştırmalar, prokaryotik nesillerde anahtar ayrılmaları işaret etmektedir. **2.** Genetik araştırmalar, organizmaları laboratuvarda üretmeden daha önceden bilinmeyen prokaryotik türlerin geniş çeşitliliğini ortaya koymuştur. Zamanla, genetik araştırmalarla bulunan yeni türler, prokaryotik filogeni ile ilgili anlayışımızı önemli ölçüde değiştirecektir. **3.** Halen, bütün bilinen metanojenler, Euryarchaeota grubundaki Archaea içinde yer almaktadır; bu da, bu eşsiz metabolik yolun Euryarchaeota içindeki atasal türlerden geldiğini önermektedir. Bacteria ve Archaea milyarlarca yıldır ayrı evrimsel basamaklardan gelmektedir; Bacteria domaininden bir metanojenin keşfi, H_2'nin oksidasyonu için CO_2'nin kullanılması adaptasyonunun iki kez evrimleştiğini (bir kez Archaea'de (Euryarchaeota içinde) ve bir kez de Bacteria grubunda) düşündürmektedir. (yeni bulunmuş bir metanojen bakterinin bu metabolik yol için gerekli genleri, yatay gen transferi ile Archaea domainindeki bir metanojenden de almış olabileceği olasıdır. Ancak, yatay gen transferi, farklı domainlerdeki türler arasında geçişin ender olması ve çok sayıda genin söz konusu olması nedenleriyle pek olası görülmemektedir.)

Kavram Kontrolü 27.5

1. Prokaryotların küçük olmalarına karşın, yüksek sayıda olmaları ve metabolik yetenekleri, onların ekosistemlerde artıkların parçalanması, kimyasalların geri kazanılması ve besleyicilerin yoğunluğunu diğer organizmaların yararlanmasına hazırlamaları ile anahtar rol üstlenmelerine yol açmıştır. 2. Siyanobakteriler, fotosentezin aydınlık tepkimelerinde suyun parçalanmasıyla oksijen üretirler. Calvin döngüsü, havadan alına CO_2'yi, daha sonra şekerlere dönüştürmek üzere organik moleküllere yerleştirir.

Kavram Kontrolü 27.6

1. Örnek yanıtlar: Yoğurt, ekşi mayalı ekmek ya da peynir gibi fermente yiyecekler tüketmek; kirli su arıtımıyla temiz su elde etmek; bakterilerce oluşturulan ilaçlar almak. 2. Hayır. Eğer zehir ekzotoksin olarak salgılanmışsa, canlı bakteriler başka bir kişiye aktarılabilir. Fakat, eğer zehir bir endotoksinse, aynısı yine geçerlidir, sadece bu durumda aktarılmış canlı bakteriler, daha önce zehri salgılamış (şimdi ölü olan) bakterilerden üremiş olanlardır. 3. İnsan bağırsağında yaşayan çok sayıdaki prokaryot türünden bazıları, besin kaynakları (yediğiniz besinlerde) için birbirleriyle rekabet ederler. Farklı prokaryot türlerinin değişik adaptasyonları olduğundan, beslenme tarzındaki bir farklılık, hangi türlerin daha hızlı üreyeceğine etki yaparak türlerin sayısında değişikliğe yol açar.

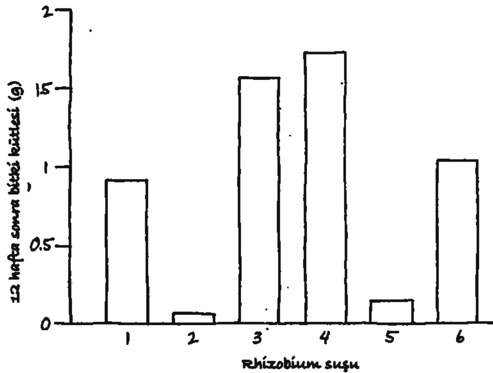
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

27.1. Prokaryotlar küçüktür, bölünme zamanları kısadır, ve populasyonları trilyonlarca bireyden oluşabilir. Bunun sonucu olarak, prokaryot populasyonları kısa sürede önemli ölçüde evrimleşerek, birçok çevre koşuluna uyum gösterebilirler. Prokaryotların çok değişik ortamlarda yaşayabilmelerini sağlayan özgül yapısal özellikler arasında hücre duvarları (şekil verme ve koruma sağlama), kamçı (yönlenmiş hareket sağlama) ve endospor oluşturma yeteneği (zor koşullara dayanma) sayılabilir. Prokaryotlar ayrıca, onların aşırı sıcak ya da tuzlu ortamlar gibi farklı çevrelerde yaşamalarını sağlayan biyokimyasal adaptasyonlara da sahiptirler. 27.2 Prokaryotlar çok hızlı ürerler ve populasyonları trilyonlara ulaşabilir. Bunun sonucu olarak da, mutasyonların ender olmasına karşın, belirli gen bölgelerinde mutasyona uğramış binlerce yeni birey ortaya çıkar. Buna ek olarak, prokaryotların eşeysiz üremeleri, yavru bireylerin büyük çoğunluğunun ebeveynleriyle aynı genetik yapıda olmalarına yol açar ancak, populasyonlarında transformasyon, transdüksiyon ve konjugasyon yoluyla genetik çeşitlenme sağlanır. Üremeyle ilintili olmayan bu süreçler, farklı türlere ait bireyler arasında DNA aktarımını sağlayarak genetik çeşitliliğe yol açar. 27.3 Prokaryotların metabolik adaptasyonları son derece geniştir. Grup olarak, dört tip beslenmeyi de (fotoototrofi, kemoototrofi, fotoheterotrofi ve kemoheterotrofi) gösterirler. Prokaryotlar ayrıca çeşitli formlardaki azotu metabolize edebilirler (ökaryotların aksine) ve aynı türden ya da farklı türden bireylerle sıklıkla işbirliği yaparlar. 27.4 Şekil, hareketlilik ya da beslenme tipi gibi fenotipik kriterler, prokaryotların evrimsel geçmişi hakkında çok açık bilgi vermez. Tam tersine, moleküler veriler ana prokaryot grupları arasındaki ilişkileri açığa kavuşturmuştur. Moleküler veriler aynı zamanda araştırıcıların çevreden doğrudan gen örneklemesi yapabilmelerini sağlamış ve bu tip genleri kullanarak yeni ana prokaryot grupları keşfetmelerine yol açan filogeniler oluşturmalarını sağlamıştır. 27.5 Prokaryotlar, yaşamın dayandığı kimyasal döngülerde anahtar roller üstlenirler. Örneğin, prokaryotlar, ölülerin ve artık maddelerin parçalanmasında görev alarak, çevreye besleyicilerin karışmasını ve diğer organizmalarca kullanılmasını sağlarlar. Prokaryotlar ayrıca, inorganik bileşikleri diğer organizmaların kullanabileceği formlara dönüştürürler. Ekolojik ilişkilerinde saygılı bir tavır sergileyerek, birçoğu başka türlerle yaşamları destekleyen mutualizmler oluştururlar. Hidrotermal deliklerdeki topluluklar gibi bazı durumlarda, prokaryotların etkinlikleri yüzlerce başka türün bağımlı olduğu enerji kaynakları sağlarlar; prokaryotların eksikliği halinde, topluluk çöker. 27.6 İnsan sağlığı, bağırsaklarımızda yaşayan ve bizim sindiremediğimiz besinleri sindirmemize yardımcı olan çok sayıdaki mutualistik prokaryotla olan işbirliğine bağlıdır. İnsanlar ayrıca, çok sayıda yararlı ürünü, prokaryotların hayret uyandıracak derecedeki metabolik yeteneklerini kullanarak elde etmektedirler. Prokaryotların olumsuz etkileri de öncelikle hastalık oluşturan bakteriyel patojenlerden kaynaklanmaktadır.

Kavradıklarınız Test Ediniz

1.e 2.a 3.d 4.d 5.b 6.a

8. (a)



(b) Bazı *Rhizobium* suşları, bitki büyümesini uyarmakta diğer *Rhizobium* suşlarından çok daha fazla etkilidir; en az etkili suşların çok az olumlu etkileri (bu suşlarla büyüme, *Rhizobium* yokluğundaki büyümeden çok az farklıdır) vardır. Etkisiz suşlar, bitki büyümesini sınırlayacak düzeyde çok az azot aktarımı yapabilirler.

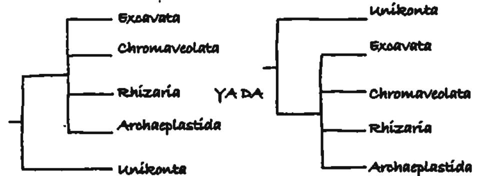
Bölüm 28

Şekil Soruları

Şekil 28.10 Merozoitler, haploid sporozoitlerin eşeysiz (mitotik) hücre bölünmesiyle üretilir; benzer şekilde, gametositler de merozoitlerin eşeysiz hücre bölünmesiyle üretilir. Onun için, bu üç evrede yer alan bireyler aynı gen takımına sahiptirler ve onlar arasındaki morfolojik farklılıklar, gen ifadesindeki değişikliklerden kaynaklanmaktadır. Şekil 28.16 Diyagramdaki sperm hücreleri, tek bir erkek gametofitteki hücrelerin eşeysiz (mitotik) olarak bölünmesiyle üretilir; erkek gametofitin kendisi, tek bir zoosporun eşeysiz (mitotik) olarak bölünmesiyle meydana getirilmiştir. Böylece, sperm hücrelerinin tümü, tek bir zoospordan gelmektedir ve bu nedenle genetik olarak birbirlerinin aynıdır. Bununla birlikte, erkek gametofit, tek bir zoospordan gelen tüm gametleri üretmiştir; oysa dişi gametofit, farklı zoosporlardan gelişen yumurtaları üretmiştir. Zoosporlar mayoz bölünme ile oluşturulur; onun için her zoospor genetik olarak bir diğerinden farklıdır. Bu nedenle sperm hücreleri (geriye doğru tek bir zoospora kadar izleri sürülebilir), yumurta hücrelerinden (geriye doğru ayrı zoosporlara kadar izleri sürülebilir) genetik olarak farklıdırlar. Şekil 28.22 Daire içerisine alınması gereken evre, evre 6'dır; bu evrede olgunlaşmış hücre mitoz geçirir ve dört ya da daha fazla sayıda yavru hücre meydana getirir. Evre 7'de zoosporlar, sonunda olgun haploid hücrelere gelişir; fakat, onlar yeni kardeş hücre üretmezler. Aynı şekilde, evre 2'de, olgunlaşmış hücre gamete gelişir, fakat yeni kardeş hücre üretmez. Şekil 28.23 Eğer varsayım doğruysa, o zaman, bu sonuçlar, DHFR-TS gen kaynaşmasının ökaryotların dört süper grubunun (Excavata, Chromalveolata, Rhizaria ve Archaeplastida) üyeleri tarafından paylaşılan türemiş bir özellik olabileceğine işaret eder. Ancak, eğer varsayım doğru değilse, gen kaynaşmasının varlığı ya da yokluğu, filogenetik geçmiş hakkında çok az şey anlatabilir. Örneğin, eğer genler birçok kez kaynaşmışsa, gruplar, ortak atadan daha ziyade konvergent evrim nedeniyle özelliği paylaşabilir. Eğer genler ikincil olarak ayrılmışsa, böyle ayrılmış bir grup, diğer dört süper gruptan biri içerisine doğru olarak yerleştirilmek yerine Unikonta içerisine (yanlış olarak) yerleştirilebilirdi. Şekil 28.28 Eğer küresel ısınma nedeniyle diyatom populasyonları azalacak olursa, yüzey sularından derin okyanus tabanına daha az karbon dioksit "pompalanacaktır". Sonuç olarak atmosferdeki karbon dioksit miktarı artabilecektir; böylece potansiyel olarak küresel ısınmayı daha fazla etkileyecektir. Eğer bu süreç devam ederse, pozitif geribildirim olayı, diyatom populasyonlarının düşmesine neden olan küresel ısınmayla sonuçlanacaktır; böylece ilave ısınmaya yol açarak diyatom populasyonlarının gittikçe azalmasına neden olacaktır.

Kavram Kontrolü 28.1

1. Örnek yanıt: Protistler, birhücreli, koloni şeklindeki ve çok hücreli organizmaları; foto ototrofları, heterotrofları ve miksotrof organizmaları; eşeyli, eşeysiz ya da her iki şekilde üreyen organizmaları; morfolojik olarak çok çeşitlilik gösteren ve farklı koşullara uyum sağlamış organizmaları kapsamaktadır. 2. Güçlü kanıtlar, ökaryotların mitokondriyi edinirken bir ilkin ökaryotun bir alfa proteobakteriyi yuttuktan sonra onunla endosimbiyotik birlik oluşturmuş olduğuna işaret etmektedir. Benzer şekilde, kırmızı ve yeşil alglerdeki kloroplastların, bir eski heterotrof ökaryot tarafından yutulan fotosentetik siyanobakterilerden türemiş olduğu görülmektedir. İkincil endosimbiyoz da önemli rol oynamıştır: Çeşitli protist soy hatlarındaki plastidler, birhücreli kırmızı ya da yeşil alglerin yutulmasıyla kazanılmıştır. Değiştirilmiş ağaç aşağıdaki gibidir:



Kavram Kontrolü 28.2

1. Onların mitokondrileri, elektron taşıma zincirine sahip değildir ve oksijenli solunumda işlev yapamazlar. 2. Bilinmeyen protist, öglenalardan daha çok diplomonadlara daha yakın akraba olduğundan, diplomonadlardan daha sonra ortaya çıkmış ve parabasalidler Euglenozoa üyelerinden dallanmış olmalıdır. Ayrıca, bilinmeyen tür, tamamıyla işlevsel olan mitokondriye sahip olduğundan – henüz diplomonadlar ve parabasalidler sahip değil- bilinmeyen tür, büyük olasılıkla, diplomonadlar ve parabasalidlerin son ortak atasından daha önce ortaya çıkmıştır.

Kavram Kontrolü 28.3

1. Bazı DNA verileri, Chromalveolata'nın monofiletik grup olduğuna işaret etmektedir; fakat başka DNA verileri, bu sonucu desteklemede başarısızdır. Monofiletiklik durumunun desteklenmesinde, gruptaki birçok tür için, onların plastidlerinin yapısı ve plastid DNA'larının sekansı, grubun ikincil endosimbiyoz olayıyla (bu olayda kırmızı alg yutulmuştur) meydana geldiğini göstermektedir. Ancak, grup içerisinde plastidden tamamıyla yoksun olan diğer türler, ikincil endosimbiyoz hipotezini test etmeyi zora sokmaktadır. 2. Plastid DNA'sının, siyanobakterilerin kromozom DNA'sına daha fazla benzerlik gösteriyor olması, ökaryot plastidlerinin (listelenmiş ökaryotik gruplarda yer alanlarda bulunanlar gibi), ökaryotun siyanobakteriyi yutmasıyla gerçekleşmiş olan endosimbiyoz olayı sonucunda meydana gelmiş olduğu hipotezi iyi bir şekilde destekler. Eğer plastid, siyanobakteriden köken aldıysa, onun DNA'sı da bakteri DNA'sından köken ala-

caktır. 3. Şekil 13.6b. Döl almaşına sahip olan algler ve bitkiler, çok hücreli haploid evreye *ve* çok hücreli diploid evreye sahiptir. Diğer iki yaşam döngüsünde, ya haploid evre ya da diploid evre bir hücrelidir.

Kavram Kontrolü 28.4

1. Foraminifer kabukları kalsiyum karbonat ile sertleştirildiğinden, denizel sedimentler ve tortul kayaçlar içerisinde uzun süre kalabilen fosiller oluştururlar. 2. Konvergent evrim. Farklı organizmalar, benzer yaşam tarzlarına uyum sonucunda benzer morfolojik uyumlar sergilemektedir. 3. Fotosentez sırasında, aerobik algler O_2 üretir ve CO_2 kullanır. O_2, ışık reaksiyonları tarafından üretilir; CO_2 ise Calvin döngüsünde kullanılır (şekerler, bu döngünün son ürünüdür). Hücre solunumu gerçekleştiren aerobik algler, bu olayda O_2 kullanır ve atık olarak CO_2 üretir.

Kavram Kontrolü 28.5

1. Birçok kırmızı alg, fikoeritrin denen yardımcı pigmenti içerir, bu pigment, onlara kırmızımsı renk verir ve nispeten derin olan kıyı sularında fotosentez yapmalarına izin verir. Aynı zamanda, kahverengi alglerin aksine kırmızı algler, yaşam döngülerinde kamçılı evreye sahip değildir ve döllenmek üzere gametlerin bir araya getirilmesinde su akıntılarına bağımlıdırlar. 2. *Ulva*'nın tallusu, çok sayıda hücre içerir ve tallus, yaprak benzeri yapıya ve kök benzeri yapıya farklılaşmıştır. *Caulerpa*'nın tallusu, aralarında hücre çeperi bulunmayan çok çekirdekli filamentlerden meydana gelmiştir; böylece, o aslında çok iri bir hücredir. 3. Kırmızı algler, yaşam döngülerinde kamçılı evreye sahip değildir, onun için gametlerin bir araya getirilmesinde su akıntılarına bağımlıdırlar. Onların biyolojilerinin bu özelliği, karasal ortamda üreme zorluğunu artırabilir. Buna zıt olarak, yeşil alglerin gametleri kamçılıdır; bu, onların bu ince su tabakası içerisinde yüzmesini olası kılar. Ayrıca, yeşil alglerin çeşitli türleri sitoplazmalarında, yoğun güneş ışığına ve diğer karasal koşullara karşı organizmayı koruyan bileşiklere, hücre duvarına ya da zigot kılıfına sahiptir. Böyle bileşikler, yeşil alglerden türeyen canlıların karasal ortamlarda yaşayabilme şansını artırmış olabilir.

Kavram Kontrolü 28.6

1. Amoebozoa üyeleri, lob biçiminde yalancı bacaklara sahiptir, oysa foraminiferlerin yalancı bacakları iplik şeklindedir. 2. Cıvıksı mantarlar, sporların dağılmasına yardım eden spor keselerini üretmeleri nedeniyle mantarlara benzerler; hareketli olmaları ve besinleri yemeleri bakımından hayvanlara benzerlik gösterirler. Bununla birlikte, cıvıksı mantarlar, mantarlar ve hayvanlardan ziyade Gymnamoeba ve Entamoeba gruplarına daha yakın akrabadır. 3. Destekler. Unikonta üyeleri, birçok Excavata üyesinin paylaştığı özgün hücre iskeleti özelliklerinden yoksundur (bakınız Kavram 28.2). Böylece, eğer Unikonta, diğer ökaryotlardan (Şekil 28.232de görüldüğü gibi) dallanan ilk ökaryot grubuysa, ökaryot ortak atanın, günümüzdeki birçok Excavata üyesinde bulunan hücre iskeleti özelliklerine sahip olma olasılığı azdır. Böyle bir sonuç, birçok Excavata üyesinin hücre iskeleti özelliklerini paylaşmasının, onların Excavata gibi monofiletik bir grubun üyeleri olması nedeniyle olduğu olgusunu kuvvetlendirmektedir.

Kavram Kontrolü 28.7

1. Fotosentez yapan protistler sucul besin ağının kaidesinde yer aldığından, birçok sucul organizma besin bakımından doğrudan ya da dolaylı olarak onlara bağımlıdır. (Ayrıca, Dünya'da fotosentezle üretilen oksijenin önemli bir yüzdesi, fotosentetik protistler tarafından meydana getirilmektedir). Protistler, diğer canlılarla mutualistik ve parazitik ilişkiler kurarlar. Örneğin, fotosentez yapan dinoflagellatlar mercan polipleriyle karşılıklı yararlanmaya dayalı simbiyotik ilişki kurar; parabasalidler, termitlerle mutualistik simbiyotik ilişki kurar ve bir oomycet olan *Phytophthora ramorum,* meşe ağaçlarının parazitidir. 3. Mercanlar, beslenmek için bünyelerindeki dinoflagellatlara bağımlıdır; böylece, mercanların ağarmasının, mercanların ölmesine neden olacağı tahmin edilecektir. Mercanlar öldüğünde ise, mercan yiyen balıklar ve diğer türler için daha az yiyecek mevcut olacaktır. Sonuç olarak, bu türlerin populasyonları, azalabilir; onların azalması da onlarla beslenen avcı türlerin populasyonlarının düşmesine yol açabilir.

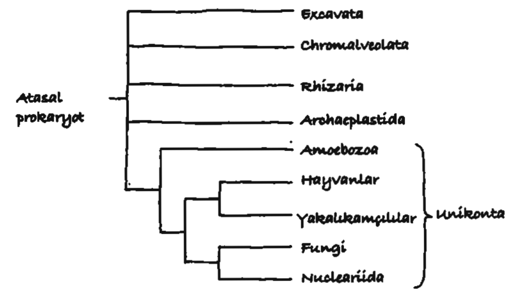
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

28.1 Örnek yanıtlar: Protistler, bitkiler, hayvanlar ve mantarlarların hücreleri, prokaryatların hücrelerinin aksine, çekirdeğe ve zarlı diğer organellere sahip olmaları bakımından benzerlik gösterirler. Zarla çevrili bu organeller, ökaryotların hücrelerini prokaryotların hücrelerinden daha karmaşık yapar. Protistler ve diğer ökaryotlar arasındaki farklılıklara gelince çoğu protist, hayvanların, bitkilerin ve çoğu mantarın aksine birhücrelidir. Protistler, aynı zamanda, diğer ökaryotlardakine göre beslenme bakımından daha fazla çeşitlilik gösterir. **28.2** Çoğu Excavata üyesi tarafından özgün bir hücre iskeleti özelliği paylaşılır. Ayrıca, Excavata'nın bazı üyeleri, gruba ismini veren "kazılmış" bir beslenme oluğuna sahiptir. DNA kanıtları, Excavata'yı bir grup olarak kuvvetlice desteklemez ya da kabul etmez. Özetle, grup için kanıtlar, nispeten zayıftır. **28.3** Grubun ortak atasının, kırmızı alg kökenli plastide sahip olduğu sonucuna varabiliriz. Böylece, Chromalveolata üyelerinin ya plastidlere sahip olduklarını ya da evrimsel süreçte plastidlerini kaybetmiş olduklarını bekleriz. **28.4** Ana alt gruplar, Radiolaria üyeleri, foraminiferler ve Cercozoa üyeleridir. Onlar, DNA benzerliklerine göre bir klad içinde toplanmışlardır. **28.5** Kırmızı algler, yeşil algler ve karasal bitkiler, aynı süper grup içerisine yerleştirilmiştir; çünkü önemli kanıtlar, bu organizmaların hepsinin aynı atadan türediğine işaret etmektedir; bu ata, siyanobakteriyi bünyesine simbiyotik olarak almış eski bir heterotrof protisttir. **28.6** Unikonta grubu, birçok protistin yanı sıra hayvanlar ve mantarları içeren ökaryotların oldukça çeşitlilik gösteren bir grubudur. Unikonta içerisindeki protistlerin çoğu, Amoebozoa üyeleridir; amiplerin oluşturduğu klad, lob ya da tüp şeklinde yalancı bacaklara (Rhizaria üyelerinde bulunan iplik şeklindeki yalancı bacaklara zıt olarak) sahiptir. Unikonta içerisindeki diğer protistler, funguslara ve hayvanlara daha yakından akraba olan bazı grupları içermektedir. **28.7** Örnek yanıt: Ekolojik bakımdan önemli olan protistler, fotosentetik dinoflagellatları içerir; bu organizmalar, kendi simbiyotik partnerlerine önemli enerji kaynağı sağlar; mercanlar, mercan resiflerini inşa ederler. Diğer önemli birhücreli simbiyontlar arasında, termitlere odunu sindirme yeteneği veren protistler yer alır; *Plasmodium* ise sıtma hastalığına neden olan patojendir. Diyatomlar gibi fotosentetik protistler, sucul komünitelerde en önemli üreticiler arasındadır; sucul ortamlardaki diğer birçok tür besin açısından onlara bağımlıdır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d **2.** b **3.** c **4.** e **5.** d **6.** d

7.



İnsanlarla nispeten yakın zamandaki ortak atayı paylaşan patojenler, insanlar ile metabolik ve yapısal özellikleri de paylaşmalıdır. İlaçlar, patojenin metabolizmasını ya da yapısını hedef aldıklarından dolayı, patojene zarar veren fakat hastaya zarar vermeyen ilaçların geliştirilmesi olayında, çok yakın evrimsel geçmişi paylaştığımız patojenlere karşı ilaç geliştirme en zor olanı olmalıdır. Zaman içerisinde geriye doğru çalışarak, insanın farklı taksonlar içerisinde yer alan patojenlerle paylaştığı ortak ataların sırasını belirlemede filogenetik ağacı kullanabiliriz. Bu işlem, bizi şöyle bir tahmine götürecektir: hayvanların çeşitli patojenleriyle savaşmak için ilaç geliştirmedeki zorluk derecesi, en zor olan Chaonoflagellate patojenlerine karşı geliştirilecek olan ilaçtan başlayıp, fungus ve nukleariid patojenlerine, Amoebozoa üyelerine, diğer protistlere ve prokaryotlara karşı geliştirilecek olanlara doğru azalacaktır.

Bölüm 29

Şekil Soruları

Şekil 29.5 Şekil 13.6b'deki yaşam döngüsü döl almaşlarına sahiptir; diğerleri sahip değildir. Hayvanların yaşam döngüsünün aksine (Şekil 13.6a), döl almaşlarında mayoz sonucu sporlar üretilir, gametler üretilmez. Daha sonra bu sporlar mitoz sonucu tekrarlanan bir şekilde bölünür ve sonuçta gametleri üreten çok hücreli haploid bir birey oluşur. Hayvanların yaşam döngüsünde çok hücreli bir haploid evre bulunmaz. Döl almaşlarına sahip bir yaşam döngüsü çok hücreli bir diploid evreye de sahiptir. Buna karşılık Şekil 13.6c'de gösterilen yaşam döngüsünde diploid evre görülmez. **Şekil 29.8** Evet. Şekilde gösterildiği gibi, her biri birleşen sperm hücresi ve yumurta hücresi aynı sporofit tarafından üretilen sporların mitoz bölünnmesi sonucu oluşur. Bununla birlikte, bu sporlar birbirlerinden kalıtsal olarak farklıdır. Çünkü mayozla üretilirler. Mayoz, yavru hücreler arasında kalıtsal bir varyasyona neden olan bir bölünme şeklidir. **Şekil 29.10** Yapraksı karayosunları, ekosistemden azot kaybını azalttığından, yapraksı karayosunundan sonra toprağa yerleşen tür, diğerlerine göre, olasılıkla topraktaki yüksek azottan yararlanacaktır. Azot kullanılabilirliğinin artması bu türlere yarar sağlayabilir. Çünkü, azot çoğunlukla kıt olan gerekli bir mineraldir. **Şekil 29.13** Spermlerini rüzgarla yayan bir eğrelti döllenmek için suya gereksinim duymayacaktır. Bu durum, eğreltinin kurak bir ortamda yaşaması halinde ortaya çıkacak güçlüğü ortadan kaldıracaktır. Eğrelti aynı zamanda toprak üstünde sperm üretmenin bir kuvvetli baskısı altında kalacaktır (bazı eğrelti gametofitlerinin toprağın altında olduğu yerlerde, şu anki durumun aksine). **Şekil 29.16** Bu ormanda baskın olan kibritotu ağaçları üremeyince, kısa yaprakların (mikropiller) örttüğü sırıklara benzeyecektir. Ağaçların tepe kısmında dallanmış bir örtüye sahip olmadıklarından, orman çok açık olacak ve orman tabanına önemli miktarda ışık ulaşacaktır.

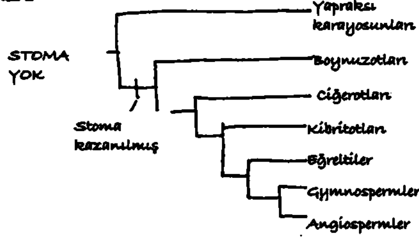
Kavram Kontrolü 29.1

1.Karasal bitkiler sadece charophyteler ile ortak bazı özellikleri paylaşırlar: selüloz sentezleyen kompleks halkaları, peroksizom enzimlerinin varlığı, sperm yapısında benzerlik ve hücre bölünmesi sonrasında fragmoplast oluşumu. Nukleus ve kloroplast genlerinin karşılaştırılması da ortak bir ataya işaret etmektedir. 2. Sporopollenin ile sağlamlaştırılmış spor çeperleri (acımasız çevre koşullarına karşı koruma sağlar); çok hücreli bağımlı embriyo (gelişmekte olan embriyoya besin maddesi sağlar ve korur); kutikula (su kaybını azaltır) 3. Yaşam döngüsünde çok hücreli bir diploid evre gamet üretmez. Bunun yerine, hem erkek ve hem de dişiler mayozla haploid sporlar üretir. Bu sporlar çok hücreli erkek ve dişi haploid evreleri oluşturacaktır- aslında bizim sahip olduğumuz tek hücreli haploid evrelerden (sperm ve yumurta) büyük bir değişiklik. Çok hücreli haploid evreler gametleri oluşturacak ve eşeysel üreyecektir. İnsan yaşam döngüsünün çok hücreli haploid evresindeki bir birey bize benzeyebilir ya da tamamen farklı gözükebilir. 4. Karasal bitkiler, iletim demetli bitkiler ve tohumlu bitkiler monofiletiktir. Çünkü bu grupların her biri grubun ortak atasını ve ortak atadan kökenlenenlerin hepsini içerir. Diğer iki bitki sınıfını oluşturan iletim demetsiz bitkiler ve iletim demetli tohumsuz bitkiler parafiletiktir: bu gruplar, grubun en son ortak atasından kökenlenenlerin hepsini içermezler.

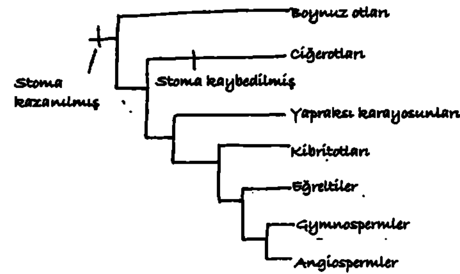
Kavram Kontrolü 29.2

1. Karayosunlarında (bryophyteler) bir damarlı iletim sistemi bulunmaz. Bu bitkilerin yaşam döngüsünde sporofitlerden çok gametofitler bulunur. 2. Yanıtlar aşağıda verilmiştir: Protonemanın geniş yüzey alanı, su ve minerallerin absrobsiyonunu arttırır; vazo şeklindeki arkegonyum döllenme sırasında yumurtaları korur ve besin maddelerini plasental transfer hücreleri ile embriyoya taşır; sap şeklindeki seta besin maddelerini gametofitten sporların üretildiği kapsüle aktarır; peristom sporların göreceli saçılışını sağlar; stomalar su kaybını en aza indirirken CO_2/O_2 alışverişine izin verir; hafif sporlar rüzgar tarafından kolaylıkla dağıtılır.

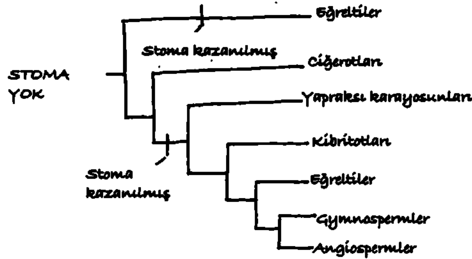
3. Hipotez 1



Hipotez 2



Hipotez 3

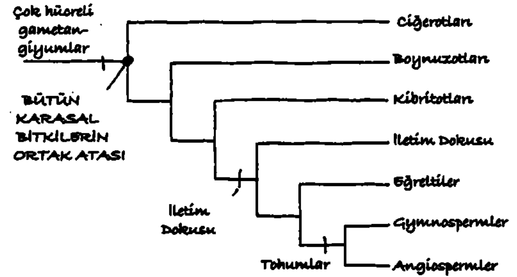


Kavram 29.3

1.Kibritotları mikrofillere, buna karşılık tohumlu bitkiler ve ptereophyteler (eğreltiler ve akrabaları) megafillere sahiptir. Pterophyteler ve tohumlu bitkiler aynı zamanda kibrit otlarında bulunmayan diğer özellikleri de paylaşırlar. Örneğin, boyun uzatılması ve mevcut bir kök boyunca çeşitli noktalarda yeni kök dallarının oluşumunun başlaması bunlar arasındadır. 2. Hem iletim tohumlu bitkiler ve hem de karayosunlarının spermi kamçılıdır ve döllenme için neme gereksinim duyar. Bu ortak özellik bu türler için kurak ortamlarda risk yaratır. Anahtar farklılıklarla ilgili olarak, iletim demetli tohumsuz bitkiler ligninleşmiş ve iyi gelişmiş iletim dokusuna sahiptirler. Bu özellik sporofitin uzunluğuna büyümesini sağlar ve Dünya üzerindeki yaşamı değiştirmiştir (ormanları oluşturarak).İletim demetli tohumsuz bitkiler aynı zamanda gerçek yapraklar ve köklere sahiptir. Karayosunları ile karşılaştırıldığında, fotosentez için yüzey alanını arttırır ve topraktan besin maddelerini alma yeteneklerini arttırır. 3. Eğer kibritotları ve eğreltiler bir klad oluştursaydı, eğreltiler ve tohumlu bitkilerin paylaştığı özellikler iletim demetli bütün bitkilerin ortak atalarında bulunabilirdi. Fakat bu yapılar kibritotlarında bulunmayacaktı. Buna alternatif olarak, bütün iletim demetli bitkilerin ortak atasında eğreltiler ve tohumlu bitkilerde ortak olan özellikler bulunmayabilirdi; bu durumda, eğreltiler ve tohumlu bitkiler bu özellikleri konvergent evrimin bir sonucu olarak paylaşacaklardı. 4. Eşeyli üremede kalıtsal varyasyonun oluşmasına üç mekanizma katkı yapar: kromozomların bağımsız olarak birbirine karışması, krosing-over ve rasgele döllenme. Eğer döllenme aynı gametofitin gametleri arasında ortaya çıksaydı, bütün yavrular kalıtsal olarak aynı olacaklardı.. Bir gametofit tarafından üretilen bütün hücreler- sperm ve yumurta hücreleri dahil- tek bir spordan kökenlendiğinden ve bu nedenle kalıtsal olarak aynı olduğundan, bu mümkündür. Kalıtsal varyasyon yukarıda sözü edilen ilk iki mekanizma tarafından oluşturulmaya devam edecektir. Fakat, eşeyli üreme sonucu oluşan kalıtsal varyasyonun miktarı azalacaktır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

29.1



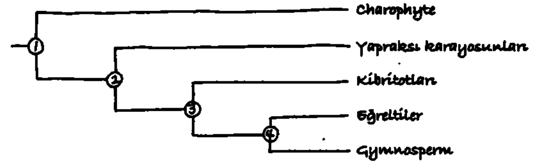
29.2 Bazı yapraksı karayosunları çıplak, kumlu topraklara yerleşerek bu düşük azot içeren bu ortamlarda azotun tutulumunu arttırırlar. Diğer yapraksı karayosunları ekosistemdeki azot kullanılabilirliğini arttıran azot fikse edici siyanobakterileri barındırır. *Sphagnum* isimli yapraksı karayosunu çoğunlukla turbaların (kısmen parçalanmış organik madde) en büyük bileşenidir. Kalın turba ile örtülü, turbalıklar olarak bilinen bataklık bölgeler geniş coğrafik bölgeleri kapsar ve büyük bir karbon kaynağı içerir. Turbalıklar büyük miktarlarda karbon biriktirerek- böylece, atmosferden CO_2' yi uzaklaştırarak- küresel iklimi etkiler. Böylece önemli ekolojik etkiler yaratır.

29.3 Ligninleşmiş iletim dokusu uzun boylu bir bitkinin yerçekimine karşı destek için gereksinim duyduğu dayanıklılığı sağlar. Ayrıca, bitkinin toprak üstü kısımlarına su ve besin maddelerinin taşınım yollarını oluşturur. Kökler, anahtar özellikteki diğer bir özelliktir. Bitkiyi toprağa bağlarlar ve boyuna uzayan bitkiye ek yapısal destek sağlarlar. Uzun boylu bitkiler kısa boylu bitkileri gölgeler. Bu şekilde ışık için rekabette onları elerler. Uzun boylu bir bitki, kısa boylu bir bitkiye göre, sporlarını daha uzaklara yayabildiğinden, kısa boylulara göre, uzun boylu bir bitkinin yeni habitatlara yerleşebilme olasılığı daha büyüktür.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

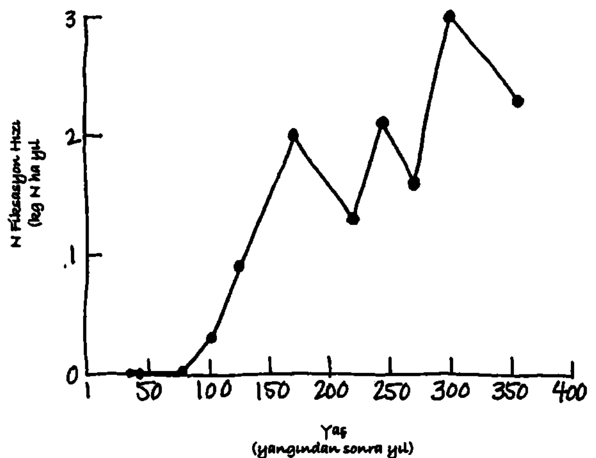
1.b 2.e. 3.d 4.c 5.a 6. a diploid; b. haploid; c. haploid, d. diploid; e. haploid 7. c

8. Ana bitki gruplarının evrimine ilişkin şu anki bilgilerimize dayanarak, burada gösterildiği gibi, filogenide dört dallanma noktası bulunmaktadır:



Charophyte ve karasal bitki kladına özgü kökenlenmiş karakterler (1. dallanma noktası ile gösterilmiştir) selüloz sentezleyen halka şeklindeki kompleksleri, peroksizom enzimlerini, kamçılı sperm yapısını ve fragmoplastı içermektedir. Karasal bitki kladına özgü kökenlenmiş karakterler (2. dallanma noktası) apikal meristemleri, döl almaşlarını, sporangiyumlarda üretilmiş çeperli sporları ve çok hücreli gametangiyumları içerir. İletim demetli bitki kladına özgü kökenlenmiş karakterler (3. dallanma noktası) sporofitin baskın olduğu yaşam döngülerini, gelişmiş iletim demeti sistemlerini (ksilem ve floem) ve iyi gelişmiş kök ve yaprakları içerir. Megafiller ve uzama büyümesi, eğreltiler ve tohumlu bitkiler kladına özgü kökenlenmiş karakterlerdir.

9.(a)



((b) Yangından sonra ilk 40 yılda azot fiksasyon oranları 0.01 kg ha yıl'dan daha düşüktür. Bu değer atmosfer kökenli azot miktarının %1'inden daha az idi. Bu nedenle, bir yangından sonra, ilk birkaç yılda, *Pleurozium* isimli yapraksı karayosunu ve barındırdığı azot fikse eden bakteriler ormana giren azot miktarı üzerinde nispeten az etkiye sahipti. Bununla birlikte, zamanla, *Pleurozium* ve simbiyotik, azot fikse eden bakterilerin önemi giderek arttı. Yangından 170 yıl sonra, yapraksı karayosunun örttüğü toprak yüzeyi yaklaşık %70 arttı. Bu durum, simbiyotik bakteri populasyonlarında bir artışa yol açtı. Bu bulgulardan öngörüleceği gibi, yaşlı ormanlarda, atmosfer kaynaklı olana göre, azot fiksasyonu ile çok daha fazla (%130-300) azot girişi olmaktadır.

Bölüm 30

Şekil Soruları

Şekil 30.2 Gametofitin sporofitin içinde tutulması gametofit içeren yumurtayı UV ışınlarından korur. UV ışınları mutajeniktir. Bu nedenle, bir sporofitin vücudunun içinde tutulan bir gametofitin ürettiği yumurta hücrelerinde daha az mutasyon oluşması beklenir. Mutasyonların çoğu zararlıdır. Dolayısıyla, embriyonun zindeliği artacaktır. Çünkü zararlı mutasyonları daha az sayıda embriyo taşıyacaktır. **Şekil 30.3** Üç generasyon. (1) mevcut sporofit (tohum kabuğunda ve sporun çeperini kuşatan megasporangiyum kalıntısında bulunan, 2n ploidi hücreleri); (2) dış gametofit hücreleri (besin kaynağında bulunan, n ploidi hücreleri); ve (3) bir sonraki generasyonun sporofiti (embriyoda bulunan, 2n ploidi hücreleri) **Şekil 30 6** Mitoz. Tek bir haploid megaspor çok hücreli, haploid bir gametofit oluşturmak için mitozla bölünür. (Benzer şekilde, tek bir haploid mikrospor çok hücreli erkek gametofit üretmek için mitozla bölünür.) **Şekil 30.12** Hayır. Eğer *Amborella* ve ilk ortaya çıkan angiospermler 150 milyon yıldan daha önce kökenlenmiş olsaydı, verilen dallanma sırası yine de doğru olabilirdi. Fakat o döneme ait angiosperm fosilleri henüz keşfedilmemiştir. Bu durumda, filogenide gösterilen angiospermlerin kökeni ile ilgili, 140 milyon yıllık bir süre doğru olmaz. **Şekil 30.16** Sıcaklıklar ve orman tabanına çarpan güneş ışığı miktarı olasılıkla artacaktır. Buna karşın, olasılıkla yağış azalacaktır. Bu değişikliklerin herbiri geriye kalan orman parçalarının uçlarında yaşayan oramn türleri üzerinde dramatik etkiler yaratatabilecektir.

Kavram Kontrolü 30.1

1.Yumurtaya ulaşmak için, tohumsuz bitkilerin kamçılı spermleri bir su filminin üzerinden yüzmesi gerekir. Bu nesafe çoğunlukla birkaç santimetreden daha fazla olmaz. Bunun aksine,m tohumlu bitkilerin spermi suya gereksinim duymaz. Çünkü rüzgâr ya da hayvan tozlaştırıcılar tarafından uzun mesafelere taşınabilen polen tanelernin içinde taşınabilirler. Her ne kadar bazı türlerde kamçılı ise de, tohumlu bitkilerin sperminin hareketli olması gerekmez. Çünkü polen tübü, bu spermleri biriktikleri noktadan (tohum taslaklarının yanında) doğrudan yumurtaya iletir. **2.** Tohumlu bitkilerin indirgenmiş gametofitl sporofitler tarafından beslenir ve kuraklık koşulları ve UV ışınları gibi streslerden korunur. Sporopolenin içeren çeperlere sahip polen taneleri rüzgar ya da hayvanlarla taşınım sırasında koruma sağlar. Tohumlar bir ya da iki koruyucu tabakadan oluşan tohum kabuğu bulunur. Tohum kabuğu, sporların çeperine göre, çevresel streslere karşı daha fazla koruyarak yaşama şansını arttırır. Tohumlar ayrıca, depo bir besin kaynağı içerirler. Bu besin kaynağı dormansi kırıldıktan sonra ve embriyo bir fide olarak gelişirken büyüme için besin maddesi sağlar. **3.** Eğer bir tohum dormansiye giremez ise, döllenmeden sonra embriyo büyümeye devam edecektir. Bunun sonucunda, embriyo hızla yayılabilmek için çok büyüyecektir. Böylece taşınım sınırlandırılacaktır. Embriyonun yaşama şansı da azalacaktır. Çünkü koşullar uygun hale gelinceye kadar büyümesini geciktirmeyecektir.

Kavram Kontrolü 30.2

1. Her ne kadar gymnospermler, tohumların ovaryumlar ve meyveler içinde kuşatılmış olarak bulunmaması açısından benzerlik gösterseler de, tohum taşıyan yapıları büyük bir çeşitlilik gösterir. Örneğin, sikasların kozalağı büyüktür. Buna karşılık *Ginkgo* ve *Gnetum* gibi bazı gymnospermlerin kozalağı küçüktür. Bu küçük kozalaklar meyve olmasalar da, etsi meyvelere benzerler. Yaprak şekli değişiklik gösterir. Pek çok kozalaklı bitkinin yaprakları iğne şeklinde iken, sikasların yaprakları palmiyeye benzer. *Gnetum* yaprakları ise çiçekli bitkilerinki gibidir. **2.** Ovülat (dişi) kozalaklar megasporları ve polen (erkek) kozalakları mikrosporları ürettiğinden, çamın yaşam döngüsü heterospori gösterir. İndirgenmiş gametofitler mikrosporlardan gelişen mikroskobik polen daneleri ve megasporlardan gelişen dişi gametofitler şeklindedir. Yumurta bir tohum taslağının içinde gelişirken, polen tüpü ise spermi iletirken gösterilmiştir. Şekil aynı zamanda bir tohumun koruyucu ve besleyici özelliklerini göstermektedir. **3.** Hayır. Fosil kayıtlar gymnospermlerin en azından 305 milyon yıl önce kökenlendiklerini göstermektedir. Bu, angiospermlerin o kadar eski yaşlı oldukları anlamına gelmez- sadece gymnospermlerin ve angiospermlerin en son ortak atalarının o yaşta olabileceği anlamına gelir.

Kavram Kontrolü 30.3

1.Bir meşenin yaşam döngüsünde, ağaç (sporofit) çiçekleri üretir. Çiçekler polen tanelerini ve tohum taslaklarında gametofitleri içerir; tohum taslaklarındaki yumurtalar döllenir; olgun ovaryumlar meşe palamudu olarak isimlendirilen kuru meyveleri oluşturur. Bir meşe palamudunun tohumları çimlenince bir meşenin yaşam döngüsünü başlarken görebiliriz. Bu çimlenme sonucunda embriyolar fideleri ve sonuçta, çiçekleri üreten ağaçları - ve daha sonra yeni meşe palamutlarını oluşturur. **2.** Çam kozalakları ve çiçeklerin her ikisi de sporofildir. Sporofiller sporları oluşturan değişime uğramış yapraklardır. Çam ağaçları birbirinden ayrı polen kozalaklarına (polen tanesi içeren) ve dişi kozalaklara (kozalak pullarının iç kısmında yumurta taslakları olan) sahiptir. Çiçeklerde, polen taneleri stamenlerdeki anterler tarafından üretilir. Tohum taslakları ise karpellerdeki ovaryumların içinde bulunur. Çam kozalaklarının aksine, pekçok çiçek hem polen ve hem de tohum taslağı üretir. **3.** Çiçekleri bilateral simetrili olan klad daha fazla tür içerir. Bu, çiçek şekli ve bitkinin türleşmesi arasında bir ilişki olduğunu göstermektedir. Çiçek şeklinin bundan sorumlu olması gerekmez. Çünkü şekil (yani bilateral ya da ışınsal simetrili) diğer bir faktör ile ilişki gösterebilir. Bu da, gözlenen sonucun gerçek nedenidir. Bununla birlikte, 19 çift farklı bitki soyunun ortalaması alındığında, çiçek şeklinin türleşme sayısındaki artışla ilgisi olduğu ortaya çıkmıştır. Bu 19 çift soy birbirinden bağımsız olduğundan, bu bağlantı, çiçek şeklindeki farklılıkların türleşme oranlarında farklılıklara neden olduğunu düşündürmektedir-kesinlikle değil. Genelde, nedensellik ile ilgili kuvvetli kanıtlar kontrollü ve değiştirilebilen deneylerden elde edilebilir. Fakat bu tür deneyler, geçmişe ait evrimsel olayların çalışılması için çoğunlukla uygun değildir.

Kavram Kontrolü 30.4

1.Bitkisel çeşitlilik bir kaynak olarak düşünülebilir. Çünkü bitkiler insanlara pekçok yararlar sağlar; bitkisel çeşitlilik bir kaynak olarak, yenilenebilir değildir. Çünkü eğer bir tür ortadan kalkarsa, bu kayıp kalıcıdır. **2.** Tohumlu bitkilerle ilgili ayrıntılı bir filogeni pekçok monofiletik tohumlu bitki grubunu tanımlayabilir. Araştırıcılar bu filogeniyi kullanarak daha önce tıbbi olarak yararlı türleri içeren kladları inceleyebilir. Bu tür kladların tanımlanması araştırıcıların, klad üyeleri arasında yeni tıbbi bileşikleri bulmaları konusunda yoğunlaşmalarını sağlayacaktır- bu tür bileşikleri mevcut 250,000'nin üzerinde tohumlu bitki türünden rasgele seçme yerine.

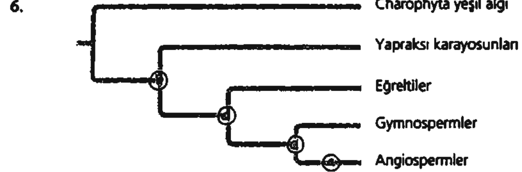
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

30.1 Bir tohum taslağının integümenti bir tohumun koruyucu kabuğuna dönüşür. Tohum taslağındaki megaspor dişi bir haploid gametofit şeklinde gelişir. Tohumdaki iki kısım o gametofit ile ilişkilidir. Tohumdaki besin kaynağı haploid gametofit hücrelerinden kökenlenir ve dişi gametofitin yumurta hücresi bir sperm hücresi tarafından döllendikten sonra tohumun embriyosu gelişir. Yumurta taslağının megasporangiyumunun kalıntısı sporun çeperini kuşatır. Sporun çeperi tohumun besin kaynağını ve embriyoyu kuşatır. **30.2** Gymnospermler yaklaşık 305 milyon yıl önce ortaya çıkmışlardır. Bu süreç, evrimsel süre açısından gymnospermleri başarılı bir grup yapmıştır. Gymnospermler bütün tohumlu bitkilerde ortak olan yeni ortaya çıkmış beş özelliğe (indirgenmiş gametofitler, heterospori, tohum taslakları, polen ve tohumlar) sahiptir. Bu durum onları kara yaşamına çok uyumlu hale getirmiştir. Son olarak, gymnospermler günümüzde büyük bir coğrafik alanda baskın olduğundan, grup coğrafik yayılış açısından da çok başarılıdır. **30.3** Çiçekli bitkilerin kökeni belirsizdir. Çünkü bu bitkilerin eşsiz özelliklerini oluşturan çiçekler ve meyve, günümüzde yaşayan gymnospermlerdeki yapılar ile az benzerlik göstermektedir. Çiçeklerin ve meyvelerin nasıl ortaya çıktığının anlaşılmasını zorlaştıran bu özellik, Darwin'in, çiçekli bitkilerin kökenini "berbat gizem" olarak ifade etmesine yol açmıştır. Özellikle angiosperm filogenisine ilişkin bilgilerimiz olmak üzere, bu gizemin çözülmesine yönelik ilerlemeler kaydedilmekle birlikte, gizem henüz çözülmemiştir. Örneğin, tohumlu bitkilerin ortadan kalkan hangi grubunun çiçekli bitkilerin en yakın akrabası olduğu hala bilinmemektedir. **30.4** Tropikal ormanların kaybı küresel ısınmaya (pek çok insan topluluğu üzerinde olumsuz etkileri olabilecek) ve dünyanın en fakir bölgelerinde tarımsal üretime katkı yapabilir. Aynı zamanda insanlar pek çok ürün ve hizmet için Dünya'daki biyolojik çeşitliliğe bağımlıdır. Dolayısıyla, dünyanın geri kalan tropikal ormanlarının kesilmesi halinde ortaya çıkacak tür kaybı insanlara zarar verecektir. Kütlesel bir yokoluş ile ilgili olarak, tropikal ormanlar en azından Dünya üzerindeki türlerin %50'sini barındırmaktadır. Eğer geri kalan tropik ormanlar kesilseydi, bu türlerden büyük bir kısmı yok olacak ve böylece, fosil kayıtlardan anlaşılan beş kütlesel yok oluşta ortaya çıkan kayıplara rakip olabilecekti.

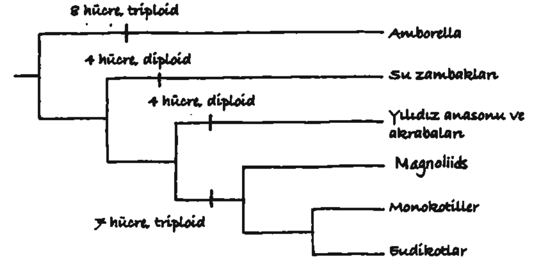
Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.d **2.**a **3.**b **4.**a **5.**d

6.



8. (a)



(b)Filogeni bazal angiospermlerin, dişi gametofitlerdeki hücre sayısı ve endospermdeki ploidi açısından diğer angiospermlerden farklı olduğunu göstermektedir. Angiospermlerin atasal durumu sadece bu verilere bakılarak belirlenemez. Angiospermlerin ortak atasının yedi hücreli dişi gametofit ve triploid endosperme sahip olma olasılığı vardır. Dolayısıyla, bazal angiospermlerde bulunan sekiz hücreli ve dört hücreli koşullar, o hatlarda atalardan kökenlenen özellikleri temsil etmektedir. Alternatif olarak, sekiz hücreli ya da dört hücreli koşullar atasal bir durumu temsil edebilir.

Bölüm 31

Şekil Soruları

Şekil 31.2 Olasılık dahilindeki gibi, eğer her bir şapkalı mantar, tek bir hif ağının bir parçası ise, bu şapkalı mantarların her birinin DNA'sı aynı olacaktır. **Şekil 31.16** Aşağıdakilerden biri ya da her ikisi her bir türe uygulanabilir: DNA analizi ya da onun yaşam döngüsünün özellikleri (örneğin, askuslar ve askosporlar üretecektir) , onun bir askomiset olduğunu gösterecektir. **Şekil 31.21** E-P- ve E+P-, olası iki kontroldür. Bir E-P-kontrolünün sonuçları E-P+ deneyinden elde edilen sonuçlarla karşılaştırılabilir. E+P- kontrolünün sonuçları ise E+P+ deneyinin sonuçları ile karşılaştırılabilir. Birlikte, bu iki karşılaştırma, bir patojen katılımının yaprak ölümünde artışa neden olup olmayacağını gösterecektir. Ortama bir endofitin katılmasının bitki üzerinde olumsuz bir etkiye neden olup olmadığı saptamak için, E-P- deneyinden elde edilen bulgular aynı zamanda ikinci bir kontrol (E+P-)'den elde edilen bulgularla karşılaştırılabilir. **Şekil 31.26** Bölgeye chytridlere ait bir fungus yerleşince, kurbağa populasyonlarının büyük ölçüde azalması, tam olarak ilişkilendirilmese de, azalmaya chytridin neden olduğunu göstermektedir. 2009'a kadar, kurbağaların sadece fungusit uygulanan iki gölde yaşıyor olması , bu nedene ek destek sağlamaktadır.

Kavram Kontrolü 31.1

1. Hem bir fungus ve hem de bir insan heterotroftur. Pek çok fungus besine enzimler salgılayarak onu dıştan ayrıştırır ve daha sonra bu ayrışma sonucu oluşan küçük molekülleri absorblar. Diğer funguslar bu tür küçük maddeleri ortamdan doğrudan absorblar. Bunun aksine, insanlar (ve diğer hayvanların çoğu) nispeten büyük besin parçalarını yiyerek vücudunun içinde sindirir. 2. Bu tür bir mutualistin ataları büyük bir olasılıkla vücutlarında yaşadıkları böceği ayrıştırmak için kuvvetli enzimler salgılarlar. Bu enzimler canlı bir konukçula zara vereceğinden, mutualist olasılıkla bu tür bir enzim üretmeyecek ya da enzim üretimi ve kullanımını sınırlayacaktır. 3. Bitkilerin stomasından giren karbon fotosentez ile şekerlere dönüştürülür. Bu şekerlerin bir kısmı mikoriza oluşturmak için bir bitki ile eşleşen fungus tarafından absorbe edilir; diğerleri bitkide taşınır ve bitkide kullanılır. Böylece, karbon ya bitkinin ya da fungusun vücudunda biriktirilir.

Kavram Kontrolü 31.2

1.Funguslarda yaşam döngüsünün büyük bir kısmı haploid evrede geçer.Buna karşın, insan yaşam döngüsünde diploid evre baskındır. 2. Şapkalı mantarın ikisi de aynı miselyumun (aynı organizmanın) üreme yapıları olabilir. Ya da, eşeysiz üreme sonucu tek bir ebevynden kökenlenmiş ve dolayısıyla aynı genetik bilgiye sahip olan iki ayrı organizmanın kısımları olabilir.

Kavram Kontrolü 31. 3

1.DNA kanıtı, funguslar, hayvanlar ve bu ikisinin protista akrabaları opisthokonlar olarak isimlendirilen bir klad oluşturduklarını göstermektedir. Ayrıca, ilk dallanan bir fungus soyu olan chytridler diğer opisthokonlarınki gibi, ön kısımda bir kamçıya sahiptir. Bu, fungus soylarının chytridlerden dallandıktan sonra kamçılarını kaybettiklerini göstermektedir. 2. Bu, en eski yaşlı iletim demetli bitkilerin en eski yaşlı fosilleri oluşuncaya kadar, fungusların bitkilerle mutualistik ilişkiler oluşturduklarını göstermektedir. 3. Funguslar heterotroftur. Karaların bitkiler tarafından işgal edilmesine kadar, karasal funguslar diğer organizmaların (ya da geri kalanların) mevcut olduğu ve bir besin kaynağı sağladığı yerlerde yaşamış olmalıdır. Dolayısıyla, eğer funguslar bitkilerden önce karalara yerleşmiş olsalardı, karalarda ya da su kenarlarında yaşamış olan herhangi bir prokaryot ya da protistalarla- fakat bugünkü gibi pek çok fungusun üzerinde yaşadığı bitkiler ya da hayvanlar değil- beslenmeleri gerekirdi.

Kavram Kontrolü 31.4

1.Kamçılı sporlar; moleküler kanıtlar da chytridlerin ilk dallanan bir fungus soyu olduğunu göstermektedir. 2. Olası yanıtlar şöyledir: Zygomycetlerde, kuvvetli, kalın çeperli zigosporangiyum zorlu koşullara karşı koyabilir ve daha sonra ortam üreme için uygun olunca karyogami ve mayoz geçirebilir. Glomeromycetesler de, hif özel bir morfolojiye sahiptir. Bu morfoloji fungusların bitki kökleri ile arbüsküler mikoriza oluşturmalarını sağlar. Ascomyceteslerde, eşeysiz sporlar (konidiyumlar) çoğunlukla konidiyosporların uç kısımlarında zincirler ya da demetler halinde üretilir. Üretildikleri bu uç kısımlarda rüzgarla kolayca dağılırlar. Kadeh şeklindeki askokarp genellikle eşeyli spor üreten askusa ev sahipliği yapar. Basidiomyceteslerde bazidiyokarp bazidiyumların geniş yüzey alanlarını destekler ve korur. Sporlar bazidiyumlardan çevreye yayılır. 3. Bir ascomycetenin yaşam döngüsündeki bu tür bir değişiklik çiftleşme sonucu oluşan askosporların sayı ve kalıtsal değişikliğini azaltacaktır. Askosporların sayısı düşecektir. Çünkü bir çiftleşme olayı sonucunda sadece tek bir askus oluşur. Askosporun kalıtsal çeşitliliği de azalacaktır. Çünkü askomyceteslerde, bir çiftleşme sonucunda pekçok farklı dikaryotik hücre tarafından askusların üretilmesine yol açacaktır. Bunun sonucunda, genetik rekombinasyon ve mayoz pek çok kere birbinden bağımsız olarak ortaya çıkacaktır- eğer sadece tek bir askus oluşsaydı bu gerçekleşmeyecekti. Eğer bu tür bir bir askokarp oluştursaydı, aksokarpın şekli, yakın akrabalarınınkinden çok daha farklı olacaktı.

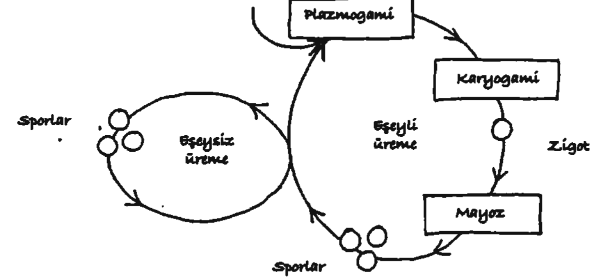
Kavram Kontrolü 31.5

1.Büyüme, su ve mineral alınımı, şiddetli güneş ışığından koruma ve tüketilmeye karşı koruma 2. Dirençli bir spor evresi çeşitli mekanizmalarla konukçul organizmalara ulaşmayı sağlar; uygun bir yeni ortamda hızla büyüyebilme yetenekleri, konukçulun kaynaklarından yararlanmasını sağlar. 3. Pek çok farklı çıktı oluşmuş olabilir. Şu an funguslarla mutualizm oluşturan organizmalar, fungal partnerleri tarafından şu an gerçekleştirilen işleri yapabilme yeteneği kazanmış olabilirler ya da diğer organizmalarla (bakteriler gibi) benzer mutualizmler oluşturmuş olabilirler. Alternatif olarak şu an funguslarla mutualizm oluşturmuş organizmalar mevcut ortamlarında daha az etkili olabilirler. Örneğin, bitkiler tarafından karaların işgali zorlaşmış olabilir. Ve eğer bitkiler sonuçta karalara fungal mutualistleri olmaksızın yerleşmiş ise, doğal seçilim çok parçalı ve yaygın kök sistemleri oluşturmuş olan (kısmen mikorizanın yerini alan) bitkilere avantaj sağlamış olabilir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

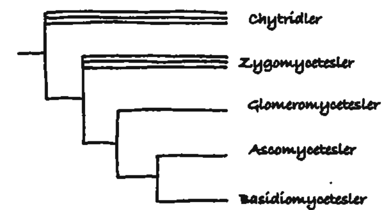
31.1 Çok hücreli bir fungusun vücudu hif olarak isimlendirilen ince filamentlerden (iplikçiklerden) oluşmuştur. Bu filamentler fungusun üzerinde büyüdüğü ve beslendiği substarta giren, içiçe geçmiş bir kütle (miselyum) oluşturur. Bu filamentler ince olduklarından, miselyumun yüzeye göre hacmi çok büyüktür. Bu da, besin maddesi absorbsiyonunu çok etkili hale getirir.

31.2



31.3 Filogenetik analizler, fungusların ve hayvanların, diğer çok hücreli ökaryotlara (bitkiler ya da çok hücreli algler) göre, birbirlerine daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. Bu analizler fungusların aynı zamanda, hayvanlara göre, nüklearidler olarak isimlendirilen tek hücreli protistalarla daha yakın akraba olduklarını göstermektedir. Buna karşılık hayvanlar, funguslara göre, chanoflagellatlar olarak isimlendirilen diğer tek hücreli protista grubu ile daha yakın akrabadır. Bu sonuçlar birlikte, funguslarda ve hayvanlarda ortaya çıkmış olan çok hücreliliğin, farklı tek hücreli atalardan birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığını göstermektedir.

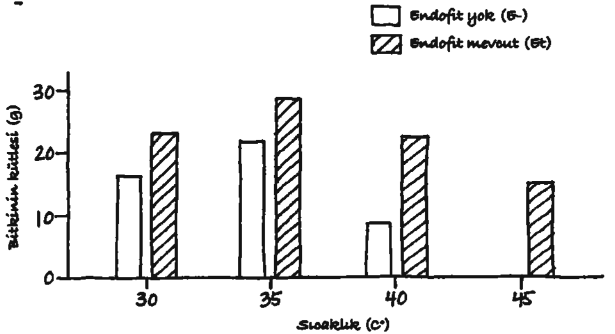
31. 4



31.5 Ayrıştırıcılar olarak funguslar ölü organizmaların vücutlarını parçalayarak canlı ve cansız ortam arasında elementlerin dolaşımını sağlar. Ayrıştırıcılar olarak fungusların ve bakterilerin faaliyetleri olmaksızın gerekli besin maddeleri organik maddeye bağlanmış olarak kalacak ve yaşam duracaktı. Mutualsitler olarak, fungusların yaşamsal rollerine örnek olarak bitkilerle kurdukları mikorizal birlikler gösterilebilir. Bu birlikler bitkilerin büyüme ve yaşayabilirliklerini arttırır. Böylelikle bitkilere bağımlı diğer pek çok türü (insan dahil) dolaylı olarak etkilerler. Patojenler olarak, funguslar diğer türlere zarar verirler. Bazı durumlarda, hastalık yapıcı funguslar, Amerikan kestanesinde olduğu gibi, geniş coğrafik bölgelerde konukçullarının populasyonlarında azalmaya neden olurlar.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.b 2.c 3.d 4.b 5.a 6. e



Ham veriler ve sütun grafiğin de gösterdiği gibi, endofit içermeyenlere (E-) göre, endofite sahip (E+) çimen bitkileri daha fazla yeni sürgün oluşturmuş ve daha fazla biyolojik kütle üretmişlerdir. Bu farklılıklar, E- çimen bitkilerinin yeni sürgün üretmediği ve sıfır kütleye sahip olduğu (bu da onların ölü olduğunu gösterir) yerlerde özellikle göze çarpıcıydı.

Bölüm 32

Şekil Soruları

Şekil 32.3 ❶ ve ❷ de açıklandığı gibi, yakalıkamçılılar ve hayvanların genişçe bir grubu yaka hücrelerine sahiptir. Yaka hücreleri, hiçbir zaman, bitkilerde, mantarlarda ve yakalıkamçılılar dışındaki protistlerde görülmediğinden dolayı, bu durum,

yakalıkamçılıların diğer ökaryotlardakine göre hayvanlarla daha yakından akraba olduğunu ileri sürmektedir. Eğer yakalıkamçılılar, ökaryotların herhangi bir grubuna göre hayvanlarla daha yakından ilişkiliyse, yakalıkamçılılar ve hayvanlar, diğer ökaryotlarda bulunmayan başka özellikleri de paylaşmalıdır. ❸'de açıklanan veriler, bu tahmin ile tutarlıdır. **Şekil 32.6** Deniz şakayığı embriyosuna, β-kateninin DNA-bağlanma bölgesine bağlanabilen bir protein enjekte edilebilir ve böylece, gastrulasyon için gerekli genlerin transkripsiyonunu aktive eden β-katenin etkisi bir ölçüde sınırlanabilirdi. Böyle bir deney, 4. basamakta gösterilen sonuçların bağımsız kontrolünü sağlayacaktır. **Şekil 32.9** Tipik olarak deuterostom gelişim gösteren bir erken embriyonun hücreleri, geliştiklerinde neyi oluşturacakları belirlenmemiştir; oysa tipik olarak protostom gelişim gösteren bir erken embriyonun hücreleri, geliştiklerinde neyi oluşturacakları belirlenmiştir. Sonuç olarak, deuterostom gelişim gösteren bir embriyonun, herhangi bir hücre tipine gelişebilecek olan kök hücrelere sahip olması daha olasıdır. **Şekil 32.10** Ctenophora, bu şekilde kardeş şubedir; Cnidaria ise Şekil 32.11'de kardeş şubedir.

Kavram Kontrolü 32.1

1. Çoğu hayvanda zigot segmentasyon geçirir ve blastula evresinin oluşmasına yol açar. Bunu izleyen gastrula evresinde, embriyonun bir ucu içeriye doğru katlanır ve embriyonik doku tabakalarını meydana getirir. Bu tabakaların hücreleri farklılaştığında, çok çeşitli hayvan formları ortaya çıkar. Hayvan formlarındaki çeşitliliğe rağmen, hayvan gelişimi, taksonlar arasında genişçe yayılım gösteren benzer *Hox* genleri tarafından kontrol edilir. 2. Hayali bitki, hayvanlarda bulunan kas ve sinir hücrelerine analog olan hücrelerden oluşmuş dokulara gereksinim duyacaktır: Bitki "kas" dokuya, avını kovalamada gereksinim duyacak; "sinir" dokuya ise avının peşinden koşarken hareketlerinin koordinasyonunu sağlamada gereksinim duyacaktır. Yakaladığı avı sindirmek için bitki, bir tane ya da daha fazla sayıdaki sindirim boşluğuna (bu boşluk, Venüs sinekkapan bitkisinde olduğu gibi değişikliğe uğramış yapraklar olabilir) enzim salgılaması gerekecektir, ya da enzimleri vücut dışına salgılar ve absorbsiyon yapmak suretiyle beslenir. Bu bitki besin maddelerini topraktan almak için–henüz avı kovalamak mümkünse –yere tespit eden köklerden başka şeylere ihtiyaç duyacaktır; belki uzatılıp çekilebilen "köklere" ya da toprağı yemek için farklı bir yola. Özetle, böyle bir hayali bitki, kloroplastları ve uzatılıp çekilebilen kökleri olan bir hayvana çok benzer olacaktır. 3. Bölüm 18'de ifade edildiği gibi, miRNA'lar, kendi "hedef mRNA'larına" bağlanarak ve böylece belirli mRNA moleküllerinin tercüme edilmesini engellemek suretiyle genlerin ifade edilmesini düzenlemeye yardım eder. Her bir miRNA, çok sayıda hedef mRNA'ya bağlanabildiğinden miRNA moleküllerinin sayısındaki bir artış, gen ifadesinin düzenlenmesine potansiyel olarak birçok katmanlı kontrol ekleyebilir. Gen ifadesinin daha değişik ve daha karmaşık kontrolünün sonucu olarak, her ikisi de kabaca aynı sayıda gene sahip olan iki canlıdan fazla miktarda miRNA'ya sahip olanın daha az sayıda miRNA'ya sahip olandakine göre karmaşık vücut yapısı oluşturma olasılığı fazladır.

Kavram Kontrolü 32.2

1. c, b, a, d 2. Hayvanların mantarlardan önce ya da sonra ortaya çıkmış olduğu anlamını çıkaramayız. Eğer doğruysa, mantarlar ve hayvanların en yakın ortak atası için sunulan veriler, hayvanların son milyar yıl içerisinde bir yerde ortaya çıktığına işaret edecektir. Fosil kayıtlar, hayvanların en az 565 milyon yıl önce ortaya çıkmış olduklarına işaret etmektedir. Böylece, biz sadece, hayvanların 1 milyar yıl ile 565 milyon yıl arasında bir zamanda ortaya çıkmış olduğu sonucuna varabiliriz.

Kavram Kontrolü 32.3

1. Sınıf düzeyinde özellikler, evrimsel geçmişe bakmaksızın birçok soy hattının paylaştığı özelliklerdir. Bu özelliklerden bazıları, birbirinden bağımsız olarak birçok kez ortaya çıkmış olabilir. Kladları birleştiren özellikler, ortak atada ortaya çıkmış türemiş karakterler olup çeşitli soy hatlarına geçirilir. 2. Salyangoz, spiral ve determinate tipte segmentasyona sahiptir; insan, radiyal ve indeterminate tipte segmentasyona sahiptir. Salyangozda sölom boşluğu, mezodermal kitlenin yarılmasıyla oluşur; insanda ise, sölom ilkin bağırsağın içeriye doğru kıvrılmasıyla meydana gelir. Salyangozda, ağız blastopordan gelişir; insanda ise anüs blastopordan gelişir. 3. Triploblastik olan sölomlu hayvanların çoğu, ağız ve anüs olmak üzere, sindirim kanallarında iki açıklığa sahiptir. Bu nedenle, onların vücutlarının yapısı, analojik olarak halka tatlısına (doughnut) benzerlik gösterir: Sindirim kanalı (halka tatlısının ortasındaki delik), ağızdan anüse kadar uzanır ve çevresi çeşitli dokularla (halka tatlısının katı kısmı) çevrilmiştir. Halka tatlısıyla ilgili analoji, gelişimin erken evrelerinde çok belirgindir (bakınız Şekil 32.9c).

Kavram Kontrolü 32.4

1. Cnidaria, gerçek dokulara sahiptir; oysa süngerler sahip değil. Süngerlerin aksine Cnidaria üyeleri, aynı zamanda, radiyal vücut simetrisi sergilerler; bunların vücut simetrisi diğer hayvan şubelerindeki gibi bilateral değildir. 2. Morfolojiye dayalı ağaç, Bilateria grubunu iki ana klada ayırır: Deuterostomia ve Protostomia. Moleküler verilere dayalı ağaç, üç ana klad tanımlar: Deuterostomia, Ecdysozoa ve Lophotrochozoa. 3. Şekil 32.11'deki filogeni, yumuşakçaların Lophotrochozoa kladının üyeleri olduğuna işaret etmektedir; bu klad, bilateral simetrik hayvanların üç ana grubundan birisidir (diğerleri Deuterostomia ve Ecdysozoa). Şekil 25.10'da görüldüğü gibi, fosil kayıtlar yumuşakçaların Kambriyen patlamasından on milyonlarca yıl önce mevcut olduklarını göstermektedir. Böylece, Kambriyen patlamasından uzun süre önce, Lophotrochozoa kladı oluşmuştu ve Deuterostomia ve Ecdysozoa gruplarına giden evrimsel soy hatlarının ortaya çıkmasında bağımsız olarak evrildi. Şekil 32.11'deki filogeniye dayanarak, Deuterostomia ve Ecdysozoa gruplarına giden evrimsel soy hatlarının, Kambriyen patlamasından önce birbirlerinden bağımsız oldukları sonucunu çıkarabiliriz. Bilateria'nın üç ana kladına giden soy hatları, Kambriyen patlamasından önce birbirlerinden bağımsız olarak geliştiğinden, bir değil bu patlamanın üç "patlamadan" oluştuğu görülebilir.

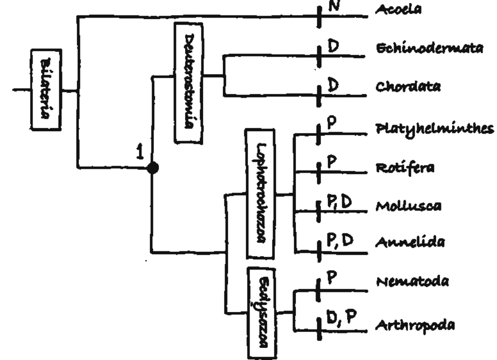
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

Kavram 32.1 Heterotrof olan ve besinlerini yiyen hayvanların aksine, bitkiler ototroftur ve mantarlar, heterotrof olup besinlerinin üzerinde gelişirler ve absorpsiyonla beslenirler. Hayvanlar, bitkilerde ve mantarlarda bulunan hücre duvarlarından yoksundur. Hayvanlar, ne bitkilerde ne de mantarlarda bulunmayan kas ve sinir dokularına sahiptir. Ayrıca, hayvanların sperm ve yumurta hücreleri, mayoz bölünmeyle üretilir; bitkilerde ve mantarlarda durum böyle değildir (bunlarda sperm ve yumurta gibi üreme hücreleri, mitoz bölünmeyle üretilir). Son olarak, hayvanlar vücut yapısının gelişimini *Hox* genleriyle düzenler; bu özgün gen grubu, ne bitkilerde ne de mantarlarda bulunmaz. **Kavram 32.2** Günümüzdeki hipotezler Kambriyen patlamasının nedenleri olarak, yeni av-avcı ilişkilerinin ortaya çıkmasını, atmosferdeki oksijen miktarında artışın olmasını, *Hox* genlerinin ve diğer genetik değişikliklerin ortaya çıkmasıyla gelişimle ilgili esneklikte artışın olmasını ileri sürmektedir. **Kavram 32.3** Vücut planları, organizmaların anahtar özelliklerini karşılaştırmak için faydalı bir yol sağlar. Bununla birlikte, filogenetik analizler, farklı organizma gruplarında benzer vücut planlarının birbirinden bağımsız olarak ortaya çıktığını göstermiştir. Sonuç olarak, benzer vücut planları konvergent evrim nedeniyle ortaya çıkmış olabilir ve bu nedenle evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında bilgi vermeyebilir. **Kavram 32.4** Araştırmacılar, hayvanların evrimsel geçmişini yeniden yapılandırmak için, morfolojik ve moleküler veriler toplar ve bu verileri analiz etmede kladistik yöntemleri kullanır. Kladistik yaklaşımda, paylaşılan türemiş (morfolojik ve moleküler) karakterler, monofiletik kladlar hiyerarşik olarak iç içe yuvalanırken organizmaların yerleştirilmesinde kullanılır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.a 2.d 3.e 4.c 5.b

7.



Filogeniye göre, Bilateria üyelerindeki atasal durum, Acoela'dakine benzerlik göstermektedir; Acoela'da blastopor kapanır ve ağız başka bir yerde (N) oluşur; bununla birlikte, Acoela'da blastoporun gelecekte neye dönüşeceğinin belirlenmiş olması türemiş karakter olabilir ve bu nedenle atasal durum hakkında bilgi verici değildir. Filogeni, blastoporun geleceğinin evrimsel süreç içerisinde birçok kez değişmiş olduğuna işaret etmesine karşın, kesin tahmin yapılamaz. Örneğin, biz, Acoela olmayan tüm Bilateria üyelerinin (ağaç üzerinde 1 ile işaretlenmiş olanlar) ortak atasının protostomi gösterdiğini kabul edecek olursak, o zaman blastoporun geleceği en az beş kez değişmiş olacaktır: bir kez ortak ata 1'de, bir kez Deuterostomia'da, en az bir kez Mollusca'da, en az bir kez Annelida'da ve en az bir kez Arthropoda'da. Diğer varsayımlar, farklı değerlendirmelere yol açacaktır.

Bölüm 33

Şekil Soruları

Şekil 33.8 Üreme polipi içerisindeki hücre, medüzü oluşturmak için mayoz bölünmeyle bölünmesi gerekecektir. Meydana gelen haploid hücre, daha sonra art arda bölünerek (mitozla) haploid medüzü meydana getirir. Medüzün gonatlarındaki hücreler, daha sonra, mitoz bölünmeyle bölünerek haploid sperm ve yumurta hücrelerini meydana getirecektir. **Şekil 33.11** Su kaynaklarına gübrelerin ilave edilmesi, muhtemelen, alglerin bolluğunu artıracaktır, bu da salyangozların (alglerle beslenen) bolluğunda artışa yol açacaktır. Eğer sular, aynı zamanda, enfeksiyon etkenlerini taşıyan insan dışkıları ile kontamine edilmiş olsaydı salyangoz sayısındaki artış, kan kelebeklerinin (ara konak olarak salyangozlara gereksinim duyar) bolluğunda artışa yol açabilir. Sonuç olarak, şistosomiyazis vakalarında artış olabilir. **Şekil 33.22** Tatlısu midyelerinin ortadan kalkması, fotosentetik protistlerin ve bakterilerin bolluğunda bir artışa yol açabilir. Bu organizmalar sucul besin ağlarının kaidesinde yer aldığından onların bolluklarındaki artış, sucul komüniteler üzerinde büyük etkilere sahip olabilir (bu etki, diğer türlerin bolluklarındaki artışları ve azalışları içerir). **Şekil 33.29** Böyle bir sonuç, eklembacaklılarda artış gösteren vücut segmenti çeşitliliğinin evriminde büyük rol oynamış olan *Ubx* ve *abd-A Hox* genleri ile tutarlılık gösterecektir. Bununla birlikte, böyle bir sonuç, kendi kendine, *Ubx* ve *abd-A Hox* genlerinin mevcut olmasının, eklembacaklılardaki vücut segmenti çeşitliliğindeki bir artışla *ilişkili olduğunu* basitçe gösterecektir; bu durum, *Ubx* ve *abd-A Hox* genlerinin kazanılmasının eklembacaklılardaki vücut segmenti çeşitliliğindeki bir artışa neden olduğuna ilişkin doğrudan deneysel bir kanıt sağlamayacaktır.

Kavram Kontrolü 33.1

1. Koanosit hücrelerinin kamçıları, hücrenin yaka kısmından suyun çekilerek geçmesini sağlarken yaka kısmında besin partikülleri yakalanır. Partiküller fagositozla yutulur ve sindirilir; sindirilme işi ya koanosit hücreleri tarafından ya da amoebosit hücreleri tarafından gerçekleştirilir. 2. Süngerlerin (ve bazı diğer hayvanların – bakınız Bölüm 32) yakalı kamçılı hücreleri, yakalı-kamçılıların hücresine çarpıcı bir şekilde benzerlik gösterir. Bu, hayvanların ve onların protist kardeş grubunun son ortak atasının, bir yakalı-kamçılıya benzerlik göstermiş olabileceğini akla getirmektedir. Bütün bunlara rağmen, Mesomycetozoa üyeleri, halen daha, hayvanların kardeş grubu olabilir. Bu durumda, Mesomycetozoa üyelerinde yakalı kamçılı hücrelerin yokluğu, onların hücrelerinin yapısında zaman içerisinde artık yakalı-kamçılıların hücrelerine benzerlik göstermeyecek şekilde değişim geçirilmiş olduğuna işaret edecektir. Aynı zamanda, Choanoflagellata

üyelerinin ve süngerlerin, benzer yapıya sahip yakalı kamçılı hücreleri paylaşmalarının nedeni, konvergent evrim de olabilir.

Kavram Kontrolü 33.2

1. Hem polip hem de medüz, dışta epidermis, içte gastrodermis ve bu iki tabakayı birbirinden ayıran jelimsi bir tabaka olan mezogleadan oluşmuştur. Polip, aboral ucuyla substrata tutunan silindirik formdur; medüz ise, su içerisinde serbest olarak hareket eden, ağzı aşağıya doğru bakan yassılmış formdur. 2. Cnidaria üyelerinin iğneleyici hücreleri (knidositler), avın yakalanmasında ve savunmada işlev görür. Bu hücreler, kapsül benzeri organeller (cnidae) ve bu organellerde sarılmış durumda duran iplik içerirler. İplikler, ya avlara zehir enjekte eder, ya üzerlerine yapışır ya da küçük avların etrafına sarılır. 3. Evrim, amaca yönelik değildir; onun için, Cnidaria üyelerinin yapılarının son 560 milyon yıl içerisinde nispeten çok az değişim geçirmiş olmaları nedeniyle, bu hayvanların "çok gelişmiş" olmadığını iddia etmek doğru olmayacaktır. Bunun yerine, Cnidaria üyelerinin yüz milyonlarca yıldan beri varlıklarını sürdürmeleri, onların vücut yapı planlarının oldukça başarılı bir yapı planı olduğuna işaret etmektedir.

Kavram Kontrolü 33.3

1. Bağırsak şeritleri, besinini çevreden absorblayabilir ve çevrelerine vücut yüzeylerinden amonyak salarlar; zira vücutları, sölom boşluğunun olmamasına uygun olarak oldukça yassıdır. 2. İçteki tüp, vücut boyunca uzanan sindirim kanalıdır. Dıştaki tüp, vücut duvarıdır. İki tüp birbirinden sölom boşluğu ile ayrılmıştır. 3. Yumuşakçaların hepsi ortak atalarından kalıtım yoluyla gelen ayağa sahiptir. Bununla birlikte, yumuşakçaların farklı gruplarında ayağın yapısı zaman içerisinde (doğal seçilimle) değişikliğe uğramıştır; bu değişiklik, her kladın üyeleri tarafından ayağın harekette nasıl kullanıldığına göre olmuştur. Ayak, salyangozlarda zemine tutunmak ve zemin üzerinde yavaşça hareket etmede kullanılır. Ayak, kafadanbacaklılarda, değişikliğe uğrayarak tentaküllerin ve su çıkış sifonunun yapısına katılmıştır; su çıkış sifonundan su dışarı fışkırtılır (bu işlem sonunda zıt yönde hareket sağlanır).

Kavram Kontrolü 33.4

1. Yuvarlak solucanlar, vücut segmentlerinden ve gerçek sölomdan yoksundur; halkalı solucanlar her ikisinde de sahiptir. 2. Okyanusta zaten ortaya çıkmış olan eklembacaklı dış iskeleti, karasal türlerin karasal ortamda suyu korumasına ve vücutlarını desteklemeye izin verir. Kanatlar onların yeni ortamlara hızlı bir şekilde yayılmasına, besinlerini ve eşlerini bulmasına yardım eder. Trake sistemi, dış iskeletin varlığına rağmen etkin bir şekilde gaz değişimini sağlar. 3. Arthropod ağız parçaları, bilateral çiftler şeklinde yer alan değişikliğe uğramış üyelerdir. Sonuç olarak, ağız parçaları aşağı-yukarı doğru hareket etmek yerine yanlamasına hareket ederek birbirleriyle temas eder. 4. Evet. Geleneksel hipoteze göre, halkalı solucanlar ve eklembacaklılardaki vücut segmentasyonunun benzer *Hox* genleri tarafından kontrol edildiğini bekleyebiliriz. Ancak, eğer halkalı solucanlar Lophotrochozoa içerisindeyse ve eklembacaklılar Ecdysozoa içerisindeyse, vücut segmentasyonu bu iki grupta birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Böyle bir durumda, bu iki kladdaki vücut segmentasyonunun gelişimini, farklı *Hox* genlerinin kontrol edeceğini bekleyebiliriz.

Kavram Kontrolü 33.5

1. Her bir tüp ayak, bir ampulla ve bir podiumdan oluşmuştur. Ampulla kasıldığı zaman, suyu, podiuma girmesi için zorlar ve podiumun uzayarak substratla temas etmesini sağalar. Daha sonra, podiumun kaidesinden yapışkan kimyasallar salınır ve podiumun substrata tutunması sağlanır. 2. Hem böcekler hem de yuvarlak solucanlar, Bilateria'nın üç ana kladından biri olan Ecdysozoa'nın üyeleridir. Onun için, *Drosophila* ve *Caenorhabditis* tarafından paylaşılan özellik, onların kladının diğer üyeleri için bilgi verici olabilir-fakat Deuterostomia üyeleri için olmaz. Bunun yerine, Şekil 33.2, Echinodermata ya da Chordata içerisindeki bir türün, kendisinden insan ve diğer omurgalılar hakkında çıkarsama yapmak için, daha uygun omurgasız bir model hayvan olabileceğini göstermektedir. 3. Derisidikenliler, vücut şekli bakımından çeşitlilik gösteren türleri içermektedir. Şekil 33.40'da bunlardan bazıları görülmektedir. Bununla birlikte, denizyıldızları ve denizhıyarları gibi derisidikenliler birbirinden farklı görülse bile, şubeye özgü su damar sistemi ve tüp ayaklar gibi karakteristik özellikleri paylaşırlar. Derisidikenli türleri arasındaki farklılıklar, canlılardaki çeşitliliği; paylaşılan özellikler ise canlılardaki birliği göstermektedir. Organizma ve onların çevreleri arasındaki eşleşme, böyle derisidikenli özelliklerinde görülebilir; örneğin, denizyıldızlarının dışarıya döndürülebilen midelerinin olması (bu özellik, hayvana, ağzından daha büyük olan avlarını sindirebilme yeteneği verir), denizkestanelerinin deniz yosunlarını yemede kullandıkları oldukça kompleks çene benzeri yapılara sahip olması gibi.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

Kavram 33.1 Süngerin vücudu, su ile temas halinde olan iki hücre tabaksından oluşmuştur. Sonuç olarak, gaz alışverişi ve atıkların vücuttan uzaklaştırılması, maddelerin vücut hücrelerinden içeriye ve dışarıya difüzyonuyla sağlanır. Koanositler ve amoebosit hücreleri, çevredeki sudan aldıkları besin partiküllerini sindirir. Koanosit hücreleri, aynı zamanda amoebosit hücrelerine besin partiküllerini verir; amoebosit hücreleri daha sonra bu besin partiküllerini sindirir ve diğer hücrelere besin maddelerini iletir. **Kavram 33.2** Cnidaria vücut planı, gastrovaskuler boşluk denen ortadaki merkezi kompartımanı içeren bir torba şeklindedir. Merkezi boşluğun dışarıya açıldığı tek bir delik, hem ağız hem de anüs olarak hizmet eder. Bu vücut planındaki iki ana varyasyon, sesil olan polip (vücudun ağız/anüs kısmının zıt tarafındaki ucuyla substrata bağlanır) ve hareketli olan medüzdür (su içerisinde serbest olarak hareket eder ve ağzı aşağıya doğru bakan yassılmış polipi andırır). **Kavram 33.3** Hayır. Bazı Lophotrochozoa üyeleri, beslenmede işlev gören silli tentaküllerden oluşmuş taçça (lofofor denir) sahipken diğerleri trokofor larvası olarak bilinen belirgin bir gelişim evresi geçirirler. Diğer birçok Lophotrochozoa üyesi, bu özelliklerin herhangi birine sahip değildir. Sonuç olarak, klad, morfolojik benzerliklere göre değil özellikle DNA'daki benzerliklere göre tanımlanır. **Kavram 33.4** Birçok yuvarlak solucan türü, su kütlelerinin zeminindeki sedimentler içerisinde ve toprak içerisinde yaşam sürer. Serbest yaşayan bu türler, besin döngüsünde ve maddelerin ayrıştırılmasında önemli rol oynar. Diğer yuvarlak solucanlar, parazittir; bunların arasında bitkilerin köklerine saldıran ve hayvanlara saldıran (insan dahil) bazı türler yer alır. Eklembacaklılar, ekolojinin tüm konuları üzerinde derin etkilere sahiptir. Sucul ortamlarda, kabuklular, otçul olarak (algleri yiyerek), leşçil olarak ve avcı olarak anahtar rol oynarlar; krill gibi bazı türler balinalar ve diğer omurgalılar için önemli besin kaynağıdır. Karsal ortamda, doğal dünyanın özelliklerinin böcekler ve örümcekler ve keneler gibi diğer eklembacaklılar tarafından bazı bakımlardan etkilenmediğini düşünmek zordur. Doğada 1 milyondan fazla böcek türü vardır; bunların çoğu herbivor olarak, avcı, parazit, ayrıştırıcı ve hastalık taşıyıcı olarak çok büyük ekolojik etkilere sahiptir. Böcekler, aynı zamanda, dünyanın bazı bölgelerinde yaşayan insanlarında aralarında yer aldığı birçok canlının besinlerinin anahtar kaynaklarıdır. **Kavram 33.5** Hem derisidikenliler ve hem de kordalılar, bilateral simetrili hayvanların üç ana kladından birisi olan Deuterostomia'nın üyeleridir. Böylece, kordalılar (insanları da içerir), bu bölümde yer alan herhangi bir şubedeki hayvanlara göre derisidikenlilere daha yakından akrabadır. Buna karşın, derisidikenliler ve kordalılar, 500 milyon yıl içerisinde birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bu ifade, derisidikenliler ve kordalıların yakın akrabalık ilişkisini yalanlamaz, fakat, o, "yakın" kelimesinin göreceli bir terim olduğunu açıklar ve bu iki şubenin birbirine, Deuterostomia içerisindeki herhangi hayvan şubesine olandan daha yakın olduğuna işaret etmektedir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. a 2. d 3. b 4. e 5. c 6. d

7.

A Platyhelminthes
P Rotifera
C Ectoprocta
C Brachiopoda
C Mollusca
C Annelida
P Nematoda
C Arthropoda
C Echinodermata
C Chordata
Lophotrochozoa
Ecdysozoa
Deuterostomia

(a) Deuterostomia içerisindeki her iki şubenin de sölomlu olması, onların en yakın ortak atalarının gerçek söloma sahip olduğunu akla getirmektedir. Lophotrochozoa, asölomatlardan bir şube (Platyhelminthes), pseudosölomatlardan bir şube (Rotifera) ve sölomatlardan dört şube (Ectoprocta, Brachiopoda, Mollusca, Annelida) içermektedir; böylece, biz sadece bu bilgileri kullanarak, bu şubelerin paylaştıkları en yakın ortak atanın durumu hakkında bir çıkarsamada bulunamayız. Benzer şekilde, Ecdysozoa, pseudosölomatlardan bir şube (Nematoda) ve sölomatlardan bir şube (Arthropoda) içerdiğinden onların paylaştıkları en yakın ortak atanın gerçek söloma sahip olup olmadığı hakkında bir çıkarsama yapamayız. (b) Bilateria'nın en son ortak atasının gerçek söloma sahip olup olmadığına bağlı olarak, gerçek sölom, bilateral simetrili hayvanların evrimsel geçmişi boyunca ya birçok kez kaybedilmiş ya da kazanılmıştır. Böylece, gerçek sölomun varlığı, evrimsel süreçte değişmiş gibi görünmektedir.

Bölüm 34

Şekil Soruları

Şekil 34.6 Bu şekillerdeki sonuçlar, spesifik Hox genlerinin ifade edildiği dizide olduğu gibi evrim süresince yüksek oranda korunduğunu ortaya koymaktadır. **Şekil 34.20** *Tiktaalik* hem balık hem de dört üyeli özelliklerine sahip lob yüzgeçli bir balıktır. Balıklardaki gibi, *Tiktalik*'in yüzgeçleri, pulları ve solungaçları vardı. Darwin'in değişerek (modifikasyonla) türeme kavramında açıklandığı gibi, bazı ortak özellikler atasal tür soyuna atfedilebilir – bu durumda, *Tiktaalik*'ler balık atalarından köken almıştır. *Tiktaalik* yassı bir kafatası (flat skull), bir boyun, tam bir kaburgaya sahip olması ve yüzgeçlerinin iskelet yapısında olmasıyla balığa benzemeyen, fakat dört üyelilere benzeyen özelliklere de sahiptir. Atasal özelliklerin zaman içerisinde nasıl değiştiğini gösteren bu özellikler değişerek türemenin ikinci kısmını tanımlamaktadır. **Şekil 34.21** 380 ve 340 milyon yıl öncesi arasında bir zaman. Biz bu sonucu çıkarabiliriz çünkü iki yaşamlılar, *Tulerpeton* ve yaşayan dört üyelilerin (ve bu ata 380 milyon yıl önce ortaya çıkmıştır) son ortak atasından köken almış olmalıdır ancak bilinen en eski iki yaşamlı fosilleri daha sonraya aittir (Şekilde 340 milyon yıl önce olarak gösterilmiştir.). **Şekil 34.25** Timsahlar. Günümüze kadar gelen amniyonlular arasında, timsahlar kuşların kardeş gruplarıdır. Bu sebeple kuşların DNA dizisi, daha uzaktan ilişkisi olan amniyonlulara göre timsahlara daha benzerdir. **Şekil 34.37** Genelde, ardıl süreçte (eksaptasyon) ara aşamalar vasıtasıyla işlev kazanan yapılar ortaya çıkar. Bu ara aşamaların her biri tipik olarak bulunduğu organizmada bazı fonksiyonlara sahiptir. Memelilerde kulak içerisindeki kuadrat kemikleri ile eklemlerin birleşmesi 'eksaptasyon'a örnektir. Çünkü bu kemikler aslında çene eklemi gibi fonksiyona sahip, çenenin bir parçası olarak evrimleşmiştir ama zamanla sesin iletimi görevi için seçilmiştir. **Şekil 34.43** Filogeni, insanları şempanzeler ve bonoboları içeren soy hattının kardeş grubu gibi göstermektedir. Bu akrabalık ne şempanzelerin

ne de bonoboların soy hattından gelen insanlarla uyumlu değildir. Eğer insanlar şempanzelerin soyundan gelseydi, insan soyu, şempanze soyu içerisinde olacaktı, tıpkı kuşların sürüngen kladında olması gibi (Şekil 34.25). **Şekil 34.50** Hayır. 'SONUÇLARDA' gösterilen filogeni ne dallanma noktaların ne zaman oluştuğu ile ilgili ne de zaman ölçekli herhangi bir bilgi içermez. Bir diğer deyişle, filogeni, hangi soy hattından farklılaştığının göreli sırasını göstermesine rağmen biz bu olayların ne zaman gerçekleştiğini anlayamayız.

Kavram Kontrolü 34.1

1.Dört özellik vardır; notokord; dorsal, içi boş sinir kordonu; farinjeyal yarıklar; kaslı, post-anal kuyruk. 2. İnsanlarda bu özellikler sadece embriyoda vardır. Notokord, omurlar arasında disk şeklini alır, kuyruk tamamen kaybolur ve farinjeyal yarıklar çeşitli ergin yapılara dönüşür. 3. Şart değil. Kordalıların ortak atasında var olan bu genin, sonrasında batrak (amfiyoksüs) soy hattında kaybolma ve diğer kordalılarda devamının olması mümkündür. Ayrıca kordalıların ortak atasında bu gen eksik olabilir; eğer bu gen, amfiyoksus diğer kordalılardan ayrıldıktan sonra, tunikatlar ise diğer kordalılardan ayrılmadan önce ortaya çıktıysa bu durum oluşabilir.

Kavram Kontrolü 34.2

1.Myxini üyeleri baş ve kıkırdaktan yapılmış bir kafatası, ayrıca ufak bir beyin, duyu organları ve diş-benzeri yapılara sahiptir. Bu canlılarda nöral krest, solungaç yarıkları ve daha gelişmiş bir organ sistemi vardır. Ayrıca Myxini üyeleri predatörlerini engellemek ve rekabet ettiği çöpçüleri uzaklaştırmak için mukus bezine sahiptir. 2. *Myllokunmingia*. Bu organizmanın fosilleri, kafatasının bir kısmını oluşturan yapılar olan kulak kapsülleri ve göz kapsüllerine kanıt sağlar. Nitekim *Myllokunmingia*, insanlar gibi bir Craniata olarak değerlendirilir. *Haikouella* kafatasına sahip değildir. 3. Böyle bir bulgu kafası olan ilkel canlıların, bazı farklı evrimsel soy hatlarında doğal seçilim tarafından tercih edildiğini gösteriyor. Ancak kafaya sahip olmanın avantajlı olduğu yönünde mantıklı bir iddia yapılsa bile fosiller tek başına kanıt oluşturmazlar.

Kavram Kontrolü 34.3

1. Petromyzontide üyeleri balıklara saldırmada kullandıkları yuvarlak, törpüleyici bir ağza sahiptirler. Conodont üyeleri avını delmek veya avından ufak parçalar koparmak için kullandığı iki sıra mineralize diş elemanlarına sahipti. 2. Zırhlı çenesiz omurgalılarda kemikler predatörlerden korunmayı sağlayan dışsal (eksternal) zırh gibi görev almıştı. Bazı türlerde de ya avlanmada ya da leşçil beslenmede kullanılan mineralize ağız parçaları vardı. Hala diğerleri, daha hızlı yüzme ve daha iyi dümen kontrolü sağlayan mineralize olmuş yüzgeç ışınlarına sahiptiler.

Kavram Kontrolü 34.4

1.Gnathostomota üyeleri, çenelere, *Hox* genlerinin dört takımına, büyümüş bir ön beyin ve yanal çizgi sistemine sahiplerdir. Köpek balığında çoğunlukla kıkırdaktan oluşmuş bir iskelet varken, ton balığında kemik bir iskelet vardır. Köpek balıklarında spiral kıvrımlar da vardır. Ton balıkları, yüzgeçlerini destekleyen yumuşak ışınların yanı sıra operkulum ve yüzme kesesine sahiptir. 2. Sucul Gnathostomata üyelerinde çeneler (beslenme için bir adaptasyon), çift yüzgeçler ve bir kuyruk (yüzme için adaptasyon) bulunur. Sucul Gnathostomata üyeleri ayrıca etkili yüzmek için tipik olarak mekik şeklinde bir vücuda ve batmamak için yüzme kesesi veya diğer mekanizmalara (köpek balıklarındaki yağ depolama gibi) sahiptir. 3. Evet, bu gerçekleşmiş olabilir. Çift uzantılar, lob yüzgeçliler dışındaki diğer sucul Gnathostomata üyelerinin evrimi için başlangıç noktası olarak görev yapmış olabilir. Lob yüzgeçlilerden başka sucul Gnathostomata üyelerinin karada koloni kurması bu canlıların atalarında hava solumak için akciğerlere sahip olmasını kolaylaştırmıştır.

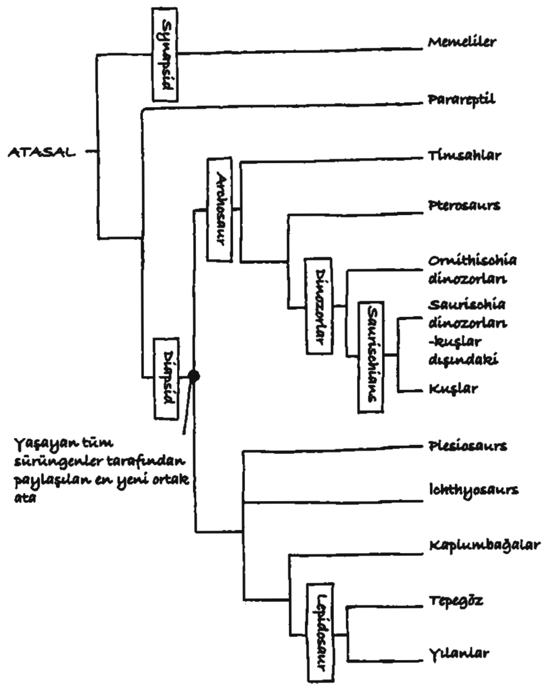
Kavram Kontrolü 34.5

1.Dört üyelilerin 365 milyon yıl önce, bazı lob yüzgeçlilerin yüzgeçlerinin dört üyelilerdeki üyelerle evrimleştiği zamanda meydana geldiği düşünülmektedir. Ayrıca dört üyeliler, parmaklı dört üye -bu gruba ismini veren türemiş anahtar bir özellik- bir boyun (omurgalardan oluşan, başı, gövdenin geri kalanından ayıran) omurgaya kaynaşmış bir pelvik kemeri gibi diğer türemiş dört üyeli özelliklerini de içerirler ve solungaç yarıkları yoktur. 2. Tamamen sucul olan türlerin bazıları paedomorfiktir, yetişkinler gibi suda yaşamak için larval özelliklerini korurlar. Kuru çevrede yaşayan türler yuva kazarak veya nemli yapraklar altında yaşayarak su kaybını önleyebilirler ve yumurtalarını köpük yuvalarıyla, viviparlıkla ve diğer adaptasyonlar ile korurlar. 3. İki yaşamlıların çoğu yaşam döngüsünün yarısını sucul habitatta yarısını karada geçirir. Bu nedenle, su ve hava kirliliği, karasal ve/veya sucul habitatların bozulması veya kaybolması gibi çevresel problemlere maruz kalırlar. Ayrıca iki yaşamlıların derisi yüksek oranda geçirgendir, dış koşullara karşı kısmen az koruma sağlar ve yumurtaları koruyucu bir kabuğa sahip değildir.

Kavram Kontrolü 34.6

1.Amniyotik yumurta embriyoya koruma ve embriyonun karada gelişimini sağlar, üreme için nemli ortam gerekliliğini ortadan kaldırır. Diğer anahtar adaptasyon göğüs kafesi havalandırması olmasıdır. Bu, havanın etkili şekilde içeri alınmasını ve erken dönemdeki amniyotların deri yoluyla solunum yapmalarından vazgeçmelerini sağlar. Sonuç olarak, deri yoluyla solunumdan vazgeçmek amniyotlara, kısmen su geçirmez deri geliştirmelerine olanak sağlar, böylelikle sudan korunurlar. 2. Evet. Yılanların üyeleri olmamasına rağmen, bacakları olan kertenkele soyundan gelmektedirler. Bazı yılanlarda işlevini kaybetmiş pelvik ve bacak kemikleri bulunmaktadır, bu durum onların bacaklı atadan türediklerine bir kanıt sağlar. 3. Kuşlar, ağırlık-azaltıcı modifikasyonlara sahiptir; dişler, sidik kesesi ve dişilerde ikinci ovaryum yoktur. Kanatlar ve tüyler uçmayı sağlayan adaptasyonlardır ve metabolik hızın yüksek olmasını sağlayan etkili bir solunum ve boşaltım sistemleri vardır.

4.



Bu düzenleme çerçevesinde, sürüngenler, parareptil ve memeliler hariç şekil 34.25'deki tüm gruplardan oluşmaktadır.

Kavram Kontrolü 34.7

1.Yumurtlayan memeliler yumurta bırakırlar. Keseli memeliler, yavrusunu küçük ve erken doğururlar, yavrular anne kesesi içerisindeki memeye tutunurlar ve gelişimini orada tamamlarlar. Plasentalı memeliler daha gelişmiş genç bireyleri doğururlar. 2. Eller ve ayaklar kavramaya adapte olmuştur, yassı tırnaklar, büyük bir beyin, yassı bir yüz üzerinde ileriye dönük bakabilen gözler, yavru bakımı, hareket edebilen büyük ayak parmakları ve başparmak. 3. Memeliler endotermiktir, bu da habitatlarının geniş bir alanında yaşamalarına olanak verir. Süt yavruya dengeli şekilde besin sağlar, kıllar ve deri altındaki yağ tabakası ısının sabit kalmasına yardımcı olur. Memeliler çok farklı çeşitteki besinleri yiyebilmek için farklılaşmış dişlere sahiptir. Ayrıca memelilerin oransal olarak büyük bir beyni ve birçok türünde öğrenme yeteneği vardır. Kretase döneminin sonunda kitlesel yok oluşu, takiben büyük karasal dinozorların yok oluşu, memeliler için birçok yeni ekolojik niş açmış, uyumsal açılımı teşvik etmiştir. Kıtaların kayması da, memeli gruplarının birçoğunu diğerlerinden izole etmiş, birçok yeni tür formunu teşvik etmiştir.

Kavram Kontrolü 34.8

1. Homininler insanları ve insanlara diğer kuyruksuz maymunlardan daha yakın olan tüm türleri içeren kuyruksuz maymunlar kladının içinde bir kladdır. Homininlerin türemiş özellikleri iki ayak üzerinde yürüyor olması ve kısmen büyük beyin içermesidir. 2. Hominidlerde iki ayak üzerinde yürüme, beyin hacminin büyümesinden çok daha önce evrimleşmiştir. Örneğin *Homo ergaster* tamamen dik, iki ayağı üzerinde yürüyebilen ve modern insanlar kadar uzun boyluydu fakat beyni bariz olarak modern insandan küçüktü. 3. Evet, her ikisi de doğrudur. Fosil kayıtların işaret ettiği gibi *Homo sapiens*'in 115.000 yıl öncesi kadar erken bir dönemde Afrika dışında populasyonları yerleşmiş olabilir. Ancak bu populasyonların günümüzde ya çok nesli vardır az ya da hiç yoktur. Bunun yerine, yaşayan tüm insanlar aşağı yukarı 50.000 yıl önce Afrika'dan dağılan Afrikalılardan köken almıştır ki bu durum genetik verilerle gösterilmiştir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

Kavram 34.1 Amfiyoksuslar günümüzde yaşayan omurgalıların en temel grubudur ve ergin bireyleri kordalıların türemiş anahtar özelliklerine sahiptir. Bu, omurgalıların ortak atasının, anteriyörde sonlanan bir ağız, bunu takip eden türemiş dört özelliğe sahip: bir notokord; bir dorsal, içi boş sinir kordonu; farinjeyal yarıklar veya açıklıklara; post-anal bir kuyruğa sahip bir amfiyoksus olabileceğini desteklemektedir. **Kavram 34.2** Craniata bir başa ve amfiyoksus veya tunikatlardan daha yoğun bir kas sistemine sahiptir. Bu özellikler Craniata'ya amfiyoksus ve tunikatlardan daha kompleks davranışları yapmasını ve koordine edebilmesini sağlar. İlkel Craniata'lar (yuvarlak ağızlılar) hasta veya ölmüş balıklar ve solucanla beslenen çöpçülerdir. Bunun aksine amfiyoksus ve tunikatlar besin maddelerini sudan süzerek beslenirler. **Kavram 34.3** Fosil kayıtlar içerisinde en erken omurgalılar arasında bulunan Conodontlar yaklaşık 300 milyon yıl önce çok yoğun bulunuyorlardı. Çenesiz geçen sürede, bu canlıların çok iyi gelişmiş dişleri kemik yapıların ilkin işaretlerini vermiştir. Çenesiz omurgalıların diğer türleri vücutlarının dışında kendilerini predatörlerinden korumaya yardımcı olan zırh geliştirmişlerdir. Tıpkı Pet-

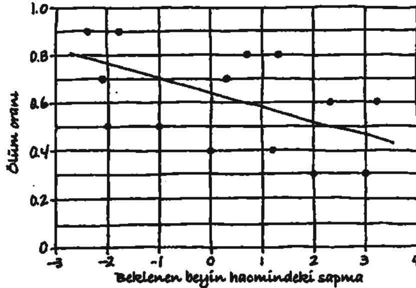
romyzontidae üyeleri gibi, bu türler hareket için çift yüzgeçlere ve dengeyi sağlayan yarım daire kanallarının bulunduğu bir iç kulağa sahipti. Zırhlı çenesiz omurgalıların birçok türü vardı ancak bunların büyük çoğunluğu 359 milyon yıl önce, Devoniyen döneminin bitiminde yok olmaya başlamıştır. **Kavram 34.4** Çenelerin kökeni, fosil Gnathosotomia üyelerinde ekolojik ilişkilerde etkili olan beslenme şekline göre şekillenmiştir. Predatörler çenelerini, avını yakalamada veya etten iri bir parça koparmak için kullanırlar. Bu da av olan türlerde git gide artan çok yönlü savunmanın evrimini tetiklemiştir. Bu değişimlerin kanıtı, çok iyi savunma yapan, vücudu zırhlı plakalarla çevrili predatör türlerin soy hattındaki gibi oldukça güçlü çenelere sahip 10 m uzunluktaki predatörleri de içeren fosil kayıtlarda bulunabilir. **Kavram 34.5** İki yaşamlılar üremek için suya ihtiyaç duyarlar, vücutları nemini çok hızlı şekilde kaybedebilir, yüksek ölçüde geçirgen deri ve yumurtalarının kabuğu yoktur ve bu nedenle kuruma tehdidi altındadır. **Kavram 34.6** Kuşlar theropod dinozorların soyundan gelmektedir ve dinozorlar ana sürüngen soyundan biri olan Archosaur soy hattı içerisindedir. Bu nedenle yaşayan diğer Archosaur sürüngenleri olan timsahlar, kuşlarla, kertenkeleler gibi Archosaur sürüngeni olmayanlardan daha yakın ilişkidedir. Sonuç olarak kuşlar sürüngen gibi kabul edilir. (Unutmayın, eğer sürüngenler kuşların dışında gibi tanımlansaydı, sürüngenler bir klad olmazdı. Onun yerine sürüngenler parafiletik bir grup olabilirlerdi.) **Kavram 34.7** Memeliler synapsid olarak isimlendirilen amniyota grubunun üyesidir. Erken (memeli olmayan) synapsidler yumurtlarlardı ve yayılarak yürürlerdi. Fosil kayıtlar memeli özelliklerinin 100 milyon yıldan daha fazla bir süreçte kademeli olarak ortaya çıktığını gösterir. Örneğin, çene, memeli olmayan synapsidlerde zaman içerisinde değişmiş, sonunda memelilerdekine benzer hale gelmiştir. 180 milyon yıl önce ilk memeliler ortaya çıktı. Erken memelilerin birçok türü vardı ama bunların çoğu küçüktü ve kendi komünitelerinde baskın ya da yoğun değillerdi. Memeliler ekolojik baskınlığa dinozorların yok oluşuna kadar ulaşamamışlardır. **Kavram 34.8** 2,5-4,5 milyon yıl önceki fosil kayıtlar gösteriyor ki çeşitli hominin türleri dik yürürdü ancak kısmen küçük beyin hacmine sahiplerdi. *Homo* cinsinin ilk üyesi yaklaşık 2,5 milyon yıl önce ortaya çıkmıştır. Bu türler alet kullanırdı ve kendilerinden önceki homininlerden daha büyük bir beyne sahiplerdi. Fosil kayıtlar, bizim cinsimizin üyesinin zaman içerisinde herhangi bir noktada yaşadığını göstermiştir. Ayrıca yaklaşık 1,3 milyon yıl öncesine kadar çeşitli *Homo* türleri, *Paranthropus* gibi erken hominin soy hatlarının bireyleriyle bir arada var olmuşlardır. Farklı homininler, çeşitli vücut boyutu, vücut şekli, beyin hacmi, dış morfolojisi ve alet kullanım yeteneğiyle aynı zaman periyodunda yaşamışlardır. En sonunda *Homo sapiens* dışında bu türlerin tamamı yok olmuştur. Bu sebeple insan evrimi *H. sapiens*'e doğru giden evrimsel bir yol gibi görülmemelidir ancak onun yerine, birçok dalı olan – sadece bizim soy hattımızın hayatta kaldığı- evrim ağacı gibi düşünülmelidir.

Kavradıklarınızı Test Edin

1. e 2. c 3. a 4. b 5. c 6. c

8. (a) Çünkü beyin hacmi bazı soy hatlarında sürekli büyüme eğilimliydi, büyük beynin faydalarının, zararından ağır geldiği ve bu sebeple doğal seçilimin büyük beyinlerin evrimini tercih ettiği sonucuna varabiliriz. (b) Vücuda oranla büyük olan beyinlerin faydası zararından daha çok olduğu sürece, büyük beyinler evrimleşebilir. Doğal seçilim vücut boyutuna oranla daha büyük beyinlerin evrimini tercih etmiş olabilir, çünkü bu tarz beyinler eşey seçiminde ve/veya hayatta kalmada avantaj sağlar.

(c)



Yetişkinlerdeki ölüm oranı, daha büyük beyne sahip kuşlarda daha düşük olma eğilimindedir.

Bölüm 35

Şekil Soruları

Şekil 35.9 Bu bulgu, esmer renkli tüylerin güveleri fiziksel olarak engellemekten çok, diğer bazı yollarla savuşturduğunu gösterebilir. Olasılıkla, tüyler güvelere zarar veren ve tatsız gelen bir kimyasal içermektedir. **Şekil 35.17** Öz ve korteks sırasıyla, iletim dokusunun iç kısmında kalan ve dış kısmında yer alan temel dokular olarak tanımlanmaktadır. Monokotil gövdelerinin iletim demetleri temle dokunun içinde dağınık düzenlendiğinden, iletim dokusunun iç kısmı ve dış kısmı arasında kesin bir ayrım yoktur. **Şekil 35.19** Demet kambiyumu bir gövde ya da kökün çapının artmasını sağlayan bir büyüme gösterir. İletim kambiyumunun dış kısmında kalan dokulardaki hücrelerin bölünmesi durduğundan büyümeye eşlik edemezler. Bunun sonucunda, bu dokular parçalanırlar. **Şekil 35.31** Her bir kök epidermis hücresi bir kök tüyü oluşturacaktır. Şekil 35.33 Homeotik gen mutasyonunun diğer bir örneği Şekil 18.20'de gösterilen *Drosophila* mutasyonudur. *Drosphila*'nın Hox genindeki bir mutasyon antenlerin yerinde ayakların oluşmasına neden olur. **Şekil 35.34** Çiçek karpeller dışında herhangi bir kısım içermeyecektir.

Kavram Kontrolü 35.1

1. İletim doku sistemi yaprakları ve kökleri birbirine bağlar. Böylece şekerlerin floem aracılığıyla yapraklardan köklere, su ve minerallerin ise ksilemde yapraklara iletilmesini sağlar. 2. (a) büyük aksiler tomurcuklar; (b) petioller; (c) bir yumru, küçük bir gövde ve büyük depo yapraklarına sahip bir yeraltı sürgünü. 3. Fotosentezden yeterli enerji almak için, güneşle temas kurabilecek geniş bir yüzeye gereksinimiz olacaktır. Bununla birlikte, hacime göre yüzey alanının genişlemesi yeni sorunlar doğuracaktır- evaporasyonla su kaybı. Bu nedenle sürekli olarak bir su kaynağına bağlı olmamız gerekir- toprak, aynı zamanda bizim mineral kaynağımız. Kısacası, çok fazla bitkiler gibi gözükecek ve davranacağız. 4. Bitki hücreleri büyüdükçe, sulanmış, suyumsu bir özsuyu içeren dev bir merkezi vakuol oluştururlar. Merkezi vakuoller bitki hücrelerinin, yeni sitoplazma için sadece en az bir harcama yapacak büyüklükte kalmasını sağlar. Bitki hücre çeperlerindeki selüloz mikrofibrillerin yönelimi hücrelerin büyüme şeklini etkiler.

Kavram Kontrolü 35.2

1. Primer büyüme apikal meristemlerden kökenlenir ve organların oluşturulmasını ve uzamasını içerir. Sekonder büyüme lateral meristemlerden kaynaklanır ve köklerin ve de gövdelerin çapının artmasını sağlar. 2. Normalde, bölünmekte olan hücreleriniz, bu hücrelerin öğretebilecekleri hücre tipleri ile sınırlıdır. Buna karşılık, bir bitki meristeminde hücre bölünmesi sonucu oluşan hücreler bitkilerdeki bütün hücre tiplerine dönüşebilir. 3. Sürgünün en büyük ve en yaşlı yaprakları en altta bulunacaktır. Bu yapraklar çok fazla gölgeleneceklerinden, boyutlarından bağımsız fotosentez yapamayacaklardır. 4. Hayır, havuç kökleri olasılıkla ikinci büyüme mevsiminin sonunda küçülecektir. Çünkü kökte biriktirilmiş besinler çiçek, meyve ve tohumların yapımında kullanılacaktır.

Kavram Kontrolü 35.3

1. Köklerde, primer büyüme kök ucundan uzaklaştıkça, birbirini izleyen üç evrede ortaya çıkar: bölünür hücreler bölgesi, uzama bölgesi ve farklılaşma bölgesi. Sürgünlerde primer büyüme apikal tomurcukların uçlarında görülür. Bu bölgede bir apikal meristemin uzun ekseni boyunca her iki tarafta ortaya çıkan yaprak primordiyumları bulunur. Uzunluğuna büyümenin büyük bir bölümü, sürgün ucunun altında, yaşlı internodyumlarda ortaya çıkar. 2. Hayır, Mısır gibi dikey konumlanmış yapraklar yaprağın her iki yanında eşit miktarda ışık yakalayabildiğinden, bu yaprakların mezofil hücrelerinin palizat ve sünger parankimasına farklılaşmasını bekleyemezsiniz. Ayrıca, dikey yaprakların genellikle her iki yüzeyinde de stoma bulunur. 3. Kök tüyleri kök epidermisinin yüzey alanını arttıran hücresel uzantılardır. Böylelikle, mineral ve su alınımı artar. Mikrovililer, barsağın yüzey alanını arttırarak besin maddelerinin alınımını arttıran uzantılardır.

Kavram Kontrolü 35.4

1. İşaret hala yerden 2 m yükseklikte olacaktır. Çünkü artık, ağacın bu kısmında uzama büyümesi (primer büyüme) durmuştur; artık sadece kalınlığına büyümektedir (sekonder büyüme). 2. Stomalar kapanabilmelidir. Çünkü, yapraklarda yüzeyin hacime oranı çok daha yüksek olduğundan, evaporasyon odunsu ağaçların gövdelerine göre, yapraklardan çok daha şiddetlidir. 3. Tropiklerde sıcaklık değişimleri küçük olduğundan, ağaç, nemli ve kurak mevsimlerin baskın olduğu bir bölgeden gelmedikçe, tropiklerdeki bir ağacın büyüme halkaların ayrıedilmesi zordur. 4. Halka çıkarma sekonder floemden (kabuğun bir kısmı) tam bir halka çıkarılmasını sağlar. Bu da, sürgünlerden köklere şekerlerin ve nişastaların taşınımını tamamen engeller.

Kavram Kontrolü 35.5

1. Bir bitkinin bütün canlı vejetatif hücreleri aynı genoma sahip olsa da, farklı yapı ve işlev görmek için farklılaşırlar. Çünkü gen ekspresyonu farklıdır. 2. Bitkiler sınırsız büyüme gösterirler; gençlik ve olgun evreleri bitkinin aynı bireyinde ortaya çıkar; bitkilerde hücre farklılaşması soydan çok, son konumlarına daha bağımlıdır. 3. Kuramsal olarak, eğer B geni çiçeğin dıştaki üç halkasının hepsinde aktif olsaydı, tepaller oluşurdu.

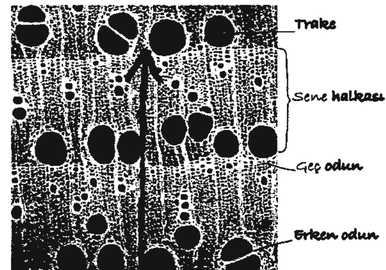
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

35.1 Burada birkaç örnek verilmiştir: Yapraklar ve gövdelerin kutikulası bu yapıları kurumuya karşı korur. Kollenkima ve sklerankima hücrelerinin çeperleri kalındır. Bu kalın çeperler bitkilere destek sağlar. Kuvvetli, dallanmış kök sistemleri bitkin toprağa tutunmasını sağlar. **35.2** Bütün bitki organ ve dokuları sonuçta meristemlerin faaliyeti sonucu oluşur. **35.3** Lateral kökler perisikden kökenlenirler ve kök dokularının içersinden ilerledikçe bitki hücrelerini parçalarlar. Gövdelerde dallar yanal tomurcuklardan kökenlenirler ve herhangi bir hücreyi parçalamazlar. **35.4** Sekonder büyümenin evrimi ile, bitkiler boylarını uzatabilmişler ve diğerlerini gölgelemek için rekabete girişmişlerdir. **35.5** Hücre çeperinin en içteki tabakalarında selüloz mikrofibrillerin yönelimi bu büyümenin tek bir eksen boyunca gerçekleşmesine neden olur. Mikrotübüller hücre genişleme düzleminin düzenlenmesinde kilit bir rol oynar. Selüloz mikrofibrillerin yönelimini belirleyen, hücrenin sitoplazmasının dış kısmındaki mikrotübüllerin yönelimidir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d 2. c 3. c 4. a 5. b 6. e 7. d

8.



Bölüm 36

Şekil Soruları

Şekil 36.3 Yapraklar saatin dönüş yönüne ters yönde üretileceklerdir. **Şekil 36.4** Daha yüksek bir yaprak alanının fotosentezi arttırması beklenmez. Çünkü üst yapraklar alttaki yaprakları gölgeleyecektir. **Şekil 36.7** Bir proton pompası inhibitörü zar potansiyelini depolarize edecektir. Çünkü, plazma zarından dış kısma daha az sayıda H^+ iyonu pompalanacaktır. Bir H^+/sakkaroz taşıyıcısı engelleyicisinin birincil etkisi zar potansiyelini hiperpolarize etmek olcaktır. Çünkü bu kotransporperler (birlikte taşıyıcılar) aracılığıyla hücreye geriye dah az H^+ iyonu sızacaktır. Bir H^+/NO_3^- kotransportırının bir engelleyicisinin zar potansiyeli üzerinde etkisi olmayacaktır. Çünkü pozitif yüklü bir iyon ile negatif yüklü bir iyonun eş zamanlı olarak birlikte taşınımı bir zarın iki tarafındaki yük farkı üzerinde etki yaratmaz. Bir K^+ iyonu kanalının bir engelleyicisi zar potansiyelini azaltacaktır. Çünkü hücrenin dışında fazladan pozitif yüklü iyon birikmeyecektir. **Şekil 36.10** Kaspari şeridi su ve minerallerin endodermis hücreleri arasında ya da hücre çeperi aracılığıyla bir endodermisin çevresinden hareketini durdurur. Bu nedenle, su ve minerallerin bir endodermis hücresinin plazma zarından geçmesi gerekir. **Şekil 36.19** Ksilem negatif basınç (gerilim) altında olduğundan, daha önce bir trakeid ya da trakeye yerleştirilmiş bir stilenin (böcek hortumu) kesilmesi olasılıkla hücreye havanın girmesini sağlayacaktır. Pozitif kök basıncı baskın oluncaya kadar ksilem özsuyu dışarı akılmayacaktır.

Kavram Kontrolü 36.1

1.İletim demetli bitkilerin ksilemdeki su ve mineralleri bitkinin diğer kısımlarına taşıması gerekir. Ayrıca bu bitkilerin şekerleri de üretildikleri yerden kullanıldıkları yere taşınmaları gerekir. 2. Yaprak düzenlenişi, yaprak ve gövde yönelimi ve yaprak alanı indeksi dahil, bitki şeklinin pek çok özelliği, bitkinin kendi kendini gölgelemesini engeller. 3. Gövde uzamasındaki artış bitkinin üst yapraklarının yükselmesini sağlayacaktır. Dik yapraklar ve yanal (lateral) dallanmanın azalması bitkinin komşuları tarafından gölgelenmesini azaltacaktır. 4. Bölüm 35'te tartışıldığı gibi (s.741), sürgün uçlarının budanması apikal uç baskınlığını ortadan kaldıracaktır. Bunun sonucunda koltukaltı (aksiler) tomurcukları yanal sürgünler (dallar)şeklinde büyüyecektir. Bu dallanma sonucunda, yaprak alan indeksi daha büyük, çalımsı bir bitki oluşacaktır. 5. Fungusun hifleri ince ve uzun iplikçiklerden (filamanlar) oluşur. Bu hifler toprakta iç içe geçmiş geniş bir ağ oluşturur. Yüzey alanlarının hacimlerine göre büyük oluşu topraktan madde alımını arttıran bir adaptasyondur.

Kavram Kontrolü 36.2

1.Hücrenin ψ_p'si 0.7 MPa'dır. ψ_p'si -0.4 MPa olan bir çözeltide, eşitlik halinde hücrenin ψ_p'si 0.3 MPa olacaktır. 2. Hücreler, ortamlarındaki ozmotik değişimlere hala düzenleme yapmakla birlikte, daha yavaş yanıt vereceklerdir. Her ne kadar akuaporinler bir zarın iki tarafında su potansiyeli gradiyentini etkilemezse de, ozmotik düzenlemenin daha hızlı yapılmasını sağlarlar. 3. Eğer trakeidler ve trakeler olgunlukta canlı iseler, sitoplazmaları suyun hareketini engelleyecektir. Böylece uzun mesafeli taşınım önlenecektir. 4. Protoplazma patlayacaktır. Çünkü sitoplazmada çözünmüş pek çok madde içerdiğinden, su, eşitliğe ulaşmaksızın sürekli olarak girecektir. (mevcut olduğunda, hücre çeperi protoplazmanın aşırı genişlemesi nedeniyle parçalanmayı önler.)

Kavram Kontrolü 36.3

1.Su ileten ksilem hücreleri olgunluk evresinde ölü olduklarından ve içi boş tüpler oluşturduklarından, su akışına az direnç gösterirler ve kalın çeperleri hücrelerin içteki negatif basınç nedeniyle çökmelerini önler. 2. Şafak vakti bir damla dışarı atılır. Çünkü kök basıncı nedenlyle ksilem pozitif basınç altındadır. Öğleyin, ksilem kesildiğinde negatif basınç altındadır ve ksilem özsuyu kesik yüzeyden gövdeye çekilir. Kök basıncı öğleyin transpirasyon hızındaki artışa ayak uyduramaz. 3. Endodermis suda çözünen çözünmüş maddelerin geçişini düzenler. Bunu, bu tür bütün moleküllerin seçici geçirgen bir zardan geçmesini sağlayarak yapar. Olasılıkla, engelleyici bitkinin fotosentetik hücrelerine asla ulaşamaz. 4. Olasılıkla daha büyük bir kök kütlesi plazma zarlarının suya daha düşük olan geçirgenliğini kompanse eder. 5. Kaspari şeridi ve bağlantıların her ikisi de hücreler arasında akışkan hareketini önler.

Kavram Kontrolü 36.4

1.Şafak vakti stomaların açılması, başlıca ışık, CO_2 konsantrasyonları ve sirkadiyan ritm tarafından kontrol edilir. Kuraklık, yüksek sıcaklık ve rüzgar gibi gibi çevresel stresler gündüzleri stomaların kapanmasını teşvik edebilir. Su kıtlığı bir bitki hormonu olan absisik asitin serbest bırakılmasını teşvik eder. Absisik asit stomaların kapanması için bekçi hücrelere sinyal gönderir. 2. Stoma hücrelerinin proton pompalarının aktifleşmesi bekçi hücrelerinin K^+'u almalarına neden olacaktır. Bekçi hücrelerindeki turgor artışı stomların açık kalmasını sağlayarak yapraktan evaporasyonla aşırı su kaybına neden olacaktır. 3. Çiçekler kesildikten sonra, herhangi bir yapraktan ve petallerden (değişime uğramış yapraklar) transpirasyon ksilemden su çekmeye devam edecektir. Eğer kesik çiçekler doğrudan bir vazoya geçirilirlerse, trakelerdeki hava paketleri vazodan çiçeklere suyun gönderilmesini önler.Suyun altında, yeniden gövdelerin ilk kesildiği yerin birkaç santimetre yukarısından kesilmesi, hava paketlerinin üstündeki ksilemi ayıracaktır. Su damlaları, çiçekleri vazoya koyarken diğer hava paketinin oluşmasını önler. 4. Su molekülleri farklı hızlarda, sürekli hareket eder. Bu partiküllerin ortalama hızı suyun sıcaklığına bağlıdır. Eğer su molekülleri yeterli enerji kazanırsa, akışkanın yüzeyinin yakınındaki en yüksek enerjili moleküller yeterli hıza ve böylece kinetik enerjiye ulaşacaktır. Bu durum, su moleküllerinin gaz halindeki molekül formunda ya da daha basitçe, su buharı olarak akışkandan uzaklaşmasına neden olacaktır. En yüksek kinetik enerji düzeyli partiküller evaporasyon yaptıkça, geriye kalan sıvının ortalama kinetik enerjisi azalır. Bir akışkanın sıcaklığı doğrudan o akışkanın ortalama kinetik enerjisi ile doğrudan ilişkili olduğundan, akışkan evaporasyon yaptıkça soğur.

Kavram Kontrolü 36.5

1.Her iki durumda, uzun mesafeli taşınım, tüpün karşılıklı uçlarındaki bir basınç farkına bağlı ortaya çıkan kitle şeklindeki bir akıştır. Basınç, bir kalburlu borunun kaynaktaki ucunda üretilir. Bu basınç farkı, şekerin yüklenmesi ve sonuçta suyun ozmotik akışla flöeme girmesi sonucu oluşur. Bu basınç özsuyunu, tüpün kaynaktaki ucundan havuzdaki ucuna *iter*. Bunun aksine, transpirasyon bir kuvvet olarak negatif bir basınç potansiyeli (gerilim) yaratır. Bu kuvvet ksilem özsuyunu yukarıya doğru *çeker*. 2. Başlıca kaynaklar büyümesini tamamlamış yapraklar (fotosentez ile) ve gelişmesini tamamlamış depo organları (nişastanın parçalanması ile)'dır. Aktif olarak büyüdüklerinden, kökler, tomurcuklar, gövdeler, genişleyen yapraklar ve meyveler kuvvetli havuzlardır. Karbonhidratların biriktiği yaz aylarında bir depo organı bir havuz olabilir. Fakat bu organlar, sürgün uçlarının büyütülmesi için nişastanın şekere dönüştürüldüğü ilkbaharda bir kaynak olabilir. 3. Ya kök basıncı yüksek olduğunda ksilemde ya da flöemin kalburlu boru elemanlarında olsun, pozitif basınç aktif taşınım gerektirir. Ksilemde uzun mesafeli taşınımın çoğu negatif basınçla yürütülen kitlesel akışa bağlıdır. Negatif basınç sonuçta, yapraktan suyun evaporasyonu ile yaratılır ve canlı hücreye gereksinim duymaz. 4. Sarmal uzun bir yara, flöem özsuyunun kök havuzlarına kitlesel olarak optimum akışını önler. Bu nedenle, daha fazla flöem özsuyu kaynak yapraklardan havuzlara taşınarak, onların tadını arttırır.

Kavram Kontrolü 36.6

1.Protein kanallarının oluşturduğu ağın aksine, plazmodezmler RNA, proteinler ve virüsleri bir hücreden diğerine geçirme yeteneğindedir. 2. Uzun mesafeli sinyal iletimi bütün bitki organizmaların birlikte iş görmesi için kritik olmakla birlikte, bu tür bir bütünleşmenin hızı bitkiler için çok daha az kritiktir. Çünkü hayvanlarınkinin aksine, bitkiler hızlı hareketlere sahip değildir. 3. Her ne kadar bu strateji viral enfeksiyonların sistemik yayılımını ortadan kaldırırsa da, aynı zamanda bitkilerin gelişimini şiddetli bir biçimde etkileyecektir.

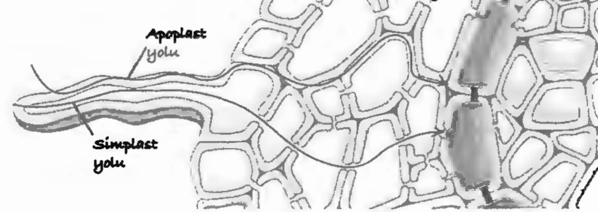
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

36.1 Uzun sürgün ve yaprağın oluşturduğu taç örtüsü yüksekte olan bitkiler genel olarak, daha kısa boylu olanlara göre, daha avantajlıdır. Uzun sürgünlerin üzerindeki seçilim avantajının bir sonucu, yaprakların köklerden daha da uzaklaşması olmuştur. Bu ayrım kök ve sürgün sistemleri arasında maddelerin taşınımı için sorun yaratmıştır. Ksilem hücrelerine sahip olan bitkiler kök sistemlerine topraktaki kaynakları (su ve mineraller) sağlamada daha başarılı olmuşlardır. Benzer şekilde, flöem hücrelerine sahip olanlar karbohidratları şeker havuzlarına sağlamada daha başarılı olmuşlardır. **36.2** Ksilem özsuyu, kök basıncı ile bitkide yukarı doğru itilmesine göre, çoğunlukla bitki tarafından transpirasyonla çok daha sık olarak yukarı çekilir. **36.3** Hidrojen bağları su moleküllerini birbirleri ile kohezyon yapmaları ve hücre çeperleri gibi, diğer maddelere suyun adezyonu için gereklidir. Su moleküllerinin hem adezyon ve hem de kohezyonu negatif basınç altında ksilem özsuyunun yukarı doğru yükselmesinde yer alır. **36.4** Her ne kadar stomalar bitkiden su kaybının büyük bir bölümünden sorumlu ise de, gaz alışverişi için gereklidirler-örneğin, fotosentez için gerekli olan karbon dioksit alınımı için. **36.5** Her ne kadar flöem özsuyunun taşınımı kitlesel akışa bağlı ise de, fölemde taşınımın gerçekleşmesini sağlayan basınç gradiyenti suyun ozmotik olarak alınımına bağlıdır. Suyun ozmotik alınımı şekerlerin çeker kaynaklarında kalburlu boru elemanlarına yüklenmesi sonucu oluşur. Flöemin yüklenmesi H^+ ko-transport süreçlerine bağlıdır. H^+ ko-transport süreci de sonuçta, H^+'nin aktif olarak pompalanması ile oluşan H^+ gradiyentlerine bağlıdır. **36.6** Hücreler arasındaki voltaj, sitoplazmanın pH'sı, sitoplazmdaki kalsiyum konsantrasyonu ve proteinlerin viral hareketi gibi unsurların hepsi, plamzodezmlerin sayısında gelişime bağlı olarak ortaya çıkan değişiklikler gibi, simplastta bilgi iletişimini etkiler.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.c **2.**a **3.**b **4.**b **5.**c **6.**e **7.**e **8.**a **9.**d

10.



Bölüm 37

Şekil Soruları

Şekil 37.3 Anyonlar. Katyonlar toprak partiküllerine bağlı olduklarından, ağır yağmurlarla topraktan kaybolmaları daha düşük bir olasılıktır. **Tablo 37.1** Flor, selenyum ve krom. Bitkiler 50 elementten daha fazlasını içerebilir. Fakat, bitkinin yaşam döngüsünü tamamlaması için sadece birkaçı gereklidir. Flor, selenyum ve krom dahil, diğerleri mevcuttur, fakat yaşamın sürdürülmesi için gerekli değildir. **Şekil 37.11** Baklagillere ait bitkiler yararlanır. Çünkü bakteriler, bitki kökleri tarafından absorblanan azotu fikse derler. Bakteriler bitkilerden fotosentez ürünlerini elde ettikleri için yararlanırlar. **Şekil 37. 12** Bitkide üç doku sisteminin hepsi etkilenir. Kök tüyleri (örtü doku) *Rhizobium*'un girişini sağlamak için değişime uğrar. Korteks (temel doku) ve perisikl (iletim dokusu) nodül oluşumu sırasında çoğalır. Nodülün iletim dokusu, besin maddelerinin etkili bir şekilde alışverişi için kökün demet silindirine bağlanır. Şekil 37.14 Eğer fosfat sınırlayıcı tek mineral olsaydı, ağacın doğal büyümesi, sarımsakotunun neden olduğu mikoriza birliğindeki azalmadan çok daha az etkilenirdi. Bunun sonucunda sarımsak otunun rekabete bağlı avantajı toprağa fosfat katılmasıyla azalacaktır.

Kavram Kontrolü 37.1

1.Aşırı sulama köklerin oksijensiz kalmasına neden olur. Aşırı gübreleme toprağın tuzlanmasına ve su kirlenmesine yol açar. 2. Çimenlik kırpıntıları ayrıştıkça, toprağın mineral kalitesini iyileştirirler. Eğer uzaklaştırılırlarsa, topraktan yok olan mineraller gübreleme ile yenilenebilir. 3. Küçük boyutlu ve negatif yüklü oluşları nedeniyle, kil partikülleri katyonların ve su moleküllerinin bağlanma yerlerini arttıracak ve bu nedenle toprağın katyon değiştirme kapasitesini ve su tutma kapasitesini arttıracaktır. 4. Su molekülleri arasındaki hidrojen bağları nedeniyle su dondukça genişler ve bu, kayaların mekanik olarak parçalanmasına neden olur. Su aynı zamanda pek çok nesneye tutunur ve yerçekimi gibi kuvvetlerle birlikte, bu kohezyon kayaçlardan parçacıkların çekilmesine yardım eder. Son olarak, polar olması nedeniyle, su mükemmel bir çözgendir. İyonlar dahil, pekçok maddenin çözeltide çözünmesini sağlar.

Kavram Kontrolü 37.2

1.Tablo 37.1, CO_2'nin bitkinin kuru ağırlığının %90'ından sorumludur. Bu durum, Hales'in, bitkilerin büyük ölçüde havadan beslendikleri görüşünü destekler. 2. Hayır, makrobesin maddelerine daha büyük miktarlarda gereksinim duyulsa da, bütün gerekli elementler bitkinin yaşamının tamamlanması için gereklidir. 3. Bir elementin katılması bir kültür bitkisinin büyüme hızında bir artışa neden olması, o elementin, bitkinin yaşam döngüsünü tamamlaması için kesin olarak gerekli olduğu anlamına gelmez. 4. Toprağın suyla dolması, hava boşluklarının suyla dolmasına ve böylece ortamda O_2 konsantrasyonunun düşmesine neden olur. Bu tür koşullar, bitkilerde son ürün olarak etanol üreten ve anerobik olan alkolik fermentasyon sürecini arttırır.

Kavram Kontrolü 37.3

1.Rizosfer canlı köklere bitişik toprakta dar bir bölgedir. Bu bölge özellikle hem organik ve hem de inorganik besin maddelerince zengin olup, toprak kitlesininkinden pek çok kat daha büyük olan bir mikrobiyal populasyona sahiptir. 2. Toprak bakterileri ve mikorizalar bazı mineralleri bitki için daha kullanışlı hale getirerek bitkinin beslenmesini arttırır. Örneğin, pek çok tip toprak bakterisi azot döngüsünde yer alır. Mikorizanın hifleri, özellikle fosfat iyonları olmak üzere, besin maddelerinin absorbsiyonu için geniş bir yüzey alanı sağlar. 3. Doygunluk sağlayan yağış topraktaki oksijeni azaltabilir. Toprakta oksijen eksikliği, yerfıstığı köklerindeki nodüller tarafından azot fiksasyonunu engelleyecek ve bitkinin kullanabileceği azotu azaltacaktır. Alternatif olarak, şiddetli yağmur topraktan nitratın yıkanmasına neden olabilir. Azot eksikliğinin belirtilerinden biri yaşlı yaprakların sararmasıdır.

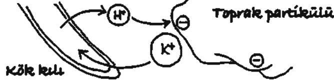
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

37.1 Ekosistem terimi belli bir bölgedeki organizmaları ve bu organizmaları kuşatan ortam ile ilişkilerini ifade eder. Toprak bakteriler, funguslar, hayvanlar ve bitkilerin kök sistemleri dahil, pekçok organizma topluluğunu barındırır. Bu kommünütelerin canlılıkları mineraller, oksijen ve su gibi, toprak ortamındaki cansız faktörlere ve farklı organizma kommünüteleri arasındaki hem pozitif ve hem de negatif ilişkilere bağlıdır. 37.2 Hayır, bitkiler bitkilerin gereksinim duyduğu bütün mineralleri uygun miktarda içeren, havalandırılmış tuz çözeltisi olan hidroponik olarak yetiştirildiklerinde yaşam döngülerini tamamlayabilirler. 37.3 Hayır, bazı parazitik bitkiler, karbonlu besin maddelerini diğer organizmalardan çekerek elde ederler.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.b 2.b 3.a 4.e 5.b 6.b 7.d 8.c 8.d

10.



Bölüm 38

Şekil Soruları

Şekil 38.4 Özel bir tozlaştırıcın olması daha etkilidir. Çünkü böylece yanlış türlere daha az polen gönderilir. Bununla birlikte, bu aynı zamanda riskli bir stratejidir: Eğer tozlaşmayı sağlayan populasyon alışagelmedik bir avlanma, hastalık ya da iklimsel değişiklik sıkıntısı çekerse, bitkiler tohum üretemeyebilir. **Şekil 38.8** Tek bir kotiledona sahip olmanın yanında, monokotiller paralel yaprak damarlanması, dağınık dizilişli iletim demetleri, ağsı bir kök sistemi, üç ya da üçün katları kadar çiçek organı sayısı ve sadece tek açıklığı olan polen danelerine sahiptir. Bunu aksine, dikotiler iki kotiledon, ağsı yaprak damarlanması, dairesel dizilişli iletim demetleri, kazık kökler, dört ya da beş ya da daha fazla sayıda çiçek organı ve üç açıklığı olan polen tanelerine sahiptir. **Şekil 38.9** Fasülyelerde toprağı itmeye yarıyan çengel şeklinde bir hipokotil bulunur. Ayrıca, iki kotiledon arasında kalan kırılgan yapraklar ve sürgün apikal meristemi de korunur. Mısır fidelerinin koleoptili yeni çıkan yaprakların korunmasına yardım eder. **Şekil 38.17** Taç tümörü bakterisi (*Agrobacterium tumefaciens*) normal olarak duyarlı bitkilerde kanser benzeri büyümelere neden olur. *Agrobacterium* kendi genlerini plazmidler aracılığıyla bitki hücresinin genlerine sokar. Bu plazmidler kanser benzeri bir büyümeye neden olmaksızın, genlerini bitki hücrelerinin genlerine sokma yeteneklerini elde tutmak için genetik mühendisliği yoluyla değişime uğratılmışlardır.

Kavram Kontrolü 38.1

1.Angiospermlerde tozlaşma, polenin bir anterden stigmaya taşınmasıdır. Döllenme, yumurta ve spermin zigot oluşturmak için birleşmesidir; polen tanesinden polen tüpü oluşuncaya kadar döllenme gerçekleşmez. 2. Tohum dormansisi tohumların erken çimlenmesini önler. Bir tohum ,sadece çevresel koşullar bir genç fidenin embriyosunun yaşaması için optimum olunca çimlenecektir. 3. Uzun stilüsler kalıtsal olarak değersiz ve ve başarılı bir şekilde uzun polen tüpleri oluşturamayan polen tanelerini eleyecektir. 4. Hayır. Bitkilerde haploid (gametofit) evre doğrudan mayozla oluşan tek hücreli bir gamet (yumurta ya da sperm)'tır. Sporlar bulunmaz.

Kavram Kontrolü 38.2

1.Eşeysiz olarak çoğalan kültür bitkilerinde kalıtsal çeşitlilik eksiktir. Bir salgın hastalıkla karşılaştıklarında kalıtsal olarak çeşitlilik gösteren populasyonların yok olma olasılığı daha azdır. Çünkü bir populasyonda birkaç bireyin dirençli olma olasılığı daha büyüktür. 2. Kısa vadede kendine döllekllik, polen göndermenin gerçekçi olmadığı, çok fazla dağılış göstermiş ve aralıklı bir populasyonda avantajlı olabilir. 2. Bununla birlikte, uzun dönemde, kendine döllekllik evrimsel olarak ölü bir noktadır. Çünkü kendine döllekllik adaptif evrimi önleyen kalıtsal çeşitlilik kaybına neden olur. 3. Bu mümkündür, fakat hoşnutluk verici sonuçlar alma olasılığı düşüktür. Hem yumrular ve hem de meyveler çok büyük enerji kaynaklarıdır. Her bir bitki eşeyli ve eşeysiz üreme için çok az miktarda enerjiye sahiptir. Kuramsal olarak, her ne kadar bir domates-patates bitkisi eşit ölçüde meyve ve yumru üretebilirse de, bu meyveler ve yumruların kalitesi düşük ve ürün miktarı az olacaktır.

Kavram Kontrolü 38.3

1.Hem geleneksel ıslah ve hem de genetik mühendislik istenen özellikler için yapay seçilimi içerir. Bununla birlikte, genetik mühendislik teknikleri gen aktarımını hızlandırır ve birbirleri ile yakın yakın akraba varyete ve çeşitler arasında gen aktarımı ile sınırlı değildir. 2. GM kültür bitkilerinin besin içerikleri daha yüksek ve böceklerin zarar verdiği bitkileri istila eden böcek zararlarına ya da patojenlere daha az duyarlıdırlar. Ayrıca, kimyasal püskürtülmesine gereksinim duymayabilirler. Bununla birlikte, insan sağlığı ve hedef organizmalar dışındaki organizmalar üzerinde olumsuz etkileri ve transgen kaçışı riski içerebilir. 3. *Bt* mısırda daha az böcek zararı görülmektedir; bu nedenle, *Bt* mısır bitkilerinin, yaralanma ile bitkilere bulaşan ve fumonozin üreten funguslar tarafından enfekte edilme olasılığı daha düşüktür. 4. Böyle türlerde, kloroplast DNA'sına gen aktarılması onun polene kaçışını önleyemeyecektir; bu tür bir yöntem, kloroplast DNA'sının sadece yumurta da bulunmasını gerektirir. Bu nedenle gen kaçışını önlemek için, erkekte kısırlık, apomiksis ve kendi kendine tozlaşan kapalı çiçekler gibi tamamen farklı bir yöntem gereklidir.

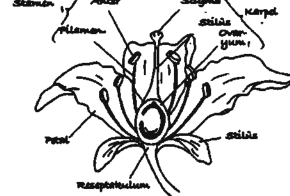
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

38.1 Tozlaşmadan sonra, bir çiçek tipik olarak meyveye dönüşür. Pistilin stigması solar ve ovaryum şişmeye başlar. Ovaryumun içindeki tohum taslakları (embriyonik tohumlar) olgunlaşmaya başlar. **38.2** Eşeysiz üreme kararlı bir ortamda avantajlı olabilir. Çünkü çevreye iyi uyum sağlamış bitki bireyleri bütün genlerini yavrulara geçirecektir. Ayrıca, eşeysiz üreme genel olarak, eşeyli üreme sonucu oluşanlara fidelere göre, daha az kırılgan yavrular üretir. Bununla birlikte, eşeyli üreme kalıtsal çeşitlilik üretir. Bu kalıtsal çeşitlilik kararsız bir ortamda avantalı olabilir. Eşeyli üreme sonucu oluşan en az bir yavrunun değişen bir çevrede yaşayabilme olasılığı vardır. **38.3** "Altın Pirinç", daha fazla A vitamini üretmesi ve böylelikle pirincin besin değerini arttırması için genetiksel olarak değişikliğe uğratılmıştır. Bir toprak bakterisinden bir protoksin geni *Bt* mısır bitkilerine genetik mühendisliği yolu ile aktarılmıştır. Bu protoksin geni omurgasızlara zehir etkisi gösterirken omurgalılara zararsızdır. *Bt* kültür bitkileri daha az pestisit püskürtülmesine gereksinim duymakta ve fungus enfeksiyonundan daha az etkilenmektedir. Kasava bitkisinin besin değeri genetik mühendisliği yoluyla pek çok açıdan iyileştirilmektedir. Protein, demir ve betakaroten (bir vitamin A öncülü) düzeyi arttırılmış ve köklerin içerdiği siyanür içeren bütün kimyasallar uzaklaştırılmıştır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.c 2.a 3.c 4.e 5.c 6.c 7.d 8.c 9.d

10.



Bölüm 39

Şekil Soruları

Şekil 39.4 Şekil 11. 18'deki Panel B dallanmış bir sinyal iletim yolunu göstermektedir. Bu sinyal iletim yolu de-etilasyonda yer alan dallanmış, fitokrom bağımlı yokla benzemektedir. **Şekil 39.5** fototropizmada ışığın en etkili dalga boyunun ne olduğunu saptamak için, beyaz ışığı bileşenlerine ayırmak ve hangi renklerin en hızlı kıvrılmaya neden olduğunu görmek için cam bir prizma kullanabilirsiniz (yanıt mavidir; bakınız Şekil 39.16). **Şekil 39.6** TIBA içeren agar boncuğun bulunmadığı tarafa aşağı yönde daha fazla oksin taşınarak o tarafın daha fazla büyümesine neden olacaktır. Ve bunun sonucunda koleoptil boncuğun bulunmadığı tarafa doğru kıvrılacaktır. **Şekil 39.7** Hayır. Polar oksin taşınımı hücrelerin kaidelerinde oksin taşıyan proteinlerin dağılımına bağlıdır. **Şekil 39.17** Evet. Kırmız ışığı içeren beyaz ışık bütün uygulamalarda tohum çimlenmesini uyaracaktır. **Şekil 39.22** Kısa gün bitkileri çiçeklenmeyecektir. Uzun gün bitkileri çiçeklenecektir. **Şekil 39.23** Eğer bu doğru olsaydı, florigen bir uyarıcı değil, çiçeklenmenin engelleyicisi olacaktı.

Kavram kontrolü 39.1

1. Karanlıkta büyütülen fideler etiole olur: uzun gövdelere, az gelişmiş kök sistemlerine ve genişlememiş yapraklara sahiptirler. Ayrıca sürgünlerinde klorofil bulunmaz. Etiole büyüme yer altında karşılaştıkları karanlık koşullarda filizlenen tohumlar için yararlıdır. Gövde uzamasına daha fazla, yaprak genişlemesi ve kök büyümesine daha az enerji ayırarak bir bitkinin depoladığı besinler tükenmeden önce sürgünün güneş ışığına ulaşma olasılığını arttıracaktır. 2. Sikloheksi-

mid, de-etiolleşme için gerekli yeni bir proteinlerin sentezini engelleyerek de-etiolasyonu engelleyecektir. 3. Hayır. Kitapta açıklandığı gibi devirsel GMP'nin enjekte edilmesi gibi, viagra uygulanması sadece kısmi bir de-etiolasyon yanıtı verilmesine neden olacaktır. Tamamen de-etiolasyon sinyal iletim yolunun kalsiyum dalının aktifleşmesini gerektirir.

Kavram Kontrolü 39.2

1.Sitokininler yaprak senesensini geciktirdiği ve çiçek kısımları değişime uğramış yapraklar olduğu için, sitokininler aynı zamanda kesik çiçeklerde senesensi geciktirir. 2. Fusikokkinin, plazma zarındaki H^+ pompalama faaliyetinde bir artışa neden olduğundan oksin benzeri bir etkiye sahiptir ve gövdede hücre uzamasını uzatır. 3. Bitki yapısal olarak üçlü bir yanıt verecektir. Normalde üçlü yanıtı etkileyen kinaz işlev bozukluğuna neden olduğundan, bitki etilenin mevcut olup olmaması ya da etilen reseptörünün işlevsel olup olmamasına bağlı olarak üçlü yanıt verecektir. 4. Etilen sıklıkla kendi sentezini uyardığından, pozitif bir geri besleme düzenlemesi ile kontrol edilir.

Kavram Kontrolü 39.3

1.Gereksizdir. Sıcaklık ve ışık gibi pekçok çevresel faktör tarlada 24 saatlik bir periyotta değişecektir. Bir bilim adamı bu enzimin sirkadiyen kontrol altında olup olmadığını belirlemek için, bu enzimin aktivitesinin çevresel koşullar sabit tutulduğunda bile salınım yaptığını göstermesi gerekir. 2. Türlerde çiçek oluşumu gün uzunluğundan etkilenmez ya da sürekli olarak kısa gecelere maruz kalması gerekir. 3. Işığın hangi dalga boyunun en etkili olduğunu belirleyebilir ve bir etkin spektrum grafiği çizebilirsiniz. Eğer etkin spektrum fitokromu gösterirse, kırmızı/uzak kırmızı ışık dönüşebilirliğini test etmek için ek deneyler yapmalısınız. 4. Bir şey söylemek mümkün değildir. Bu türün bir kısa gün bitkisi olduğunu kanıtlamak için, çiçeklenme için kritik gece uzunluğunun oluşturulması ve bu türün sadece gecenin kritik gece uzunluğundan daha uzun olması durumunda çiçeklenmeceğinin gösterilmesi gerekir. 5. Fotosentezin etkin spektrumuna göre, kırmızı ve mavi ışık fotosentezde en etkilidir. Dolayısıyla, bitkilerin, mavi ve kırmızı ışığı absorblayan fotoreseptörleri kullanarak ışık ortamını ölçmeleri şaşırtıcı değildir.

Kavram Kontrolü 39.4

1.Aşırı ABA üreten bir bitki evaporasyonla daha az soğuyacaktır. Çünkü bu bitkinin stomaları çok fazla açılmayacaktır. 2. Koridorlara yakın bitkiler geçen işçiler ve hava akımlarının neden olduğu mekanik strese daha fazla maruz kalacaklardır. Bençin merkezine daha yakın olan bitkiler de gölgelendikleri için ve evaporasyon stresinin daha az olması nedenlyle daha uzun boylu olacaklardır. 3.Hayır. Çünkü kök şapkaları yerçekiminin algılanmasında yer alır. Kök şapkaları uzaklaştırılmış olan kökler neredeyse yerçekimine tamamen duyarsızdırlar.

Kavram Kontrolü 39.5

1. Bazı böcekler zararlı böcekleri yiyerek ya da tozlaşmaya yardım ederek bitkilerin verimliliğini arttırır. 2. Enfeksiyona karşı, mekanik zarara karşı ilk savunma hattını oluşturan bir bitkinin örtü dokusudur. 3. Hayır. Konukçullarını öldüren patojenler kısa bir sürede kurbanlarını bitirecek ve kendileri yok olabilecekterdir. 4. Olasılıkla rüzgar bitkilerin ürettiği uçucu bir bileşiğin yerel konsantrasyonlarını sulandırır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

39.1 Sinyal iletim yolları çoğunlukla protein kinazları aktifleştirir. Protein kinazlar diğer proteinlere fosfor kazandıran proteinlerdir. Protein kinazlar, onları fosforlandırarak daha önceden mevcut enzimleri doğrudan aktifleştirebilir ya da özel transkirpsiyon faktörlerini fosforlandırarak gen transkripsiyonunu (ve enzim üretimini) düzenleyebilir. 39.2 Evet, "kötü bir elma bütün bir kasayı çürütür" özdeyişinde doğruluk payı vardır. Olgunlaşmayı teşvik eden gaz halindeki etilen hormonu zarar gören, hastalık bulaşmış ya da aşırı olgunlaşmış meyveler tarafından üretilebilir. Etilen "kasadaki" sağlıklı meyvelere difüzyonla geçebilir ve meyvelerin hızla olgunlaşmasına neden olabilir. 39.3 Bitki fizyologları çiçeklenmeyi teşvik eden bir faktörün (florigen) bulunduğunu öne sürmüşlerdir. Bunu, çiçek oluşturmak için uyartılmış bir bitkinin, çiçeklenmenin teşvik edilmediği bir ortamda büyüyen, ikinci bir bitkiye aşılandığında çiçeklenmeyi uyartabilmesi gerçeğini göz önüne alarak sürmüşlerdir. 39.4 Kuraklık stresine maruz kalmış bitkiler çoğunlukla donma stresine daha dirençlidir. Çünkü iki tip stres birbirinin aynıdır. Hücre dışı alanlarda suyun donması hücrenin dışında serbest su konsantrasyonunun azalmasına neden olur. Bu ise, kuraklık stresinde görüldüğü gibi, sitoplazmanın su kaybetmesine yol açarak, serbest suyun ozmoz ile hücreden çıkmasına neden olur. 39.5 Isıran böcekler bitkileri sürgünlerdeki mumsu kutikulanın yapısını bozarak ve böylece enfeksiyon için açık bir bölge yaratarak bitkileri patojen saldırılarına karşı daha duyarlı bir hale getirir. Ayrıca, zarar görmüş hücrelerden serbest bırakılan maddeler patojenler için besin kaynağı olarak iş görebilir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.e 2.c 3.d 4.e 5.b 6.b 7.c 8.e

9.

Kontrol | Etilen katılmış | Etilen sentezi engelleyicisi

Yabani tip

Etilene duyarsız (ein)

Aşırı etilen üreten (eto)

Yapısal üçlü yanıt (ctr)

Bölüm 40

Şekil Soruları

Şekil 40.4 Bu tip alışveriş yüzeyleri vücudun iç kısmında yer aldığından, iç değişim yüzeyleri olarak anılırlar. Ancak, dış çevreyle teması sağlayan açıklıklara da sahiptirler. **Şekil 40.8** Klima, ikinci bir kontrol devresi oluşturarak, sıcaklık ayarlanan noktayı geçtiğinde evi soğutacaktır. Bu tip birbirine zıt çalışan kontrol devreleri, homeostatik mekanizmanın etkinliğini artırırlar. **Şekil 40.14** Eğer dişi bir Burma pitonu kuluçkaya yatmıyorsa, diğer herhangi bir ektoterm gibi, azalan sıcaklıkla birlikte oksijen kullanımı da düşecektir. **Şekil 40.17** Besinlerin zarlardan geçişi, protein ve RNA sentezi, ATP parçalanmasına bağlıdır. Bu süreçler kendiliğinden oluşur çünkü, fazla enerjinin ısı olarak uzaklaşması sonucu, serbest enerji düzeyinde genel bir düşüş olur. Buna benzer şekilde, glukozdaki serbest enerjinin yandan azı hücresel solunum tepkimelerinde kullanılır. Kalan enerji ısı olarak açığa çıkar. **Şekil 40.21** Hiçbir şey. Ötermiya sırasında sirkadiyen değişim gösteren genler, kış uykusunda sabit RNA düzeyine sahip olmakla birlikte, hibernasyon sırasında sabit ifadeye sahip genler, ötermiyada da sabit ifadeye sahip olabilirler.

Kavram Kontrolü 40.1

1. Tüm epitel tipleri, bir yüzeyi kaplarlar, sıkı paketlenmişlerdir, bazal bir lamina üzerinde yer almışlardır ve dış çevreye karşı etkin ve koruyucu bir iç yüzey oluştururlar. 2. Kır tavşanı, kulaklarını vücuduna yapıştırarak, vücudunun dışarıya açık alanını azaltmakta ve böylece ısı kaybını düşürmektedir. Ancak, kulaklarını yatırarak kır tavşanı, potansiyel düşmanlarını duyma özelliğini de azaltmaktadır. 3. Tehlikeyi algılamak ve düşmeyi engelleyecek ani kas tepkisi için sinir sistemine gereksiniminiz vardır. Ancak sinir sistemi, damarlarla ve karaciğerdeki glukoz depolayan hücrelerle doğrudan temas halinde değildir. Onun yerine, sinir sistemi, endokrin sistemden bir hormonun salgılanmasını (epinefrin ya da adrenalin) tetikleyerek, birkaç saniye için bu dokularda değişiklik yaratır.

Kavram Kontrolü 40.2

1. Enzim-katalizli biyosentetik süreçlerde, bir metabolik yolun ürünü (bu örnekte, izolösin), kendisini üreten metabolik yolu inhibe eder. Termoregülasyonda, metabolik yolun ürünü (sıcaklıktaki bir değişiklik), uyarıcıyı azaltarak metabolik yolun aktivitesini azaltır. 2. Termostatı zaman geçirdiğiniz yerin yakınına koymak isteyeceksiniz ve orada termostatı, doğrudan güneş ışığı alması gibi çevresel olarak etkileyecek etkenlerden koruyacaksınız ve ısıtma sisteminin tam çıkış yoluna koymayacaksınız. Benzer şekilde, insan beyninde konumlanmış olan homeostasisden sorumlu sensörler, çevresel etkilerden ayrılmıştır ve hayati önem taşıyan ve duyarlı olan dokulardaki koşulları gözleyebilir. 3. Konvergent evrimde, aynı biyolojik özellik, birbirinden bağımsız olarak iki ya da daha fazla türde ortaya çıkabilir. Gen analizi, bağımsız orijin için kanıt sağlayabilir. Özellikle, bir türdeki özellikten sorumlu genler, diğer bir türdeki karşılık gelen genlere sekans açısından önemli bir benzerliğe sahip değilse, bilim insanları, iki farklı türde yer alan bu özellik için ayrı bir genetik temelin olduğuna ve böylece bağımsız kökene sahip olduğu sonucuna varırlar. Sirkadiyen ritim söz konusu olduğunda, siyanobakterilerdeki saat genlerinin, insandakilerle ilişkili olmadığı görünmektedir.

Kavram Kontrolü 40.3

1."Rüzgar faktörü", deri yüzeyinde hareket eden havanın konveksiyon yoluyla ısı kaybını hızlandırmasıdır. 2. Çok küçük bir endoterm olan sinek kuşunun çok yüksek bir metabolik hızı vardır. Eğer güneş ışığını absorblayarak bazı çiçekler nektarlarını ısıtırlarsa, bu çiçeklerden beslenen sinek kuşunun nektarı vücut sıcaklığına getirmesi için enerji harcaması gerekmez. 3. Buzlu su, başınızdaki dokuları soğutarak, oradan vücuda giden kanın da soğumasına yol açar. Bu etki, vücudun kısa sürede normal sıcaklığına erişmesini sağlar. Ama eğer, soğuk su kulağınıza girip hipotalamusu besleyen kan damarını soğutursa, hipotalamustaki termostat, terlemeyi durdurup derideki damarların daralmasını sağlayarak, vücudun soğumasını yavaşlatır.

Kavram Kontrolü 40.4

1. Fare daha hızlı oksijen kullanacaktır çünkü, bir endoterm olduğundan bazal metabolik hızı, bir ektoterm olan kertenkelenin standart metabolik hızından fazladır. 2. Ev kedisi; küçük hayvanların birim vücut kütlesi başına metabolik hızları daha fazla ve birim vücut kütlesi başına besin gereksinimleri daha çoktur. 3. Penguenler, erişkinler gibi büyümemelerine karşın, enerji depolarını doldurup boşalttıkça, büyüklükleri artıp azalır. Yılın belli bir bölümünde enerjinin önemli bir kısmı yağ olarak depolanmakta ancak yıl boyunca harcanmaktadır. Sadece enerjinin yağ olarak depolandığı zamanda enerji dağılımını izlemek, penguenin büyüdüğü sanılması yanlışına neden olabilir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

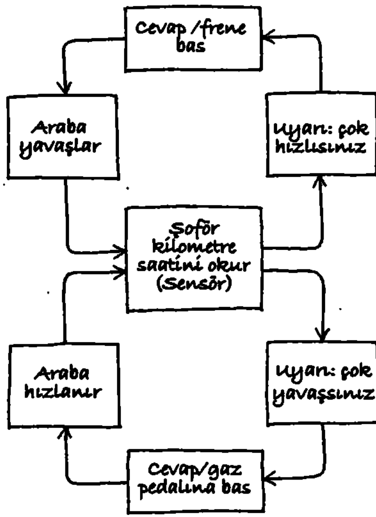
40.1 Hayvanlar çevreleriyle madde alışverişini vücut yüzeyi aracılığıyla yaparlar ve küresel vücut şekli birim hacim başına en az yüzey alanını oluşturmaktadır. Vücut büyüklüğü arttıkça, yüzey alanının vücut hacmine oranı azalmaktadır. **40.2** Hayır; bir hayvan iç ortamının bazı özelliklerini düzenleyebilirse de, dış ortam, ayarlanmış derecelerden sapabilecek dalgalanmalar yapabilir. Homeostasis dinamik bir haldir. Daha da ötesi, ayarlanmış noktalarda, gelişme dönemlerinin belirli zamanlarında hormon düzeylerinde önemli artışlar gibi bazı programlı değişimler olabilir. **40.3** Deri yüzeyince ısı alışverişi, vücut iç sıcaklığının düzenlenmesinin birinci mekanizmasıdır ve derinin vücudun iç kısmından daha soğuk olmasını sağlar. **40.4** Çünkü küçük hayvanların birim kütle başına BMH'ı çok yüksek olup, kış uykusu sırasında birim kütle başına enerji tasarrufu en fazladır. Sonuçta, evrim sürecinde kış uykusunun tercihini sağlayan seçici baskı, özellikle küçük hayvanlar için çok güçlüdür.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. c 3. a 4. b 5. d 6. c 7. e

Ek A Cevaplar

8.



Bölüm 41

Şekil Soruları

Şekil 41.2 Penguen kas proteini nasıl çok sayıda tüyün yeniden çıkmasını sağlıyorsa, yumurta albümini ve kazein de süt veren bir memeliye ya da döllenmiş yumurtanın gelişmesi için gerekli amino asitleri sağlamaktadır. Böylece ortak olan koşul, hızlı bir üreme dönemidir. **Şekil 41.4** Açıklanan çalışmadaki gibi, kontrol grubunda önemli oranda nöral kusur gözlenecek kadar çok sayıda örneğe gereksinim duyulmaktadır. Uygun örnek boyutunu saptamak için gerekli bilgi, genel populasyondaki ilk hamileliklerde görülen nöral tüp kusuru frekansını bilmekle sağlanacaktır. **Şekil 41.12** Enzimler protein olduklarından, ve proteinler de ince bağırsakta hidrolize uğradığından, o bölümdeki sindirim enzimlerinin enzimatik aktivasyona değil parçalanmaya dirençli olmaları gerekir. **Şekil 41.13** Hiç. Sindirim ince bağırsakta tamamlanmış olduğundan, sindirilerek hazır hale gelmiş besin maddelerini şerit solucanlar geniş vücut yüzeylerinden absorblarlar. **Şekil 41.20** Negatif geri bildirim devrelerinde hem insülin hem glukagon yer alır. **Şekil 41.22** Yabanıl tip fare, beslendikten sonra leptin üretir. Fare, yağ depolarını tükettikçe leptin üretimi azalır. Sonunda fare iştahını geri kazanır, yeniden beslenir ve tekrar bir leptin yükselmesi yaşar. Böylece, leptin düzeyleri gün boyunca dalgalanmalar gösterir. Mutant *db* fare ise leptine tepki veremediğinden, aşırı yemekten yağ depolan sürekli olarak artar. Sonuçta, leptin sürekli üretilir ve kandaki düzeyi yüksek ve sabit kalır.

Kavram Kontrolü 41.1

1. Esansiyel amino asitler sadece, hayvanın diğer moleküllerden sentezleyemediklerdir. 2. Çoğu vitamin de aynı enzimler gibi, yer aldıkları kimyasal tepkimelerde değişikliğe uğramadan kalan enzim kofaktörleri olarak görev yapar. Bu nedenle, vitaminlere çok az miktarlarda gereksinim duyulur. 3. Bir hayvanın diyetinde eksik olan esansiyel besin maddelerini tanımlamak için bir araştırıcı, her besin maddesini ayrı ayrı deneyerek hangisinin eksik beslenmeyi giderdiğini saptamalıdır.

Kavram Kontrolü 41.2

1. Bir gastrovasküler boşluk, bir ucu açık olan ve hem yemede hem de artık atılmasında işlev yapan bir kesedir; sindirim kanal, bir ucunda ağız, diğerinde de anüs bulunan bir sindirim borusudur. 2. Besin maddeleri, sindirim kanalı boşluğunda oldukları sürece, vücuda girmek için bir zardan geçmemiş ve bir anlamda dış ortamın devamı gibi olan, ağız ve anüsle sınırlı bir bölmede gibidirler. 3. Besin vücudun dışında, bir sindirim kanalında kaldığı sürece yakıt, yakıt tankından motora doğru hareket eder, artık maddeler ise otomobilin yolcu bölmesine hiç girmeden egzozdan atılır. Buna ek olarak yakıt, besin gibi, özel bir bölmede parçalanarak otomobilin (ya da vücudun) zarar görmesi engellenmiş olur. Her iki durumda da, yüksek enerjili yakıtlar kullanılmakta, karmaşık moleküller daha basitlerine indirgenmekte ve atık maddeler uzaklaştırılmaktadır.

Kavram Kontrolü 41.3

1. Yerçekiminin yardımı olmadan da besini özofagus boyunca itebilen peristalsisle. 2. Çünkü midedeki parietal hücreler HCl üretmek için hidrojen iyonları pompaladıklarından, bir proton pompası engelleyicisi, kimusun asitliğini azaltarak besinin özofagusa girdiğinde rahatsızlık vermesine engel olur. 3. Proteinler parçalanarak ve sindirilerek peptidlere yıkılırlar. Amino asit birimlerine kadar indirgeyecek daha ileri sindirim, ince bağırsakta bulunan enzim içeren salgılara gereksinim göstermektedir. Karbonhidratların ya da yağların sindirimi olmayacaktır.

Kavram Kontrolü 41.4

1. Sindirim kanaldan geçmek için uzamış olan süre, daha ayrıntılı işlemeye yol açar ve kanal yüzeyinin genişlemiş olması emilim için daha fazla olanak tanır. 2. Bir memelinin sindirim sistemi, mutualistik mikroorganizmalara, onları enzim faaliyeti için uygun olan sabit sıcaklıktaki tükürük ve mide özsuyu ile diğer mikroplardan koruyan, sürekli besin maddesi sağlayan bir ortam sunmaktadır. 3. Yoğurt muamelesinin etkili olabilmesi için, yoğurt bakterilerinin, disakkaritlerin parçalandığı ve şekerlerin emildiği ince bağırsakla mutualistik bir ilişki içinde olmaları gerekmektedir. İnce bağırsaktaki koşullar, bir yoğurt kültüründekinden çok farklıdır. Bakteriler ince bağırsağa ulaşmadan ölebilirler ya da orada sindirime yardımcı olabilecek sayıda üreyemeyebilirler.

Kavram Kontrolü 41.5

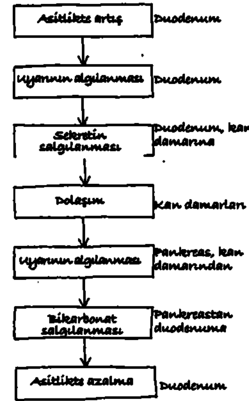
1. Uzun vadede vücut, fazla kalorileri ister yağdan ister karbonhidrat ya da proteinlerden alsın, yağ olarak depolar. 2. Her iki hormonun da beynin tokluk merkezi üzerinde iştah baskılayıcı etkisi vardır. Gün boyunca, bağırsaktan salgılanan PYY, yemeklerden sonra iştahı baskılar. Daha uzun süreçte, yağ doku tarafından oluşturulan leptin, normalde yağ depolanması arttıkça iştahı azaltır. 3. Normal bireylerde leptin düzeyi açlıkta azalır. Düşük düzeyli leptine sahip gruptaki bireylerin leptin üretimi açısından kusurlu olmaları yakın olasılıktır, zira besin alınmasına karşın leptin düzeyleri düşük kalacaktır. Yüksek düzeyli leptine sahip gruptaki bireylerin leptine tepki açısından kusurlu olmaları söz konusudur, fakat yağ depoları azaldıkça leptin üretimini yine de durduracaklardır.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

41.2 Kollajen tüm memelilerde bulunduğundan, en yakın olasılık, primatlar ve kobayların dışındaki memeliler, diğer organik moleküllerden C vitamini sentezleyebilmektedirler. **41.2** Glukoz, amino asitler ve diğer yapı taşlarını içeren sıvı bir diyet, mekanik ya da kimyasal sindirime gereksinim duymadan yenilip, emilebilir. **41.3** İnce bağırsak, mideden çok daha geniş bir yüzeye sahiptir. **41.4** Dişlerimizin tipleri ve çekumumuzun kısalığı, atalarımızın sindirim sistemlerinin bitkisel maddeleri sindirmeye özelleşmemiş olduğunu göstermektedir. **41.5** Yemek zamanı geldiğinde, beyinden sinir uyarıları, mideye salgı yaparak ve kasılarak sindirime hazırlanması işaretini gönderir.

Kavradıklarınızı Test Edin

1. a 2. c 3. c 4. d 5. d 6. b



Bölüm 42

Şekil Soruları

Şekil 42.2 Sıvı akışı değişmez ve tek yönlü olsaydı, gaz alış verişi belki daha iyi olabilirdi; ancak sıvı boşluktan bu şekilde akarsa yiyeceklerin sindirimi ve besin maddelerinin emilimi için yeterli zaman olmazdı. **Şekil 42.9** EKG'nin, zirve noktası gibi olan her aşaması, her kalp döngüsü için bir kez gerçekleşir. Zamanı saniye cinsinden ölçmek için x-ekseninde her iki zirve noktası arasındaki zaman 60'a bölünerek, kalp atış hızı dakikadaki döngü olarak saptanabilir. **Şekil 42.21** Dr. Hobbs'un ekibinin çalıştığı mutasyonlar enzimin aktivitesini durdurmaktadır. Bu mutasyonları taşıyanlar, normal PCSK9 aktivitesinin kabaca yarısına sahip olacaklardır. Fransız araştırıcıların çalıştığı mutasyonların LDL üzerindeki etkileri, aktiviteyi durduranların etkisinin tersidir. Bu mutasyonları taşıyanların büyük olasılıkla, PCSK9 aktiviteleri artmış olacaktır. **Şekil 42.22** Üç ana grup, Deuterostomia, Lophotrochozoa ve Ecdysozoa'dır. Her üçü de Şekil 42.22'de gösterilen hayvanlar tarafından temsil edilmektedir: Poliketler (Annelida şubesi) Lophotrochozoa üyesidir. Kerevit (Arthropoda şubesi), Ecdysozoa üyesidir. Denizyıldızı (Echinodermata şubesi) Deuterostomia üyesidir. **Şekil 42.26** Yüzey geriliminin azalması sürfektan etkisiyle olur. Bu nedenle, RDS hastalığından ölen tüm bebeklerde sürfektan miktarının sıfıra yakın olması beklenmelidir. Diğer nedenlerle ölen bebeklerde ise, ağırlıkları 1200 gramdan az olanlarda sürfektan miktarının sıfıra yakın, ama 1200 gramdan fazla olanlarda çok daha fazla olması beklenmelidir. **Şekil 42.28** Nefes verme pasif olduğundan, alveollerdeki esnek liflerin eski durumlarına dönmesi, havanın akciğerlerden dışarı atılmalarına neden olur. Eğer alveoller amfizem hastalığında olduğu gibi esnekliklerini yitirirlerse, daha az hava dışarı atılır. Akciğerlerde fazla hava kaldığından, daha az temiz hava alı-

nabilir. Değişen gaz oranı azalacağından, kısmi basınç farklılığı da azalacak, gaz alış verişi düşecektir. **Şekil 42.29** Metabolik gereksinimin üzerindeki hızda solunum yapmak (hiperventilasyon), kandaki CO_2 düzeyini düşürecektir. Ana kan damarları ve medulladaki algılayıcılar, solunum kontrol merkezlerini uyararak, diyaframın ve kaburga kaslarının kasılma oranlarının azaltılarak, kan ve dokulardaki CO_2 düzeyinin normale yükseltilmesini sağlayacaktır. **Şekil 42.30** Tidal hacimdeki yükselme, akciğerlerdeki havalanmayı (ventilasyonu) artırarak, alveollerdeki P_{O_2}'nin artmasına, P_{CO_2}'nin ise azalmasına yol açar. **Şekil 42.32** Bir kısım CO_2 plazmada çözünürken, bir kısmı hemoglobine bağlanmakta, bir kısmı ise plazmada çözünecek olan bikarbonat iyonuna (HCO_3^-) dönüşmektedir.

Kavram Kontrolü 42.1

1. Açık dolaşım sisteminde ve bir havuzda sıvı, bir boru içinden pompalanır ve daha sonra bir ortamda biriktikten sonra yeniden pompaya döner. 2. Hayvan su altındayken, kanın akciğere gönderilmesini kesebilme yeteneği. 3. O_2 içeriği anormal düzeyde düşük olacaktır, çünkü sistemik dolaşımdan sağ kulakçığa dönen bir kısım oksijence fakir kan, sol kulakçıktaki oksijence zengin kanla karışacaktır.

Kavram Kontrolü 42.2

1. Akciğer toplardamarları, O_2 yükledikleri akciğerlerdeki kılcal damar yataklarından henüz geçmiş kanı taşımaktadır. Vena cava, vücudun diğer bölgelerindeki kılcal damar yataklarından geçerek, dokulara oksijenini bırakmış kanı taşımaktadır. 2. Gecikme, kulakçıkların tümüyle boşalarak, kasılmadan önce karıncıkların tümüyle dolmasını sağlar. 3. Diğer kaslar gibi kalp kası da, düzenli egzersiz ile güçlenir. Güçlü bir kalbin atış hacmi de fazla olacağından, atış hızı azalır.

Kavram Kontrolü 42.3

1. Kılcal damarların geniş olan toplam enine kesit alanı. 2. Kan basıncı ve kalp debisindeki artışların iskelet kaslarına daha fazla kan akışının yönlendirilmesi ile birleşmesi, kan dolaşımını hızlandırarak, iskelet kaslarına O_2 ve besin maddeleri ulaşmasını artırarak hareket kapasitesini yükseltecektir. 3. Fazladan kalpler kullanılarak bacaklardan kanın dönüşü geliştirilebilir. Ancak, çok sayıda kalbin aktivitesi ve yeterli oranda kanın gaz alış verişi yapılan organlardan kalplere dönüşünün koordinasyonunu sağlamak zor olacaktır.

Kavram Kontrolü 42.4

1. Akyuvarların sayısındaki bir artış, bireyin bir enfeksiyonla savaştığının göstergesi olabilir. 2. Pıhtılaşma etkenleri pıhtılaşmayı başlatmaz, sadece bu süreçte gerekli olan aşamalardır. Ayrıca, thrombus oluşturan pıhtılar, bir yaralanma bölgesindekilerden değil, tipik olarak atherosklerotik bir plağa gösterilen yangısal bir tepkidir. 3. Göğüs ağrısı, koroner arterlere yeterli kan gitmemesinden dolayı oluşur. Nitrogliserindeki nitrik oksit, damarları genişleterek kan akımını artırır ve kalp kasına yeterli oksijen gitmesini sağlayarak ağrıyı dindirir. 4. Mutant bir allel, yabanıl allelle kodominant olunca, heterozigotların fenotipi, yabanıl ve mutant homozigotların arasında yer alır. Bu nedenle, yabanıl tip Hb varlığında orak hücre oluşturan Hb^s'lerin birikimi, önemli ölçüde azalmalıdır. Buna dayanarak, orak hücre hastalığı için uygulanan tedaviler, normalde sadece fetüste ifade edilen başka bir erişkin hemoglobininin geni ifadesinin güçlendirilmesi üzerine odaklanmaktadır. 5. Embriyonik kök hücreler, multipotent olmaktan çok pluripotent olup, birkaç hücre tipini oluşturmaktan öte, çok sayıda hücreye dönüşebilmektedirler.

Kavram Kontrolü 42.5

1. İç ortamda bulunmaları nemli kalmalarını sağlar. Eğer akciğerlerin solunum yüzeyleri karasal ortama kadar uzansaydı, kısa sürede kuruyacaktı; ve yüzeylerinden O_2 ve CO_2 difüzyonu söz konusu olmayacaktı. 2. Toprak solucanlarının gaz alış verişi için derilerini nemli tutmaları gerekmektedir; ancak, bu nemli tabakanın dışında havaya gereksinimleri vardır. Etkili bir yağmurdan sonra su basmış tünellerinde kalmayı sürdürürlerse, sudan havadan olduğu kadar O_2 alamayacakları için boğulurlar. 3. Bazı omurgalıların üyelerindeki kan akışı, birbirine komşu toplardamarlarda ve arterlerde ters yöndedir; bu ters akım sistemi, vücudun merkezinden uzaklaşan kanın taşıdığı ısının yeniden kazanılması için önemli olup, soğuk iklimlerde sıcaklık ayarlanmasını sağlar. Aynı şekilde, balık solungaçlarında da, solungaç kılcallarındaki kan akımının tersi yönde hareket eden sudan oksijenin olabildiğince alınabilmesine olanak sağlar.

Kavram Kontrolü 42.6

1. Kandaki CO_2 derişiminin artması, beyin-omurilik sıvısına CO_2 difüzyonunda artmaya neden olur ve orada suyla birleşip karbonik asit oluşmasını sağlar. Karbonik asidin ayrışması sonucu oluşan hidrojen iyonları, beyin-omurilik sıvısının pH'sının düşmesine yol açar. 2. Kalp atışının hızlanması, CO_2 bakımından zengin kanın akciğerlere hızla iletilerek temizlenmesini sağlar. 3. Bir delinme, iki tabakalı zarın iç ve dış tabakaları arasına havanın girerek pnömotoraks adı verilen durumun ortaya çıkmasına yol açar. İki tabakanın artık birbirine yapışamaması nedeniyle, deliğin olduğu taraftaki akciğer sönerek işlevini yitirecektir.

Kavram Kontrolü 42.7

1. Kısmi basınçtaki farklılıklar; gazlar yüksek kısmi basınçta oldukları yerden alçak basınçta oldukları yere doğru hareket ederler. 2. Bohr kayması, hücresel solunumun hızlı olduğu ve CO_2 üretiminin yüksek olduğu doku bölgelerindeki gibi, daha düşük pH'lı yerlerde hemoglobinin daha çok O_2 bırakmasına yol açar. 3. Doktor, hızlı solunumun düşük kan pH'sına vücudun gösterdiği bir tepki olarak düşünmektedir. Kan pH'sının düşmesi olan metabolik asidozisin birçok nedeni arasında, bazı şeker hastalığı tipleri, şok (aşırı düşük kan basıncı) ve zehirlenmeler bulunur.

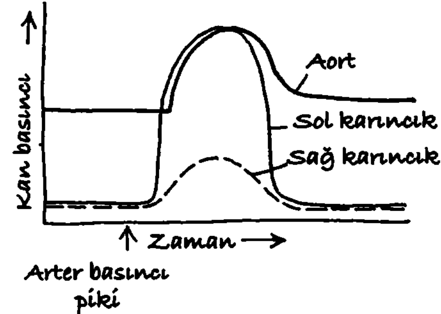
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

42.1 Kapalı bir dolaşım sisteminde, ATP'den güç alan bir kas pompası, milimetrelerle metreler arasında değişen ölçekte. Sıvıları tek yönde hareket ettirir. Hücrelerle dış ortamları arasındaki alış veriş, moleküllerin rastgele hareketlerini içeren difüzyona dayanır. Moleküllerin alış veriş yüzeyleri arasındaki yoğunluk farklılıkları, hızlı net difüzyonu 1 mm ya da daha kısa ölçekte gerçekleştirebilir. **42.2** Arızalı bir kapakçığın değiştirilmesi atış hacmini artıracaktır. Daha düşük bir atış hızı, aynı kalp debisini sağlamaya yeterli olacaktır. **42.3** Koldaki kan basıncı 25-30 mm Hg düzeyinde azalacaktır ki, aynı fark normalde kalp ve beyin arasında da görülür. **42.4** Bir mikrolitre kan, yaklaşık 5 milyon alyuvar ve 5.000 akyuvar içerir. Yani, bir enfeksiyon yoksa, akyuvarlar, hücrelerin sadece %0.1 kadarını oluştururlar. **42.5** CO_2, atmosferik gazların az bir bölümünü oluşturduğundan (0.29 mm Hg/760 mm Hg ya da % 0.04 ten az), solunum yüzeyi ile çevre arasındaki CO_2 kısmi basıncı, CO_2'in daima atmosfere doğru hareket etmesini sağlar. **42.6** Akciğerler her nefeste tümüyle boşalmadığından, içeri giren ve çıkan gazlar karışarak tidal hacmin tümüyle temiz havadan oluşmasına engel olur. **42.7** Bir enzim, bir tepkimenin hızını dengeyi bozmadan ve kendisi kullanılmadan artırır. Aynı şekilde, bir solunum pigmenti de, gazların vücut içindeki hareketini dengeyi bozmadan ve kendisi kullanılmadan hızlandırır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c 2. b 3. d 4. c 5. d 6. a 7. a 8. a

9.



Bölüm 43

Şekil Soruları

Şekil 43.5 Aktif olmayan peptidler muhtemelen, çalışılanların dışındaki diğer patojenlere karşı koruma sağlamaktadır. Ayrıca, bazı antimikrobiyal peptidler, kombinasyon halinde en etki gösterebilirler. **Şekil 43.6** Hücre yüzeyindeki TLR'ler, yüzey moleküllerince tanınmayan patojenleri tanıyabilirlerken, keseciklerdeki TLR'ler, patojenler parçalandıktan sonra içsel moleküller tarafından tanınan patojenleri tanımaktadırlar. **Şekil 43.10** Bir enzimin bir bölümü ya da enzim reseptörü, genel yapıyı oluşturan yapısal bir "belkemiği" oluşturarak, bir substrat ya da antijenle sıkı bir yerleşmeyi sağlar. Aktif merkezdeki ya da bağlanma bölgesindeki kovalent olmayan çok sayıdaki etkileşimlerin birlikte etkisi, çok yüksek özgüllüğe sahip bir çekim gücü doğurur. **Şekil 43.13** Genin yeniden düzenlenmesinde, bir lenfosit ve ondan oluşan hücreler, antijen reseptörünün tek tipini oluşturur. Bunun tersine, seçenekli splayz, kalıtılır değildir ve bir hücrede çok sayıda gen çeşitliliği oluşturabilir. **Şekil 43.18** Bu reseptörler, hafıza hücrelerinin yüzeylerinde bir yardımcı T hücresine antijen sunmalarını sağlar. Bu antijen sunumu, ikinci bir bağışık cevap için hafıza hücrelerinin etkinleştirilmesinde rol oynar. **Şekil 43.20** Birincil cevap: Antijenden (birinci karşılaşma), antijen sunucu hücre, Yardımcı T hücresi, B hücresi, Plazma hücreleri, Sitotoksik T hücresi ve Aktif sitotoksik T hücrelerinden çıkan oklar; ikincil cevap: Antijenden (ikinci karşılaşma), Hafıza yardımcı T hücreleri, Hafıza B hücreleri ve Hafıza sitotoksik T hücrelerinden çıkan oklar. **Şekil 43.26** Kanseri karakterize eden büyüme kontrolünün kaybı, gen düzenlenmesinde birçok değişikliği içerir. HPV ve diğer virüsler, bu değişikliklerin bir bölümünü oluşturabilirler, ancak enfekte hücrenin kanserleşmesi için, diğer mutasyonlara da gereksinim vardır.

Kavram Kontrolü 43.1

1. İrin sıvı, hücre kalıntıları ve akyuvarları içerdiğinden, etkin ve istilacı mikroplara karşı en azından kısmen başarılı bir yangısal tepkiyi göstermektedir. 2. TLR reseptörünün ligandı yabancı bir molekülken, birçok uyarı iletim yollarının ligandı, hayvanın kendisinin ürettiği bir moleküldür. 3. Konağı insan olan bir bakteri yüksek olasılıkla normal vücut sıcaklığında en ideal üremeyi gösterecek ya da eğer ateş çıkması söz konusuysa, birkaç derece daha yüksek sıcaklıkta da üreyecektir.

Kavram Kontrolü 43.2

1. Şekil 43.9'a bakınız. Zara gömülü kısımlar, aynı zamanda disülfit köprülerini de oluşturan C bölgeleri içinde kalmaktadır. Bunun aksine, antijen bağlayıcı kısımlar ise V bölgelerindedir. 2. Hafıza hücrelerini oluşturmak, hem belirli bir epitopa özgül reseptörün hem de bu antijenle hiç karşılaşmamış konakta bu özgüllükteki lenfositlerin var olmasını garantileyecektir. 3. Eğer her B hücresi antijen reseptörü için iki farklı hafif ve ağır zincir üretirse, farklı bileşimde dört reseptör olacaktır. Eğer herhangi biri kendini etkinleştirebiliyorsa, kendine dokunmama gelişirken, lenfosit elimine edilecektir. Bu nedenle, birçok B hücresi yok edilecek, yabancı antijene tepki verebilenler, ifade ettikleri reseptör (ve antikor) çeşitliliği nedeniyle daha az etkili olacaklardır.

Kavram Kontrolü 43.3

1. Timüs bezi olmayan bir çocuğun işlevsel T hücreleri olmayacaktır. B hücrelerini etkinleştirecek yardımcı T hücreleri olmadan çocuk, hücre dışındaki bakterilere karşı antikor oluşturamayacaktır. Ayrıca, sitotoksik T hücreleri ya da yardımcı T hücreleri olmadan, çocuğun bağışıklık sistemi virüsle enfekte hücreleri öldü-

remeyecektir. 2. Antijen bağlanma bölgesi bozulmamış olduğundan, antikor parçacıkları virüsleri nötralize, bakterileri de opsonize edebilecektir. 3. Eğer yılan tutucusu, antiserum içindeki proteinlere karşı bağışıklık kazandıysa, ikinci bir enjeksiyon şiddetli bir tepkiye yol açabilir. Yılan tutucunun bağışıklık sistemi zehri nötralize edecek antikorları da oluşturabilir.

Kavram Kontrolü 43.4

1. Myasthenia gravis bir otoimmün hastalık olarak kabul edilir; çünkü, bağışıklık sistemi kendi moleküllerine karşı (kas hücrelerindeki belli reseptörlere karşı) antikorlar oluşturmaktadır. 2. Soğuk algınlığı olan bir kişi, büyük olasılıkla virüslerin taşınmasını kolaylaştıracak ağız ve burun salgıları üretmektedir. Buna ek olarak, hastalık ölüme ya da düşkünlüğe yol açabileceğinden, fizyolojik bir stres olduğunda konağı terk etmeye programlanmış bir virüs, bu durumda yeni bir konağa geçme olanağını bulabilir. 3. Makrofaj eksikliği olan bir birey sık enfekte olacaktır. Nedenleri, zayıflamış fagositoz ve yangı sonucu etkisiz doğal bağışıklık, yardımcı T hücrelerine antijen sunacak makrofajların azlığının yol açtığı etkisiz kazanılmış bağışıklıktır.

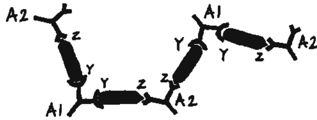
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

43.1 Tükürükteki lizozim, bakteri hücre duvarlarını parçalar; mukusun az akışkanlığı bakterilerin hapsedilmelerine yardımcı olur; midedeki asitlik çoğu bakteriyi öldürür; ve bağırsağı sıkıca döşeyen hücreler, enfeksiyona karşı fiziksel bir engel oluşturur. 43.2 Doğal bağışıklık cevabına yol açmaya yetecek sayıda hücre her zaman mevcutken, kazanılmış bağışıklık için, belli bir patojene özgül başlangıçta az sayıdaki hücre sayısının artması ve seçilmesi gereklidir. 43.3 Hayır. Aşılanma ya da doğal enfeksiyondan sonraki bağışık hafıza birbirine çok benzerdir. İzleyen enfeksiyonlarda tanınan belli antijenlerde küçük farklılıklar olabilir. 43.4 Hayır. AIDS, HIV ile enfekte bir bireyde zaman içinde gelişecek bir bağışıklık eksikliği anlamındadır, virüs enfeksiyonunun kendisi değildir. HIV ile enfekte bireylerde, belli ilaç bileşimleri ("kokteyller"), ya da ender rastlanan genetik farklılıklar, genelde AIDS ilerlemesini engeller.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. c 3. c 4.d 5.b 6.b 7.c

8. Bir olası cevap:



Bölüm 44

Şekil Soruları

Şekil 44.2 Su kanalları olarak işlev gören aquaporinler. **Şekil 44.15** Böbrek medullasından geçen bu tübülleri döşeyen hücreler olarak görürsünüz. Renal medullanın hücre dışı sıvısının çok yüksek ozmolaritesi olduğundan, bu bölgedeki tübül hücrelerinin oluşturduğu çözünenler hücre içi ozmolariteyi yüksek tutarak bu hücrelerin normal hacmi korumalarını sağlar. **Şekil 44.16** Furosemide idrar hacmini artırır. Çıkan kolda iyon aktarımının olmaması süzüntüyü, distal tübül ve toplama kanalında önemli hacim azalmasını yaratamayacak kadar çok derişik bırakır. **Şekil 44.21** ADH düzeyleri mutasyonu olan her iki grup hastada da yükselmiş olacaktır; çünkü her iki kusur da kan ozmolaritesini normal sınırlarına getirecek kadar su tutulumunu engeller.

Kavram Kontrolü 44.1

1. Çünkü tuz, konsantrasyon gradiyentinin tersi yönde, düşük yoğunluktan (tatlısu) yüksek yoğunluğa (kan) hareket etmiştir. 2. Bir tatlısu ozmotik uyumlusu, yaşamın süreçlerini taşıyamayacak kadar seyreltik vücut sıvılarına sahip olacaktır. 3. Deve, yalıtkan bir kürkü olmadan vücut sıcaklığını sabit tutabilmek için terlemeyle su kaybı yolunu seçecek, böylece sıcaklık düzenlemesiyle ozmoregülasyonu bir arada kullanacaktır.

Kavram Kontrolü 44.2

1. Çünkü, ürik asit suda büyük oranda çözünmez olduğundan yarı katı bir macun kıvamında atılabilmekte ve bir hayvanın su kaybını azaltmaktadır. 2. İnsanlar, ürik asidi pürin yıkımından üretmekte olduğundan, beslenmede pürinlerin azaltılması gut hastalığının şiddetini çoğunlukla hafifletmektedir. Ancak kuşlar, ürik asidi genel azot metabolizmalarının bir atık ürünü olarak oluşturmaktadırlar. Bu nedenle, onların sadece pürinler değil, tüm azot içeren bileşiklerin az olduğu bir beslenmeye gereksinimleri olacaktır.

Kavram Kontrolü 44.3

1. Yassı solucanlarda, silli hücreler atık madde içeren doku sıvısını protonefridyumlara çekmektedir. Toprak solucanlarında, atık maddeler doku sıvısından söloma geçerler. Buradan da, siller atıkları metanefridyumların ağız kısmında yer alan huni şekilli yapılar aracılığıyla metanefridyumlara iletirler. Böceklerde, Malpighi tübülleri, dolaşım sırasında doku sıvısından hemolenfe alınan atık maddeleri uzaklaştırır. 2. Filtrasyonun oluşturduğu sıvı, alış veriş amacıyla, hayvanın yarar sağlayacağı ve geri emilimi yapılamayacak hücreleri ve büyük molekülleri içermez. 3. Diyalizat içerisinde Na^+ ve diğer iyonların (elektrolitlerin) varlığı, diyaliz sırasında bunların ne kadarının giderileceğini belirler. Başlangıç diyalizatında elektrolitlerin ayarlanması, plazmadaki gerekli elektrolit yoğunluğunu ayarlayacaktır. Benzer şekilde, başlangıç diyalizatında üre ve diğer atık maddelerin bulunmaması, bunların süzüntüden etkin bir şekilde giderilmesini sağlayacaktır.

Kavram Kontrolü 44.4

1. Tatlısu balıklarının çok sayıdaki nefronu ve iyi gelişmiş glomerulusları, etkin bir şekilde idrar oluştururken, deniz balıklarındaki az sayıda nefron ve küçük glomeruluslar, idrarı düşük hızda üretmektedir. 2. Böbrek medullası daha az su geri emecektir; böylece, ilaç idrarla kaybedilen suyu artıracaktır. 3. Afferent arteriyoldeki kan basıncının düşmesi, damarlardan daha az maddenin geçmesine yol açarak filtrasyon hızını azaltacaktır.

Kavram Kontrolü 44.5

1. Alkol, ADH salınmasını engelleyerek idrarla su kaybını artıracak ve dehidrasyona neden olacaktır. 2. Kısa sürede çok miktarda su içmek ve ona eşlik eden çözücü eksikliği, kandaki sodyum düzeyini katlanılabilir değerin altına çekebilir. Hiponatremia olarak tanımlanan bu durum, dengesizlik ve bazen de solunum zorluğuna yol açabilmektedir. Bu, enerji içeceği yerine su içen bazı maraton koşucularında gözlenmiştir. (Hatta, kim en çok su içecek yarışmasında, bir yarışmacının ölümüne neden olmuştur.) 3. Yüksek kan basıncı 4. Her molekül renin ya da ACE, metabolik yoldaki diğer proteini etkinleştirir. Aynı şey protein kinazlar için de geçerlidir. Bu proteazlar, protein kinazlardan en az iki şekilde ayrılırlar. Öncelikle etkileri tersinir değildir. İkincisi, diğer enzim moleküllerince etkinleştirilmeleri gerekmemektedir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

44.1 Suyun ozmosla bir hücreye girmesi, hücre dışındaki sıvı hipoozmotikse (sitozolden daha düşük çözünen yoğunluğunda olması) gerçekleşir.

44.2

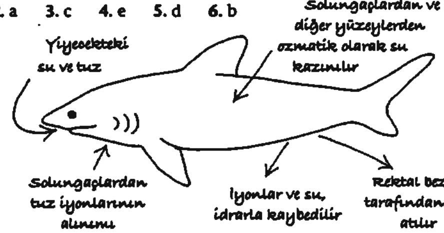
Atığın Niteliği	Amonyak	Üre	Ürik Asit
Toksisite	Yüksek	Çok düşük	Düşük
Enerji içeriği	Düşük	Orta	Yüksek
Boşaltımda su kaybı	Yüksek	Orta	Düşük

44.3 Filtrasyon, zarlardan geçişi zor olacak büyük moleküllerin tutulmasını sağlar. 44.4 Her tip nefronun besin maddelerini alan proksimal tübülleri vardır, fakat sadece jukstaglomerular nefronların renal medullaya uzanan Henle kulpları bulunur. Yani, sadece jukstamedullar nefronları olan böbrekler, kandan daha yoğun idrar oluşturabilirler. 44.5 ADH üretmedikleri için semptomlara sahip olan hastalar, hormonla tedavi edilebilirler, fakat diabetes insipidus hastalığına sahip çoğu hasta, ADH için işlevsel reseptörlerden yoksundur.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d 2. a 3. c 4. e 5. d 6. b

7.



BÖLÜM 45

Şekil Soruları

Şekil 45.5 Epinefrinin sentezi için tirozindeki karboksil grubu (-COOH) ile α-karbon arasındaki bağın kırılması gerekmektedir. **Şekil 45.6** Hormon suda çözünürdür ve hücre yüzey reseptörü içermektedir. Bu tip reseptörler, yağda çözünen hormonların aksine, hücrelerde hormona bağlı gen transkripsiyonu olmadan izlenebilir değişiklikler oluşturabilir. **Şekil 45.17** Her iki tanı da doğru olabilir. Bir olguda, tiroit bezi, hipotalamus ve anteriyör hipofizden normal hormon akışı olsa bile fazla tiroit hormonu üretebilir. Diğerinde ise, anormal yükselmiş hormon akışı, aşırı etkin tiroit çalışmasının nedeni olabilir. **Şekil 45.22** Cerrahi girişimin sonucu her iki eşey için de aynı –eşeysel organlarda farklılık olmaması- şeklinde olacaktır.

Kavram Kontrolü 45.1

1. Plazma zarını geçemeyen suda- çözünür hormonlar, hücre yüzey reseptörlerine bağlanırlar. Bu etkileşim, hücre içi sinyal iletim yolunu, daha önce sitoplazmada bulunan bir proteinin etkinliğini tümüyle değiştirecek ve/ya da çekirdekteki özgül genlerin transkripsiyonunu değiştirecek şekilde tetikler. Steroid hormonlar yağda çözünür olup, plazma zarını geçerek hücre içine girebilmekte ve burada sitozol ya da çekirdekte yer alan reseptörlere bağlanmaktadırlar. Daha sonra, hormon-reseptör bileşiği, doğrudan bir transkripsiyon faktörü gibi davranarak, özgül genlerin transkripsiyonunu değiştirmektedir. 2. Semende, rahim kasılmalarını uyaran prostaglandinler, aynı türler arasında bir bireyden diğerine (feromonlar gibi) aktarılan uyarı molekülleri gibi davranarak, üremeye yardımcı olmaktadırlar. 3. Hayvanlardaki epinefrin ve bitkilerdeki oksin, özgül hücresel tepkileri tetikleyen ve organizmaların farklı dokuları arasında değişiklik gösteren hormonlar gibi davranırlar.

Kavram Kontrolü 45.2

1. Sağlıklı bir bireyde, kan glukozundaki ilk yükselmeye tepki olarak salınan insülin, glukozun vücut hücreleri tarafından alınmasını uyarır. Ancak, diyabetli olan bir bireyde, yetersiz oranda insülin üretimi ya da tepkisiz hedef hücreler, vücudun kandaki fazla glukozu temizlemesine engel olur. Bu nedenle, kan glukozunun ilk yükselişi diyabetli bir bireyde daha fazla olup, uzun bir süre de yüksek kalmaktadır. 2. Yolun işlevi eğer geçici bir tepki oluşturmaksa, kısa süreli bir uyarı negatif bir geri bildirime daha az dayalı olacaktır. 3. Tip 2 diyabetli olan hastalar insülin üretmekteler, fakat normal kan glukoz düzeylerini koruya-

mıyorlarsa, insülin reseptör genlerinde ya da etkinleştirdiği sinyal iletim yolunda bir mutasyon olabileceği düşünülür. Aslında, bu tip mutasyonlar tip 2 hastalarda bulunmuştur.

Kavram Kontrolü 45.3

1. Hipotalamusun bir uzantısı olup, nörosekresyon hücrelerinin aksonlarını içeren posteriyör hipofiz, iki nörohormonun, oksitosin ve antidiüretik hormonun (ADH), depolanma ve salgılanma yeridir. Anteriyör hipofiz, en az altı farklı hormonu yapan endokrin hücreler içerir. Anteriyör hipofiz hormonlarının salgılanması, anteriyör hipofize portal damarlarla taşınan hipotalamus hormonlarınca kontrol edilir. **2.** Süt emmenin oksitosin tepkileri, (sinir hücreleri aracılığıyla) pozitif geri bildirim oluşturduğundan yol, sürekli bir hormon uyarısı gerektirmemektedir. **3.** Hipotalamus ve hipofiz bezleri, birçok farklı endokrin yollarıyla çalışırlar. Ancak belirli bir hormon reseptörünü etkileyecek bir mutasyon gibi çok özel bir kusur, sadece bir endokrin yolunu değiştirecektir. Tiroit bezi gibi yoldaki son bez olma, durumu oldukça değiştirir. Bu durumda, bez işlevini bozacak çok sayıda kusur, sadece bir yolu ya da az sayıdaki yolu bozacaktır.

Kavram Kontrolü 45.4

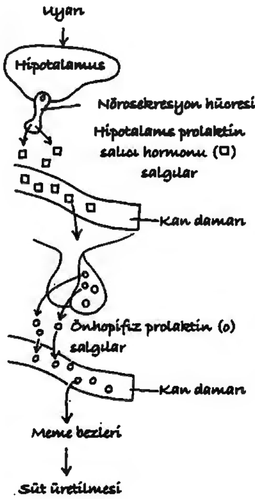
1. Adrenal medulla, gelişim sırasında sinirsel dokudan köken almıştır. Bu kaynağı yansıtan şekilde, hem hormon hem de nörotransmitter olarak işlev gören iki molekülü-epinefrin ve norepinefrin- üreten bir endokrin bez gibi davranmaktadır. **2.** Bu hormonların kandaki düzeyleri çok yüksek olacaktır. Bunun nedeni, anteriyör hipofiz tarafından ACTH salgılanmasını, hipotalamus nöronlarınca serbest bıraktırıcı hormon salgısıyla uyaran negatif geri bildirimin yok olmasıdır. **3.** Bölgesel enjeksiyonla, dokuya glukokortikoidleri vererek, onların yangı karşıtı etkilerini bozmaktasınız. Bölgesel enjeksiyon, eğer glukokortikoidler ağız yoluyla alınsaydı ve kan yoluyla vücutta taşınsaydı, glukoz metabolizması üzerinde oluşacak etkilerini önlemektedir.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

45.1 Suda çözünen hormonların reseptörleri hücre yüzeyinde, dış ortama bakacak şekilde yer aldığından, hormonun sitoplazma içine enjekte edilmesi bir yanıt doğurmayacaktır. **45.2** Belirtileri azaltacaktır. Glukagon insülinle antagonistik çalıştığından, glukagonun etkilerini azaltmak, insülin seviyesini ya da etkinliğini artırmakla aynı sonucu verecektir. **45.3** Pankreas, paratiroit bezler ve epifiz bez. **45.4** Hipofiz ve adrenal bezler, sinirsel olan ve olmayan dokuların kaynaşması ile oluşmuştur. ADH, hipofizin nörosekresyon kısmından salgılanırken, epinefrin, adrenal bezin nörosekresyon kısmından salgılanır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.c **2.**b **3.**d **4.**c **5.**c **6.**b **7.**a **8.**a
9.



BÖLÜM 46

Şekil Soruları

Şekil 46.9 Grafikte görüldüğü gibi, dişilerin yaklaşık üçte biri, ilk çiftleşmelerinden gelen spermleri atmışlardır. Yine de, üçte ikisi ilk çiftleşmenin bazı spermlerini saklamışlardır. Bu nedenle, dişilerin üçte ikisinin, ilk çiftleştikleri erkeklerdeki dominant küçük göz mutasyonunu taşıyan yavrular yapacaklarını öngörebiliriz. **Şekil 46.12** Analiz bilgilendirici olacaktır çünkü, kutup cisimcikleri olgun yumurtada sona ermeyen anneye ait tüm kromozomları taşımaktadır. Örneğin, hastalık geninin iki kopyasını kutup cisimciklerinde bulmak, onun yumurtadaki eksikliğinin göstergesidir. Genetik incelemenin bu yöntemi, bazen bir dişiden toplanan oositlerin laboratuvardaki bir plakta spermle döllenmesiyle de yapılmaktadır. **Şekil 46.16** Testosteron, fetal kandan anne kanına plasenta dolaşımı aracılığıyla geçerek, annenin hormonal dengesini geçici olarak bozabilmektedir. **Şekil 46.18** Oksitosin, büyük olasılıkla doğum sancılarını, pozitif bir geri bildirim döngüsü başlatarak doğumun tamamlanmasına değin uyaracaktır. Aslında sentetik oksitosin, uzamış gebeliklerde anne ya da fetüsü riske atmamak için sıklıkla kullanılmaktadır.

Kavram Kontrolü 46.1

1. Eşeyli üremeden oluşan yavrular, genetik olarak daha fazla çeşitlenmeye sahiptir. Ancak, eşeysiz üreme birçok soy boyunca daha fazla sayıda yavru oluşturur. **2.** Eşeysiz üremenin diğer tiplerinin aksine, partenogenezde gamet oluşumu vardır. Haploid yumurtaların döllenip döllenmemesini kontrol ederek, bal arıları gibi türler, eşeyli üremeden eşeysize geçiş yapabilirler. **3.** Hayır. Mayoz sırasında kromozomların rasgele dizilmesi nedeniyle, yavrular sperm ve yumurtadan aynı ya da farklı ebeveyn kromozom kopyalarını alabilirler. Dahası, mayoz sırasındaki genetik rekombinasyon, ebeveynlerin kromozom çiftlerindeki genlerin yeniden dizilmelerini sağlayabilir. **4.** Hayvanlardaki parçalanma ve tomurcuklanmanın, bitkilerdeki eşeysiz üremede de doğrudan karşılığı vardır.

Kavram Kontrolü 46.2

1. İç döllenme, spermin yumurtaya her iki gametin de kurumasından önce ulaşmasını sağlar. **2.** (a) Dış döllenme yapan hayvanlar, bir seferde çok sayıda gamet oluşturarak, yüksek oranda zigot oluşumunu amaçlarlar. Bu da, bazılarının erişkinliğe ulaşabilme olasılığını artırır. (b) İç döllenme yapan hayvanlar, daha az sayıda yavru oluştururken, embriyo ya da yavrulara daha çok ilgi gösterirler. **3.** Bir böceğin uterusu gibi, bir bitkinin de yumurtalığı döllenme alanıdır. Bitki yumurtalığının aksine, uterus, böcekteki gibi yumurta oluşturma yeri değildir. Ek olarak, döllenmiş böcek yumurtası, uterustan dışarı atılırken, bitki embriyosu yumurtalıktaki bir tohum içinde gelişir.

Kavram Kontrolü 46.3

1. Normalde spermatogenez sadece, testisler normal vücut sıcaklığından daha az sıcaklıktayken gerçekleşir. Uzun süreli sıcak banyolar (ya da çok sıkı iç çamaşırları), sperm nitelik ve niceliğinde azalmaya yol açabilir. **2.** İnsanlarda, ikincil oosit, ikinci mayoz bölünmesini bitirmeden bir spermle birleşir. Böylece, oogenez, döllenmeden önce değil, sonra tamamlanır. **3.** Her iki vas deferensi de kapatmanın tek etkisi, ejakulatta sperm eksikliğidir. Cinsel tepki ve ejakulat hacmi değişmez. Bu kanalların kesilmesi ya da kapatılması olan *vazektomi*, artık çocuk sahibi olmak istemeyen erkeklerin sıklıkla başvurduğu cerrahi bir yöntemdir.

Kavram Kontrolü 46.4

1. Testiste, FSH gelişmekte olan spermleri besleyen Sertoli hücrelerini uyarır. LH, androjen (başlıca testosteron) üretimini uyararak, sperm oluşumunu sağlar. Hem dişilerde hem de erkeklerde, FSH, gelişmekte olan gametlerin (dişilerde folikül, erkeklerde Sertoli hücreleri) beslenme ve desteğini sağlayacak hücrelerin büyümesini sağlar; LH ise, gametogenezi sağlayacak eşey hormonlarının (dişilerde başlıca estradiol olmak üzere, östrojenler, erkeklerde testosteron olmak üzere androjenler) üretimini uyarır. **2.** Çoğu dişi memelide görülen östrus döngülerinde, eğer döllenme olmazsa endometriyum (parçalanmak yerine) geri emilir. Östrus döngüleri, yılda bir ya da birkaç kez oluşur ve dişi çiftleşmeye sadece yumurtlama dönemi yakınlarında hazırdır. Menstrüal döngüler sadece insanlarda ve bazı primatlarda bulunur. **3.** Estradiol ve progesteronun karışımı, hipotalamus üzerinde negatif bir geri bildirim yaratarak, GnRH bırakılmasını engeller. Bu, hipofizce LH salgılanmasını durdurarak, yumurtlamaya engel olur. Aslında, bu, çoğu gebeliği önleyici hormonun etki şekillerinden biridir. **4.** Virüs çoğalma döngüsünde, yeni virüs genomlarının üretimiyle, kapsit proteini ve virüs zarfları için fosfolipidlerin yapımı eşzamanlıdır. İnsan dişisi söz konusu olduğunda, yumurta olgunlaşmasıyla, rahimdeki destek dokuların gelişimi hormonal olarak eşgüdümlüdür.

Kavram Kontrolü 46.5

1. Erken embriyo tarafından salgılanan hCG, korpus luteumu uyararak, gebeliğin sürmesini sağlayacak progesteron üretmesine yol açar. Ancak, ikinci üç aylık dönemde, hCG üretimi azalır, korpus luteum parçalanır ve progesteron üretimini tümüyle plasenta üstlenir. **2.** Hem tüplerin bağlanması hem de vazektomi, gametlerin gonadlardan döllenmenin olacağı bölgeye gitmelerine engel olur. **3.** Bir spermatid çekirdeğini doğrudan bir oosit içine yerleştirerek, ICSI, spermin epididimisteki hareketliliği, yumurta kanalında yumurtaya doğru yüzmesi ve yumurtayla kaynaşması aşamalarını atlamayı sağlar.

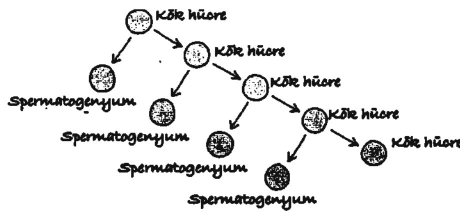
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

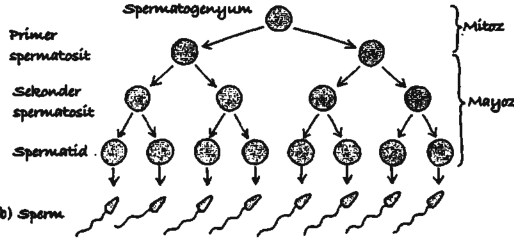
46.1 Hayır. Çünkü, partenogenezde mayoz olup, anne her yavrusuna, kendi anne ve babasından aldığı kromozomları gelişigüzel yani tipik olarak belirgin bileşimde geçirecektir. **46.2** Hiçbiri. **46.3** Bir spermin küçük boyutları ve sitoplazmasının olmaması, bir DNA taşıyıcısı olarak işlevine çok iyi uyumlu adaptasyonlardır. Yumurtaların büyük boyutları ve zengin sitoplazmik içerikleri, embriyonun gelişimini destekler. **46.4** Dolaşan anabolik steroidler, testosteronun geri bildirim düzenlemesini taklit ederek, hipofizin testisleri uyarmasını, böylece sperm yapımı için gerekli salgıları yapmasını engeller. **46.5** Annenin arterlerindeki oksijence zengin kan, endometriyumdaki kan havuzlarına ulaşarak, plasentadaki koriyonik villusların fetal kılcal damarlara geçer ve oradan da fetüsün tüm dolaşım sistemine yayılır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.d **2.** b **3.** a **4.** c **5.**a **6.** b **7.** c **8.** d

9.





(c) Kök hücreler tüketilecek ve spermatogenez devam etmeyecektir.

Bölüm 47

Şekil Soruları

Şekil 47.4 Bileşiği döllenmemiş yumurta içerisine enjekte edebilir, yumurtayı sperme maruz bırakabilir ve döllenme zarfının oluşup oluşmadığına bakabilirsin. **Şekil 47.21** Araştırmacılar 'geri-oluşum' belirteçlerinin aktivasyonuyla sonuçlanan normal kortikal rotasyonun oluşmasına izin verdi. Bundan sonra, karşı tarafın gerisinde kurulan tam tersi rotasyonun oluşmasını zorladılar. Çünkü normal tarafta olan moleküller çoktan aktive edilmişti, tam tersi rotasyona zorlananlar, ilk rotasyon tarafından arka tarafta kurulana götürmemiştir. **Şekil 47.22** Spemann'ın kontrolünde, iki blastomer fiziksel olarak ayrılmıştır, her biri bütün embriyoyu oluşturmuştur. Roux'un deneyinde, ölü blastomerlerin kalıntıları, yarım-embriyo içinde gelişen canlı blastomer ile temas halinde kalmıştır. Bu nedenle, ölü hücrelerin kalıntılarında bulunan moleküller bütün embriyonik yapıları yapmasını engelleyerek canlı hücreye sinyal verebilmektedir. **Şekil 47.23** İzole edilmiş proteini ya da kodlanan bir mRNA'yı erken gastrulanın ventral hücrelerinin içine enjekte edebilirsin. Eğer dorsal yapılar ventral tarafta oluşursa, bu şu fikri destekleyecektir: dorsal dudak tarafından salgılanan ve sunulan protein sinyal verici moleküldür. Sadece enjeksiyon süreci dorsal yapıların oluşmasına neden olmadığından emin olmak için kontrol deneyi yapmalısın. **Şekil 47.25** AER'yi kaldırabilir ve Sonic hedgehog mRNA'ya bakabilirsin ya da ZPA'nın işaretleyicisi olan proteine bakabilirsin. Eğer yok ise, bu hipotezini destekleyecektir. Ayrıca FGF işlevini engelleyebilirsin ve ZPA'nın oluşup oluşmadığını görebilirsin. (Sonic hedgehoga bakarak)

Kavram Kontrolü 47.1

1. Vitellin zarın yükselmesi ve sertleşmesi sonucunda, kortikal granüller yumurtanın dışına içeriklerini bırakırlar ve sonra döllenme zarfı oluşur. Döllenme zarfı birden fazla sperm tarafından dölleme için bir engel olarak hizmet eder.
2. Yumurtadaki Ca^{2+} konsantrasyonundaki artış, kortikal granüllerin plazma zarıyla kaynaşmasına yol açar. Sperm girmemiş olmasına rağmen, kortikal granüller içeriklerini bırakırlar ve döllenme zarfının oluşmasına yol açarlar. Bu döllenmeyi engelleyecektir. 3. Değişeceğini tahmin edeceksin, MPF'nin değişmesi DNA replikasyonu (S fazı)ve mitoz arasında (M fazı) geçişi yürütür, kısaltılmış bölünen hücre döngüsünde bu hala gereklidir.

Kavram Kontrolü 47.2

1. Notokordun hücreleri embriyonun orta kısmına doğru göç ederler (yakınsama), notokordun karşısında daha az hücre bulunacak şekilde kendilerini yeniden düzenlerler, böylece daha uzun bir hale gelirler. (genişler; bakınız Şekil 47.16)
2. Çünkü mikrofilamentler ilişki kuramayacaklar ve hücrenin bir ucunun boyutunu azaltamayacaklardır; nöral tüpün ortasında içerde bulunan ve sınırlardaki esas noktaların dışında bulunan her ikisi de engellenecektir. Bu yüzden nöral tüp muhtemelen oluşamayacaktır. 3. Vitamin folik asitin besin ile alımı önemli ölçüde nöral tüp bozukluklarını azaltır.

Kavram Kontrolü 47.3

1. Eksen oluşumu yeri ve gelişim için koordinatları sağlayan üç eksenin polaritesini meydana getirir. Üç boyutlu uzayda belirli dokular ve organların örnek oluşma pozisyonları bu koordinatlar tarafından tanımlanmıştır.
2. Morfogen gradiyentleri olarak rol oynayan belirtecin seviyesindeki değişiklikler hücrelerin bir yerden başka yere hücre akıbetini belirleyici olarak hareket eder. Böylece morfogen gradiyentleri sitoplazmik belirteçlerden ya da hücre çiftleri arasında tüme varım etkileşimlerinden daha küresel hareket ederler.
3. Evet, ikinci embriyo gelişebilir. Çünkü BMP-4 aktivitesi inhibe edilmiştir. Bir organizatör nakli gibi aynı etkide bulunacaktır.
4. Ortasında ya da sonunda en arka parmaklar ve en ön parmaklar ile birlikte muhtemelen gelişen bir üye ayna görüntüsü çoğalmasına sebep olacaktır.

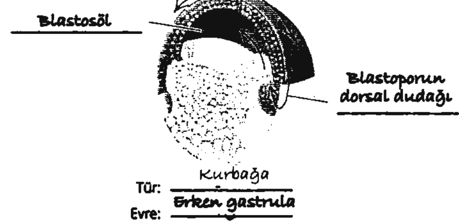
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

47.1 Eğer farklı iki türden iki gamet varsa, çok özgül ve olası olan yumurta yüzeyi üzerindeki reseptöre spermin bağlanması meydana gelmeyecektir. Sperm bağlanması olmadan, sperm ve yumurta kaynaşmayacaktır. **47.2** Nöral plaka zamanında nöral tüp formları, embriyonun dorsal tarafının üstündeki anteriyör-posteriyör eksen boyunca yönelmiş olan ektodermal dokunun bir şeridi, tüpün içine yuvarlanır ve geri kalan ektodermi sıkıştırır. Nöral tüpün kenarları ve nöral tüpten uzağa göç eden ektodermi saran bölgeler arasında hücre grupları olarak nöral krest hücreleri ortaya çıkar. **47.3** Her iki uzuv ve böbrek gelişimini etkileyen mutasyonlar monosillerin işlevini değiştirebilme olasılığı vardır. Çünkü bu organeller birkaç sinyal verici yollarda önemlidir. Böbrek gelişimini etkilemeyen fakat üye gelişimini etkileyen mutasyonların tek bir yolu değiştirmesi olasıdır, Hedgehog sinyal vericisi gibi.

Kavramlarınızı Test Ediniz

1.a 2.b 3.e 4.a 5.d 6.d 7.b

8.

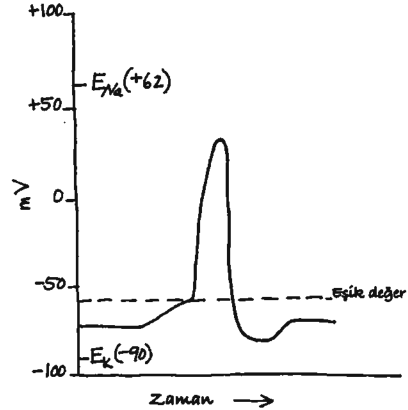


Bölüm 48

Şekil Soruları

Şekil 48.8 Klor kanallarının eklenmesi, zar potansiyelini daha az pozitif yapar. Sodyum ya da potasyum kanallarının eklenmesinin bir etkisi olmayacaktır, çünkü sodyum hareketi zaten dengeye ulaşmıştır ve potasyum iyonu da yoktur.

Şekil 48.10



Şekil 48.15 Aksiyon potansiyellerinin oluşumu ve iletimi etkilenmeyecektir. Ancak, kimyasal sinapslara ulaşan aksiyon potansiyelleri, nörotransmitter salınmasını tetikleyemeyecektir. Bu sinapslardaki haberleşme, bu nedenle engellenecektir. **Şekil 48.18** İlaç vücutta çok hızlı parçalanacak, merkezi sinir sistemine ulaşamayacak, ya da reseptöre bağlandığı halde etkinleştiremeyecektir.

Kavram Kontrolü 48.1

1. Kulağınızdaki algılayıcılar, beyninize bilgi iletir. Orada, işleme merkezlerindeki internöronların etkinliği isminizi tanımanızı sağlar. Tepki olarak motor nöronlarca iletilen uyarılar, boynunuzu çevirmenizi sağlayan kasların kasılmasına yol açarlar. 2. Artmış dallanma, daha çok sayıda postsinaptik hücrenin kontrolüne olanak tanıyarak, sinir sistemi uyarılarına tepkilerin daha güçlü düzenlenmesini sağlar. 3. Bakterilerin haberleşmesi, kolonideki tüm hücreleri kapsar, nöronlarla haberleşme ise hayvan vücudunda sadece birkaç hücre ile gerçekleşir. Buna ek olarak, nöronlar uyarıları bir noktadan diğerine iletirken, bakteri hücreleri her yönde haberleşirler.

Kavram Kontrolü 48.2

1. İyonlar, eğer daha büyük bir elektriksel fark varsa, kimyasal bir konsantrasyon farkına karşı akabilirler. 2. K^+ iyonuna karşı geçirgenlikte bir azalma, Na^+ iyonuna karşı geçirgenlikte bir artma, ya da her ikisi birden. 3. Sodyum-potasyum pompasının etkinliği, dinlenme potansiyelini sürdürebilmek için elzemdir. Pompa etkin olmazsa, sodyum-potasyum konsantrasyon derecelenmesi sonunda yok olur ve dinlenme potansiyeli de önemli ölçüde azalır. 4. Yüklü boya molekülleri ancak diğer yüklü moleküller zarı geçebilirlerse denge sağlanabilir. Olmazsa, kimyasal farklılığa karşı denge oluşturacak bir zar potansiyeli oluşur.

Kavram Kontrolü 48.3

1. Dereceli bir potansiyelin büyüklüğü, uyarı gücüne bağlı olarak değişim gösterirken, bir aksiyon potansiyelinin uyarı gücünden bağımsız olan ve ya hep- ya hiç kuralına uyan bir büyüklüğü vardır. 2. Miyelin kılıflar tarafından sağlanan yalıtımın yok olması, aksonlar boyunca aksiyon potansiyeli ilerlemesini bozar. Voltaj kapılı sodyum kanalları, sadece Ranvier boğumlarında olup, miyelinin

yalıtıcı etkisi olmadan, bir aksiyon potansiyeli süresinde boğumda oluşan içeri doğru akım, bir sonraki boğumda zarı eşik değerine ulaştıracak depolarizasyonu oluşturamaz. 3. En üst değerdeki frekans azalacaktır, çünkü, refraksiyon aşaması uzayacaktır.

Kavram Kontrolü 48.4

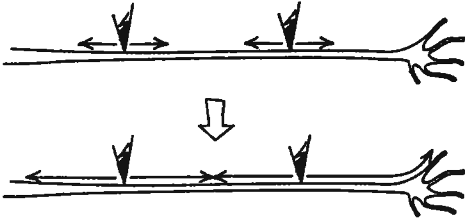
1. Her biri postsinaptik hücrelerde özgül bir tepkiyi tetikleyen farklı tip reseptörlere bağlanabilir. 2. Bu toksinler, asetilkolinin oluşturduğu EPSP'leri uzatacaktır, çünkü nörotransmitter sinaptik aralıkta daha uzun süre kalacaktır. 3. GABA, merkezi sinir sisteminde engelleyici bir nörotransmitter olduğundan, bu ilacın beynin etkinliğini azaltması beklenir. Beyin etkinliğindeki bir azalmanın da, davranışsal etkinliği yavaşlatması ya da azaltması olasıdır. Birçok sakinleştirici ilaç bu yolla etki eder. 4. Zar kaynaşması.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

48.1 Hücre gövdesinden akson boyunca bilgi iletimini engelleyecektir. 48.2 Dinlenmekte olan bir nöronda çok az sayıda açık sodyum kanalı olduğundan, dinlenme potansiyeli ya değişmeyecek ya da düşük oranda daha negatif (hiperpolarize) olacaktır. 48.3 Pozitif geri bildirim, birçok voltaj kapılı sodyum kanalının hızla açılmasından sorumlu olarak, aksiyon potansiyelinin yükselme aşamasını oluşturan hızlı sodyum çıkışına yol açacaktır. Zar potansiyeli pozitif olunca, voltaj kapılı potasyum kanalları negatif geri bildirimin bir tipi olarak, aksiyon potansiyelinin azalma aşamasından sorumlu olacaktır. 48.4 Belli bir nörotransmitter, yerleri ve etkinlikleri farklı olan birçok reseptör içerebilir. Nörotransmitter salınması ya da dengesinden çok, reseptör etkinliğini hedef alan ilaçlar, bu nedenle daha çok özgüllük ve daha az istenmeyen yan etki sergileyeceklerdir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c 2. c 3. c 4. e 5. b 6. a 7. Bu iki çizimde, her elektrottan her iki yönde dışarıya doğru bir çift aksiyon potansiyeli çıkacaktır. (Aksiyon potansiyelleri eğer sadece aksonun bir ucundan başlarlarsa tek yönlüdürler.) Ancak, refraksiyon aşaması nedeniyle, elektrotların arasındaki her iki aksiyon potansiyeli de birleştikleri yerde dururlar. Böylece, sinaptik uçlara sadece bir aksiyon potansiyeli ulaşır.



Bölüm 49

Şekil Soruları

Şekil 49.3 Yutma sırasında, özofagustaki kaslar sırayla kasılıp gevşer ve peristalsisi oluşturur. Bu sıralamayı açıklayacak bir model, kasın her bölümünün aldığı sinir uyarılarının, diz refleksinde kuadriseps ve hamstring kaslarının ters uyarılar aldığı gibi uyarılma ve inhibisyon arasındaki değişimidir. **Şekil 49.12** Eğer yeni mutasyon sadece peysmeyker işlevini bozduysa, ritmik etkinliği, SCNyi çıkarıp, yerine ya yabanıl tipten ya da τ mutantı hamsterden alınan SCN yerleştirildiğinde geri kazanabilirsiniz. Yeni mutantı verici olarak kullanmak çok aydınlatıcı olmayacaktır, zira hem başarısız nakillerde, hem de başarılı olanlarda ritmik etkinlik görülmeyecektir. **Şekil 49.14** Çalınan müziğin tipine bakılmaksızın etkin olması beklenen alanlar, seslerin oluşturulmasında ve çözümlenmesinde önemli olanlardır. **Şekil 49.23** Eğer depolarizasyon zar potansiyelini eşik değere getirir ya da geçirirse bu, VTA nöronlarından dopamin salınmasına neden olacak aksiyon potansiyellerini başlatacaktır. Bu da, beynin ödül sisteminin doğal uyarılmasını taklit ederek, olumlu ve belki de haz veren duygular oluşturacaktır.

Kavram Kontrolü 49.1

1. Muhtemelen sempatik bölüm etkinleştirilecektir. Bu, stresli koşullarda "savaş-ya da- kaç" tepkisini başlatır. 2. Pregangliyonik nöronlar, aynı nörotransmitteri kullanır ve her bölümde (postgangliyonik nöronları uyarmak için) aynı şekilde işlev görürler. Postgangliyonik nöronlar, aynı hedef dokularda genelde zıt işlevli farklı nörotransmitterler kullanırlar. 3. Bazıları motor nöronlar olan akson demetleri içeren sinirler, CNSden çıkan uyarılar iletirken, bazıları merkezi sinir sistemine uyarılar getiren duyu nöronlarıdır. Bu nedenle, hem motor kontrol üzerinde hem de duyularda etki beklenir. 4. Adrenal medulladaki sinirsel salgı hücreleri, sempatik nöronlardan gelen pregangliyonik verilere tepki olarak epinefrin ve norepinefrin hormonlarını salgılar. Bu hormonlar, tüm vücutta dolaşım içinde yer alarak, birçok dokuda tepkileri uyarırlar.

Kavram Kontrolü 49.2

1. Beynin sol tarafındaki serebral korteks, vücudun sağ yarısındaki istemli hareketleri başlatır. 2. Alkol, serebellumun işlevini yok eder. 3. Felç, serebrumdan omuriliğe iletilen motorik emirlerin geçişinin olamaması durumudur. Bu hastalardaki hasar, CNS de omuriliğin retiküler formasyonun dahil olmadığı yukarı kısımlarına uzanan bölümünde yer alır. Koma hali, retiküler formasyonla serebrum arasındaki haberleşme tarafından düzenlenen uyku ve uyanıklık döngülerindeki bozulmayı göstermektedir. Bu hastaların retiküler formasyonlarında ya da buraya göre omuriliğin diğer yanındaki beyin bölgesinde hasar olması söz konusudur.

Kavram Kontrolü 49.3

1. Davranışlarda, algılamada, hafızada ya da diğer işlevlerde bozulmalara yol açan beyin hasarları, bu işlevlerde rol oynayan beyin bölgelerinin saptanması için kanıt oluşturur. 2. Konuşma için önemli olan Broca alanı, yüz kaslarını kontrol eden birincil motor korteksin bir bölümünün yanında yer alır. Konuşma duyulduğunda etkin olan Wernicke alanı ise, duyma ile ilgili olan temporal lobun bir kısmında yerleşmiştir. 3. Her bir serebral yarımküre, bu görevin – sağ taraf yüz tanımlanması, sol taraf konuşma- farklı yanları için özelleşmiştir. Hasarsız bir corpus callosum olmadan, hiçbir yarımküre diğerinin yetilerini üstlenemez.

Kavram Kontrolü 49.4

1. Nöronlar arası sinapsların sayısında bir artış ya da mevcut sinaptik bağlantıların gücünde bir artış olabilir. 2. Eğer bilinç, beynin birçok bölgesinin karşılıklı etkileşimleri sonucu ortaya çıkan bir özellikse, beynin belirli bir bölgesiyle sınırlı bir hasarın bilinci etkilemesi beklenemez. 3. Hipokampus, yeni edinilmiş bilgilerin organizasyonundan sorumludur. Bu işlev olmadan, neokortexten bilgi çağırmak için gerekli bağlantılar eksik olacağından, kısa ya da uzun süreli işlevsel bellek oluşmayacaktır.

Kavram Kontrolü 49.5

1. Her ikisi de yaşla birlikte riskleri artan, ilerleyici beyin hastalıklarıdır. Her ikisi de beyindeki nöronların ölümünden kaynaklanan, peptid ya da protein çökelmeleriyle bağlantılıdır. 2. Şizofreninin belirtileri, dopamin salan nöronları uyaran bir ilaçla taklit edilebilir. İlaç bağımlılığında rol oynayan beynin ödül sistemi, ventral tegmental alanı serebrumdaki bölgelere bağlayan dopamin salan nöronlardan oluşur. Parkinson hastalığı, dopamin salan nöronların ölümü sonucu oluşur. 3. Şart değildir. Ölümde gözlenen, plaklar, düğümler ve beynin eksik kısımları, ikincil etkiler olup, beyin işlevlerindeki gözlenemeyen değişimlerden aslında sorumlu olan farklılıklardır.

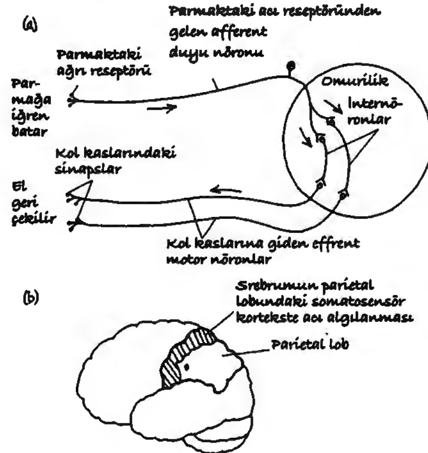
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

49.1 Refleks döngüleri sadece birkaç nörondan -en basiti bir duyu bir de motor nöron içerir- oluştuğundan, bilgi akışı yolu kısa ve basit olup, tepkinin hızını artırır. 49.2 Pons ve medulla (orta beyin), görme ile ilgili refleksleri eşgüdümler; serebellum, görme ile ilgili bilgilere bağlı hareketlerin eşgüdümünü kontrol eder; talamus, görme bilgilerinin yönlendirme merkezi işlevini görür; serebrum ise, görme verilerinin görüntüye çevrilmesi için elzemdir. 49.3 Vücudun sağ yarısının paralize olmasını beklersiniz çünkü konuşmanın oluşturulduğu ve anlaşıldığı sol serebral yarımküre tarafından kontrol edilmektedir. 49.4 Yeni bir dili öğrenmek, erken gelişim sırasında oluşmuş, ancak sürekliliği sağlanmamışsa yitirilecek sinapslar sayesinde olur. 49.5 Amfetamin dopamin salınmasını uyarırken, PCP, glutamat reseptörlerini tıkayarak, şizofreninin sadece bir nörotransmitterin işlevindeki bir bozukluk sonucu olmadığını yansıtmaktadır.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. c 2. a 3. d 4. c 5. d 6. e

7.



Bölüm 50

Şekil Soruları

Şekil 50.12 Beyinde. Her not, kulakta ayrı olarak saptanır; bu işlem sırasındaki her bir uyarı, bazilar zarın titreşimine ve farklı yerde yerleşmiş olan duyu kıllarının eğilmesine yol açar. Her bir yerleşim yerinde bulunan duyu nöronları, çıktı olarak işitme siniri içerisindeki aksonlar boyunca iletilen aksiyon potansiyellerini üretirler. Bilgiler, beyne ulaşıncaya kadar bireysel notlar saptanmaz ve tonun algılanması gerçekleştirilmez. **Şekil 50.19** Üç çeşit koninin her biri, ışığın farklı dalga boylarına duyarlıdır. Işık var olduğu zaman eğer ışığın dalga boyu koni için ideal olandan çok uzaksa, koni tamamen depolarize olabilir. **Şekil 50.21** İnsanlarda, kırmızı ya da yeşil opsin geni kusurlu olan X kromozomu, normal X kromozomundan çok daha az yaygındır. Onun için, etkilenmiş erkekteki kusurlu allel, taşıyıcı olacak kız çocuklara ve onlardan da erkek torunlara geçtiğinde, renk körlüğü tipik olarak kuşak atlar. Örümcek maymunlarında, hiçbir X kromozomu, tam renk körlüğü vermez. Sonuç olarak, tüm erkekler renk körüdür ve olağandışı olmayan bir kalıtım

tarzı gözlenir. **Şekil 50.23** Deneyin sonuçları aynı olacaktır. Önemli olan, nöronların nasıl aktive edildiği değil belirli bir nöron grubunun aktive edilmesidir. Acıya duyarlı herhangi bir hücreden gelen sinyal, bu olayda yer alan reseptörün ve bileşiğin özelliğine bakmaksızın, beyinde acı olarak yorumlanacaktır. **Şekil 50.25** Sadece algılama. Koku veren maddenin kendi reseptörüne bağlanması, beyne gönderilen aksiyon potansiyellerinin meydana getirilmesine neden olur. Koku veren maddenin aşırı miktarda olması, adaptasyon nedeniyle cevapta azalmaya yol açmasına rağmen, koku veren başka bir madde, ilk olarak sadece beyindeki algılama düzeyinde maskeleme yapabilir. **Şekil 50.28** Kalın ve ince filament çiftlerinin birbiri üzerindeki kayma olayında yüzlerce miyozin baş, işe katılabilir. Enine köprülerin oluşumu ve kırılması, senkronize olmadığından dolayı, birçok miyozin baş, kas kasılması süresince her zaman ince filamentler üzerine güç uygular. **Şekil 50.32** Kası kontrol eden tüm motor nöronların, kas liflerinin tümünde tetanus üretmeye yetecek oranda aksiyon potansiyeli üretilmesine yol açtığında. **Şekil 50.40** Ördek, yüzmeye göre uçmak için daha fazla özelleşmiş olduğundan, yüzme için özelleşmiş olan örneğin bir balık ile karşılaştırılırsa, mesafe esas alındığında birim vücut kütlesi başına daha fazla enerji harcaması beklenebilir. (Aslında, eğer bu değer, 10^3-g yüzen ördek için bu grafikte gösterilecek olursa, onun çizgisinin; yüzücüler için çizilen çizginin çok yukarısında ve koşucular için çizilen çizginin hemen yukarısında yer alacağı görülecektir).

Kavram Kontrolü 50.1

1. Elektromagnetik reseptörler, genel olarak, sadece dış uyarıları saptar. Kemoreseptörler ya da mekanoresptörler gibi elektromagnetik olmayan reseptörler, hem içeriden gelen uyarılara hem de dışarıdan gelen uyarılara karşı duyarlıdır. 2. Biberde bulunan kapsaisin, yüksek sıcaklıklarda termoreseptörleri aktive eder. Algılanan yüksek sıcaklıklara cevap olarak, sinir sistemi, evaporasyon yoluyla soğumayı başarmak için terlemeyi tetikler. 3. Duyu reseptörleri sanki aktive edilmiş nöronu ayarlamış gibi elektriksel uyarıyı algılayacaksınız. Örneğin, duyu nöronunun elektriksel olarak uyarılması, mentol tarafından aktive edilmiş termoreseptör tarafından kontrol edilir ve lokal olarak bir soğukluk hissetmeniz olasıdır.

Kavram Kontrolü 50.2

1. Statosistler, yerçekimine göre hayvanın oryantasyonunu saptar ve ışıktan sağlanan ipuçlarının olmadığı böyle ortamlarda gerekli bilgiyi sağlar. 2. Sesin, kademeli olarak çok düşükten çok yüksek perdelere değiştiği şeklinde yorumlanacaktır. 3. Üzengi ve ortakulaktaki diğer kemikler, kulak zarından gelen titreşimleri oval pencereye iletir. Bu kemiklerin kaynaşması (otosklerozis denen hastalıkta olduğu gibi), bu iletilme olayını engelleyecek ve işitme kaybı ortaya çıkacaktır.

Kavram Kontrolü 50.3

1. Planaryalar, görüntü oluşturamayan ancak ışığın yönünü ve şiddetini algılayabilen oseli gözlere sahiptir; bu gözler hayvana, gölgelenmiş yerleri seçerek kendisinin korunabilmesi için yeterli bilgi sağlar. Sinekler, görüntü oluşturabilen ve hareketli nesneleri algılamada üstün olan bileşik gözlere sahiptir. 2. Bu birey, yakındakilere değil (gözlük olmaksızın) uzaktaki nesnelere odaklanabilir; çünkü yakına odaklanma, merceğin hemen hemen küre şekline dönüşmesini ister. Bu sorun, 50 yaşından sonra yaygındır. 3. Sırayla her gözünüzü kapatın. Göz küresinin yüzeyinde yüzen bir nesne, sadece göz açık olduğu zaman görünecektir. 4. Retina tarafından ışığın absorbsiyonu, *cis* konfigürasyonundaki bir yapısal izomeri *trans* konfigürasyonuna dönüştürür, böylece, ışığın algılanma süreci başlar. Buna zıt olarak, klorofil tarafından absorblanan bir foton, izomerizasyona yol açmaz, bunun yerine elektronu yüksek enerjili orbitale fırlatarak ATP ve NADH üretimine yol açan elektron akışını başlatır.

Kavram Kontrolü 50.4

1. Hem tat hücreleri hem de koku hücreleri, plazma zarlarında reseptör proteinlere sahiptir; bu proteinler, belirli maddeleri bağlayarak G proteininde işe katıldığı sinyal iletim yolunda zarın depolarizasyonuna yol açar. Bununla birlikte, koku hücreleri duyu nöronları olduğu halde tat hücreleri değildir. 2. Hayvanlar, eşlerini bulma, territorial alanlarını belirleme ve tehlikeli maddelerden sakınma gibi davranışlar için kimyasal sinyallere güvendiklerinden, koku sisteminin, koku veren belirli bir maddenin çok az sayıdaki molekülüne güçlü bir şekilde cevap vermesi uygundur. 3. Ekşi değil fakat tatlı, acı ve umami tatları GPCR proteinlerine gereksinim duyduğundan, mutasyonun, farklı GPCR moleküllerine giden ortak sinyal iletim yolunda işlev gören bir molekülde meydana gelmiş olduğunu tahmin edebiliriz.

Kavram Kontrolü 50.5

1. İskelet kası liflerinde, Ca^{2+} troponin kompleksine bağlanır; bu kompleks, tropomiyozini aktin üzerindeki miyozin-bağlanama bölgelerinden uzaklaştırır ve enine köprülerin kurulmasına izin verir. Düz kas hücrelerinde, Ca^{2+} kalmoduline bağlanır; bu, miyozin başları fosforlayan bir enzimi aktive eder ve böylece enine köprülerin oluşumu sağlanır. 2. Latince anlamı "ölü katılığı" olan *rigor motris*, iskelet kasındaki ATP'nin tamamen tükenmesinden kaynaklanır. Miyozinin aktinden ayrılması ve Ca^{2+} sitoplazmadan pompalanması için ATP gereksinim duyulduğundan, ölümden sonra 3-4 saat içerisinde kaslar sürekli olarak kasılı kalır. 3. Kompetitif inhibitör, substratın enzime bağlandığı aynı yere bağlanır. Buna zıt olarak, troponin ve tropomiyozin kompleksi maskeleme yapar; fakat, aktin üzerindeki miyozin bağlanma yerlerine bağlanmaz.

Kavram Kontrolü 50.6

1. Sölomun bölümlere ayrılmasını sağlayan septumlar, peristalsise izin verir; buradaki peristalsis, farklı vücut segmentlerinin bağımsız kontrolünü gerektiren bir hareket şeklidir. 2. Yüzmedeki ana problem, dirençtir, mekik şeklinde vücut, direnci en aza indirger. Uçmada ana problem, yerçekimine karşı galip gelmektir; kanat gibi aerodinamik yapılar, havaya kaldırmayı sağlar ve içerisi hava dolu kemikler gibi adaptasyonlar vücut kütlesini indirger. 3. Koltuğun kenarından tuttuğunuz zaman, kolunuzu uzattığınızda vücudunuza uygulanan yerçekimine karşı triceps kasının kasılmasını kullanırsınız. Koltuğun içerisine yavaşça oturmaya başladığınızda, triceps kası içerisinde kasılı durumda bulunan motor birimlerin sayısı gittikçe azalır. Biceps kasınızın kasılması sizi aşağı çekecektir, çünkü, artık size yerçekimi karşı koyacaktır.

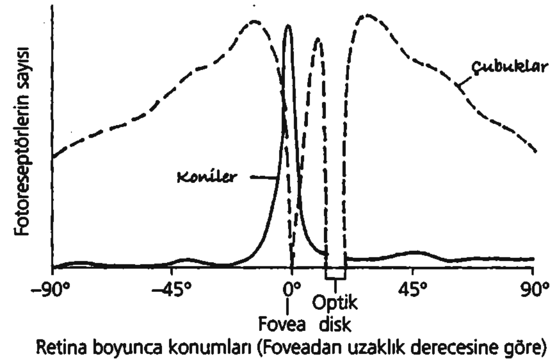
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

50.1 Algıladıkları uyarı çeşidi bakımından nosiseptörler, diğer reseptör sınıflarıyla üst üste binerler. Onlar, belirli bir uyarının sadece nasıl algılandığı konusunda, diğer reseptörlerden farklılık gösterirler. **50.2** Kıl hücresinin kıllarının kıvrılma yönü, uyarının şiddetiyle saptanır; uyarının şiddeti ise, beyne iletilen aksiyon potansiyellerinin frekansıyla şifrelenir. **50.3** Bizim koku duyumuz, ayrı tat olarak açıkladığımız şeylerin çoğundan sorumludur. Nezle ya da tıkanmaya yol açan diğer kaynaklar, koku moleküllerinin burun boşluğunu astarlayan reseptörlere girişini engeller. **50.4** Temel farklılık, retinadaki nöronların, merkezi sinir sistemine bilgileri nakletmeden önce, çok sayıda duyu reseptöründen (fotoreseptörler) gelen bilgileri birleştirmesidir. **50.5** ATP'nin hidrolizi, hem miyozinin aktine bağlanabilmek üzere yüksek enerjili konfigürasyonuna dönüştürülmesi için hem de kasın gevşemesi sırasında sitoplazmadan Ca^{2+} iyonlarının pompalanması için gereklidir. **50.6** İnsandaki vücut hareketleri, sert bir iç iskelete bağlanmış olan kasların kasılmasına bağlı olarak gerçekleşir. Tendonlar, kasları kemiklere bağlar; kaslar, temel organizasyon birimi sarkomer olan kas liflerinden oluşmuştur. Sarkomer içerisinde, ince ve kalın filamentler ayrı bağlanma noktalarına sahiptir. Sinir sisteminden gelen motor çıktılara cevap olarak, miyozin başlar ve aktin arasındaki enine köprülerin oluşması ve kırılması sayesinde, ince ve kalın filamentler birbirinin üzerinde kayar. Filamentler bağlanmış olduğundan dolayı, bu kayma hareketi sırasında kas lifleri kısalır. Ayrıca, liflerin kendileri, her iki uçtan kemiklere tutunmuş olan kasların kısımları olduğundan, kasların kasılması, ilgili kemiklerin hareket ettirilmesini sağlar. Böylece, kasların ve filamentlerin bağlanmak suretiyle yapısal olarak sabitlenmesi, kas fonksiyonunu etkinleştirir; örneğin, biceps kasının kasılması, dirseğin bükülmesini sağlar.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.e 2.a 3.b 4.c 5.b 6.d

7.



Cevap, insan gözündeki çomak ve konilerin gerçek yayılışını göstermektedir. Sizin grafiğiniz farklı olabilir, fakat şu özelliklere sahip olmalıdır: Foveada sadece koniler bulunmalı; *x*-ekseninin her iki ucunda daha az sayıda koni ve daha fazla sayıda çubuk bulunmalı; optik diskte hiçbir fotoreseptör bulunmamalıdır.

Bölüm 51

Şekil Soruları

Şekil 51.2 Karındaki kırmızı şerit uyaranı ile tetiklenen sabit davranış örüntüsü, erkeğin, kendi türünün diğer işgalci erkeklerini kovalamasını garanti altına alır. Böylelikle, başka erkekleri savuşturarak, kendi yuva savunağındaki yumurtaların başka erkekler tarafından döllenme şansını azaltır. **51.7** Hiçbir etkisi olmaz. Basılanma doğuştan gelen bir davranıştır ve her bir nesilde yeniden şekillenir. Yuvanın hiç rahatsız edilmediğini farz edelim, Lorenz takipçisi kazların yavruları yine annelerine basılanacaklardır. **51.8** Belki de eşekarıları görsel ipuçlarını takip etmiyor. Ayrıca belki de, arı kendi çevresindeki doğal nesneleri tanıyor ama kozalak gibi yabancı nesneleri tanımıyor. Tinbergen kozalak çalışmasını yapmadan önce bu fikirleri ele aldı. Yuvanın etrafındaki çakıl taşlarını ve ağaç dallarını süpürdüğünde eşekarısı yuvayı bir daha bulamadı. Bu doğal nesnelerin kendi içinki düzenlerini değiştirdiğinde, görsel işaretler de değiştiğinden arının döndüğü yer de değişti. Son olarak eşekarısı yuvadayken, yuvanın etrafındaki doğal nesneler kozalaklar ile yer değiştirdiğinde eşekarısı yuvayı yine bulabildi. **51.23** Kur şarkısının oluşturulması, onun algılanması ile bağlantılı olmalıdır. Belirli bir şarkı oluşturulmasını kontrol eden genler, algılamayı da kontrol etmediği takdirde hibridler, eşleşme ve kabul görme için şarkıların hangi yönün önemli olduğuna dayanarak, eş bulamayabilir. **51.26** Göç tercihlerini ortaya koydukları uçuşlar süresince kuşlar uyaranlara gereksinim duyuyor olabilirdi. Bu doğru olsaydı, kuşlar farklı genetik programlarına rağmen huni deneyinde aynı yönelimi sergilerdi. **51.28** Bazıları için geçerli olsa da tüm bireyler için geçerli değildir. Bir ebeveynin birden fazla üreme eşi bulunuyorsa, farklı eşlerin yavrularında ilgi katsayısı 0.5'den az olacaktır.

Kavram Kontrolü 51.1

1. Bu sabit davranış örüntüsünün en olası açıklaması, yuva dışındaki bir nesne işaret uyaranı olarak dürtme ve yuvarlama davranışını ortaya çıkartıyor olabilir ve davranış bir kere tetiklendi mi tamamlanana kadar devam ettiriliyor olabilir. 2. Her iki durumda da, çevredeki periyodik değişimin algılanması, çevresel koşullara uyarlanmış olan üreme döngüsünün başarısını arttırıcı bir etki sağlar. 3. Av olan balıkların yaralanmış bir balığı fark etmelerinde bir seçici baskı rol oynuyor

olabilir çünkü yaralanmaya neden olan nesne onları da tehdit edebilir. Avcı balıklarda ise bu uyarıcı maddeler algılanıp yaralılara doğru çekim oluşturduğunda, yaralı balıklarla karşılaşma ihtimali artacağından böyle bir seçilim meydana gelmiş olabilir. Yeterli savunma mekanizmalarına sahip balıklar ise bu tipteki alarm maddelerine ihtiyaç duymayacağından, alarm maddesine tepki vermeyerek enerji tüketmez. Bunlarda da böyle bir seçilim gerçekleşmiş olabilir.

Kavram Kontrolü 51.2

1. Doğal seçilim, renk desenlerindeki yakınsamayı destekleme eğilim gösterir çünkü bir avcı deseni bir iğne ya da kötü tat ile ilişkilendirmeyi öğrendiğinde bu, tür ayırt etmeksizin benzer desendeki diğer bireylerden de uzak durmasını sağlar. **2.** Besinin direk yakınında ya da belli bir mesafeye sabitlenmiş olmasından kaçınarak minimum sabit metrik ilişkiyi korurken, etrafındaki nesnelerin yerlerini değiştirerek, mesela "A görsel işaretini geç, başlangıç noktasından A'ya aynı mesafe" gibi öz kurallar koyarak. **3.** Tıpkı doğuştan gelen davranışlar gibi öğrenilen davranışlar da üreme izolasyonuna ve dolasıyla türleşmeye katkı sağlar. Örneğin kuşlarda kur şarkısının öğrenilmesi türün tanınmasına katkı sağlar ve dolayısı ile sadece aynı türlerin çiftleşmesinin garantiye alınmasına yardımcı olur.

Kavram Kontrolü 51.3

1. Babalık ihtimali dış döllenmede daha fazladır. **2.** Populasyon yoğunluğunun dalgalı olduğu durumlarda, dengeleyici seçilim *forager* lokuslarındaki iki allelin devamlılığını sağlayabilir. Az yoğun populasyon zamanlarında enerji koruyan hımbıl larva (*for*^{s} alleli taşıyan) makbul iken, çok yoğun zamanlarda daha hareketli larva (*for*^{R}) seçilim avantajına sahiptir. **3.** Böyle bir durumda dişiler populasyonda daha yoğun olarak temsil edileceğinden üç tip kertenkelede de üreme başarısı belli oranda artacaktır. Yine de, mavi boğazlıların dayandıkları strateji bu durumda geçersiz olacağından, kısa dönemde sarıların miktarı artabilecektir.

Kavram Kontrolü 51.4

1. Bu coğrafi varyasyon aynı zamanda, iki yılanın habitatındaki av bulunabilirliği ile ilişkili olduğundan, bulundukları alandaki en yaygın besinleri tercih etmeleri onların hem üreme hem de hayatta kalma başarılarını artırır. Bu şekilde, doğal seçilim iki ayrı beslenme davranışı ile sonuçlanmış olabilir. **2.** Evet. Akraba seçilimi, akrabayı fark etme ya da algılamaya gereksinim duymaz. **3.** Yaşlı birey, daha fazla yavrusu olamayacağı için faydalı olamazlar. Ancak bu yaşlıların fedakarlık göstermesi daha az zarara neden olur çünkü o zamana kadar bu bireyler zaten çiftleşmiştir (gerçi halen bir yavruya ya da toruna bakıcılık vazifesi görüyor olabilir). O yüzden, üreme dönemi sona ermiş bireylerde fedakarlık davranışının seçiminde genç akrabayı kayıran bir yön bulunabilir.

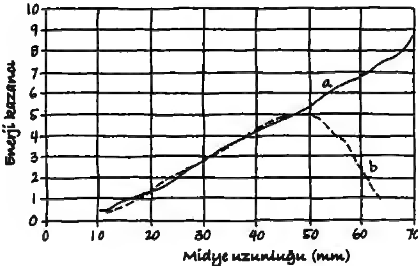
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

51.1 Mevsimsel ritimler tipik olarak, çevredeki aydınlık ve karanlık döngülere dayanır. Küresel iklim değişimi devam edip, hayvan göçleri de bundan etkilendiğinde, canlılar kendi üreme ve hayatta kalma başarılarının optimum olduğu çevre şartlarından farklı alanlara göçecekler ve bu da üreme ve hayatta kalmayı etkileyecek. **51.2** Kazlarda edinilen şey davranışın yönlendirileceği nesnedir. Serçelerde ise öğrenme davranışın şeklini belirler. **51.3.** Çünkü dişinin beslenmesi üreme başarısını arttırır ve fedakar erkek ölse de genleri dişiden doğacak yavrular ile büyük oranda korunmuş olur. **51.4** Bir gendeki değişimin karmaşık davranışlar üzerinde geniş bir etkisinin olabileceği fikrini ıskalamış olursunuz.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. d **2.** b **3.** c **4.** a **5.**c **6.** a

7.



Kargaların başarıyla açabildikleri midyelerin uzunluklarını ölçebilir, bunların habitattaki boy dağılımlarını kıyaslayabilirsiniz.

Bölüm 52

Şekil Soruları

Şekil 52.7 Yayılmanın (dispersal) sınırlanması, insanların faaliyetleri (ormanların büyük çapta tarım arazilerine dönüştürülmesi ya da seçici hasat yapılması gibi) ya da bu bölümde daha sonra tartışılanların yer aldığı birçok diğer faktör. **Şekil 52.18** Yangın gibi bazı faktörler, sadece karasal sistemler ile ilgilidir. İlk bakışta suyun hazır olarak mevcut olması, öncelikli karasal faktördür. Bununla birlikte, okyanusların intertidal zonu boyunca yaşam süren ya da göllerin kenar kısımlarında yaşayan türler, aynı zamanda kuruma olayına katlanırlar. Tuzluluk stresi, bazı sucul ve karasal sistemlerde yaşayan türler için önemlidir. Oksijenin bulunması, bazı sucul sistemlerde, toprak ve sediment içerisinde yaşayan türler için önemli ve öncelikli faktördür. **Şekil 52.20** Sadece denizkestaneleri ortamdan kaldırıldığında, denizminarelerinin bolluğu artış gösterebilmiş ve deniz yosununun kapladığı alan bir şekilde azalmıştır (grafikteki mor ve mavi çizgiler arasındaki farklılık).

Kavram Kontrolü 52.1

1. Tropiklerdeki yüksek sıcaklıklar suyu buharlaştırır ve ısınmaya yol; nemli hava yükselir. Yükselen hava soğur ve içerisindeki suyun çoğunu yağmur olarak tropiklere bırakır. Arta kalan kuru hava, yaklaşık olarak 30° kuzey ve güneye iner ve bu bölgelerde çöllerin meydana gelmesine neden olur. **2.** Akarsuların çevresindeki mikroklima, çevrede yer alan bitkisiz tarım alanlarına göre biraz daha soğuk, biraz daha nemli ve daha gölgeli olacaktır. **3.** Üreme evresine ulaşmak için daha fazla zaman isteyen ağaçlar, iklimsel değişikliğe cevap vermede yıllık bitkilere göre daha yavaş değişim geçirmesi olasıdır; bu durum, böyle ağaçların hızlı iklim değişimine cevap vermesiyle ilgili potansiyel yeteneğini kısıtlamaktadır. **4.** C_4 fotosentezi yapan bitkiler, Dünya'daki iklimin ısınmasına uygun olarak küresel boyutta yayılış alanlarını genişletmeleri olasıdır. Kavram 10.4'de açıklandığı gibi C_4 fotosentezi, fotosolunumu minimuma indirir ve şeker üretimini artırır; bu, günümüzde sıcak bölgelerde bulunan C_4 bitkileri için özellikle avantajlı bir durumdur.

Kavram Kontrolü 52.2

1. Ilıman bölge geniş yapraklı ormanları, yıllık daha yüksek ortalama yağış miktarına sahiptir. **2.** Cevaplar, yerlere göre değişkenlik gösterecektir, fakat, Şekil 52.12'deki haritalara ve bilgilere dayandırılmalıdır. Sizin lokal alanınızın doğal durumunun ne kadar değiştirilmiş olduğu, sizin biyomunuzun, özellikle beklenilen bitkiler ve hayvanların, beklenen özelliklerinin ne kadar yansıtılacağını etkileyecektir. **3.** Kuzey kozalaklı ormanının, bu biyomlar arasındaki sınır boyunca, tundra ile yer değiştirmesi olasıdır. Bunun niçin böyle olduğunu anlamak için, kuzey kozalaklı ormanının, Kuzey Amerika, Avrupa ve Asya'da tundraya komşu olduğuna (bakınız Şekil 52.9) ve kuzey kozalaklı ormanı için sıcaklık sınırının, tundra için olanın hemen yukarısında yer aldığını dikkat etmek gerekir (bakınız Şekil 52.10).

Kavram Kontrolü 52.3

1. Okyanus pelajik zonunda, okyanus tabanı, fotik zonun altında uzanır; onun için bentik algleri ya da köklü bitkileri destekleyecek çok az ışık vardır. **2.** Kavram 44.1'de açıklandığı gibi, eğer canlıların bulundukları ortamın ozmolaritesi onların bünyelerindeki sıvıların ozmolaritesinden farklıysa sucul organizmalar ya su kazanır ya da su kaybeder. Estuarin ortamlarda yaşayan organizmalar, hücre hacmindeki aşırı değişikliklerden sakınmak için, su kazanılmasını (tatlısu koşulları altında) ya da kaybedilmesini (tuzlu koşullar altında) dengeleyebilmelidir. **3.** Bir barajdan aşağısında kalan ırmaktaki balıkların, soğuk suyu tercih eden türler olması daha olasıdır. Yaz mevsiminde rezervuarın dip tabakaları, yüzey tabakalarından daha soğuktur; onun için barajın aşağısında kalan ırmak, baraj bulunmayan ırmaktan daha soğuk olabilecektir.

Kavram Kontrolü 52.4

1. (a) İnsanlar, coğrafik engelden dolayı daha önce ulaşamadığı yeni bir alana bir türü nakledebilir. (b) İnsanlar, bir alandan denizkestaneleri gibi avcı ya da herbivor bir türü uzaklaştırabilir. **2.** O türe ait ağaçların bulunduğu alandaki arsanın etrafı çiftle çevrilip tüm geyikler dışarıda bırakılarak deneme yapılacaktır. Siz ondan sonra, zaman içerisinde çit içerisinde ve dışarısında kalan alanlardaki ağaç fidelerinin bolluklarını birbiriyle karşılaştırabilirsiniz. **3.** Gümüşi kılıç bitkilerinin atası, izole olmuş Hawaii adasına ada oluştuğunda erken dönemde ulaştığından dolayı, büyük olasılıkla çok az rekabetle karşılaşmıştır ve doldurulmamış birçok nişi işgal edebilmiştir. Buna zıt olarak, öküz balıkçıl Amerika'ya daha yakın zamanda ulaşmıştır ve buraya daha önce çok iyi şekilde yerleşmiş olan tür gruplarıyla yarışmak zorunda kalmıştır. Böylece öküz balıkçılın uyumsal açılım için fırsatları, muhtemelen çok daha sınırlı olmuştur.

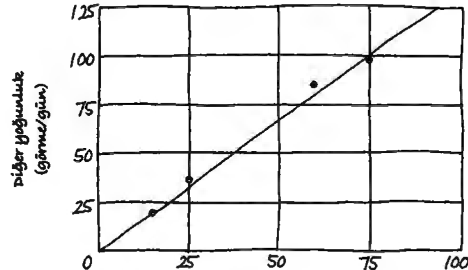
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

52.1 Kuru hava, 30° kuzey ve güney enlemleri yerine (günümüzde çöllerin bulunduğu yerler) ekvatora inecekti ve çöller büyük olasılıkla ekvator boyunca ortaya çıkacaktı (bakınız Şekil 52.3). **52.2** Tundra, çöllerden daha soğuk olduğundan (bakınız Şekil 52.10) vejetasyon mevsimi süresince daha az su buharlaşacak ve tundra daha nemli kalacaktır. **52.3** Afotik zonun bulunma olasılığı, gölün derin sularında, okyanus pelajik zonunda ve denizel bentik zonda en yüksektir. **52.4** Abiyotik sınırlamalardan başlayarak akış kartını düzenleyebilirsiniz;–ilk olarak türün yaşamını sürdürebildiği fiziksel ve kimyasal koşulları belirlemek suretiyle- ve daha sonra, akış kartında listelenmiş olan diğer faktörleri gözden geçirebilirsiniz.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.c **2.** b **3.** d **4.** e **5.**d **6.**d **7.**c **8.**a **9.**a **10.**c

11.

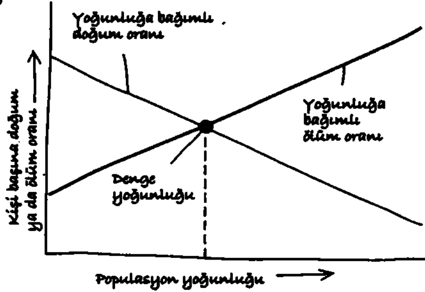


Şekil 52.20'den öğrendiklerinize ve arazide gözlemlemiş olduğunuz yosun bolluğu ile su samuru yoğunluğu arasındaki pozitif ilişkiye dayanarak, su samurlarının denizkestanesi yoğunluğunu, denizkestanelerinin üzerinde beslendikleri yosunları azaltmak suretiyle, azalttığı şeklinde bir hipotez kurabilirsiniz.

Bölüm 53

Şekil Soruları

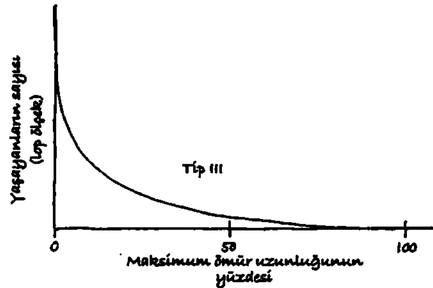
Şekil 53.4. Penguenlerin yayılımı, muhtemelen, yoğun nüfusu olan adalar ve seyrek nüfuslu okyanus üzerinde kuşbakışı, kümelenmiş olarak görülecektir. **Şekil 53.13.** Erkek kerkenezler, ebeveyn bakımı yapmasaydı, kuluçka büyüklüğü hayatta kalışlarını etkilememeliydi. Dolayısıyla, şekil 53.13 deki erkek hayatta kalışını temsil eden üç bar aynı yükseklikte olmalıdır. Buna karşın, dişi hayatta kalışı, son şekilde görüldüğü gibi, artan kuluçka büyüklüğü ile hala azalmaktadır.
Şekil 53.15



Şekil 53.19. Kar tavşanı sayısı, vaşak sayısından biraz daha önce, en yüksek değerine ulaşıyor. Vaşak, kar tavşanı üzerinden beslenmektedir, ancak besin miktarı artışı ile vaşağın üreme artışı arasında bir gecikme vardır. **Şekil 53.20** *Dictystellium*, amiplere kıyasla predasyona daha duyarlıdır.

Kavram kontrolü 53.1

1.



Hayatta kalma eğrisi, muhtemelen Tip 3 olacaktır, çünkü çok az sayıda yavru hayatta kalabilecektir. 2. Hayvan, eğer besin tuzağı ile yakalanmış olsa idi, tekrar yakalanması, muhtemelen aynı besini ararken olacaktı. Populasyon büyüklüğü (N), sn/x'e eşit olup, N değeri daha az tahmin edildiğinden, yakalanan işaretli hayvan sayısı (x), fazla hesaplanmış olacaktı. Buna karşı, hayvan yakalanma sırasında negatif bir etkilenme yaşamış ve bunu öğrenmiş ise, tekrar yakalanma şansı azalacaktı. Bu durumda, x daha az, N daha fazla hesaplanmış olacaktı. 3. Erkek balıklar, aralarında nisbeten sabit bir açıklık oluşturan antagonistik etkileşimler ile, muhtemelen uniform bir dağılım modeli göstermiştir.

Kavram Kontrolü 53.2

1. r_{max} değeri sabit iken, populasyon büyüklüğü (N) artmaktadır. r_{max} değeri, artmakta olan büyük bir N populasyonuna uygulandığında, populasyon büyümesi, J- eğrisi oluşturacak şekilde katlanarak artar. 2. Yangın ile harap olmuş ormanlık bir alanda, bitkilerde muhtemelen üssel bir büyüme olacaktır. Uygun bir habitat bulan ilk bitkiler, alan, besin ve ışık bolluğu ile karşı karşıya kalacaklardır. Bozulmamış bir ormanda, bu kaynaklar için yoğun bir rekabet vardır. 3. Net populasyon büyümesi $\Delta N / \Delta t = bN - mN$. Kişi başına yıllık doğum oranı, b, 14/1000 ya da 0.014, ölüm oranı, m, 8/1000 ya da 0.008 ise, 2009 daki net populasyon büyümesi;

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (0.014 \times 307{,}000{,}000) - (0.008 \times 307{,}000{,}000)$$

ya da 1.84 milyon kişidir. Populasyon yalnızca, kişi başına artış oranı maksimum hızına eşit olduğunda, üssel olarak büyür. Bu durum, günümüzde Amerika Birleşik Devletlerinde görülmez.

Kavram Kontrolü 53.3

1. Populasyon büyüklüğü, N küçük olduğu zaman, yavru doğuran birey sayısı nisbeten azdır. Taşıma kapasitesi civarında, N değeri büyük olduğu zaman, kişi başına büyüme oranı, kaynakların sınırlı olması nedeni ile, oransal olarak küçüktür. Lojistik büyüme eğrisinin en hızlı bölümü, üreyen birey sayısının yeterince fazla olduğu, ancak taşıma kapasitesine henüz daha yaklaşılmamış olduğu populasyon büyüklüğüne denk gelir.
2. Populasyon büyüklüğünün 1.600 olduğu bir örnekte;

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N\frac{(K-N)}{K} = \frac{1(1{,}600)(1{,}500 - 1{,}600)}{1{,}500}$$

Populasyon büyüme oranı 107 birey/yıl' dır. Populasyon, taşıma kapasitesinin üstünde ise, daha da hızlı küçülür; N değeri 1.750 ve 2.000 birey olduğunda, populasyon sırası ile bir yılda 292 ve 667 birey azalır. Bu negatif büyüme hızı, *Daphnia* populasyonunda, en yakın taşıma kapasitesini aştığı zaman ile karşılık gelir ve 65 – 100. günlerde azalır (Şekil 53.10b). 3. Populasyon çok yoğun olduğunda, patojenlerin etkisi ile hastalık olasılığı ve ölüm artabilir. Bu şekilde, patojenler populasyonun uzun- dönemli taşıma kapasitesini azaltabilirler.

Kavram Kontrolü 53.4

1. Sabit, kaynaktan beslenen nehir. Daha sabit fiziksel koşullarda, populasyonlar daha kararlı olup, kaynaklar için rekabet daha olasıdır. Bu koşullarda, iteroparus (yaşamında birden daha fazla kez üreyen) türün daha büyük ve daha donanımlı olan genç bireyleri, daha fazla hayatta kalma şansına sahiplerdir. 2. Lekeli çırçır balığı (*Symphodus tinca*) tercih ettiği yatırım ile yumurtalarını yuvaya bırakır ve hayatta kalma şanslarını artırır. Geniş bir alana dağıtılan ve bakım yapılmayan yumurtalar, en azından bir süre için, daha az hayatta kalma şansına sahiptir, ancak daha az yatırım gerektirir (Böylece erginler, tüm yumurtalarını aynı kefeye koyma riskinden sakınırlar). 3. Eğer stres zamanlarında, ebeveyn hayatta kalışı büyük oranda, genç bireylere sahip olmakla risk altında ise, canlının uyumu, o anki gençleri gözden çıkarıp, hayatta kalmayı sürdürerek, ilerde daha sağlıklı gençler üreterek artabilir.

Kavram Kontrolü 53.5

1. Habitat parçalarının üç özelliği, büyüklüğü, kalitesi ve izolasyonudur. Daha büyük ya da kaliteli alanlar bireyleri daha çok etkileyebilir ve bu bireyler diğer alanlar içinde kaynak oluşturur. Nisbeten izole bir habitat parçası, diğer alanlarla daha az birey değiş tokuşu yapacaktır. 2. Populasyonun zaman içindeki değişimlerini gözlemek için yeterli veriye sahip olmadan önce, bir döngüden fazla (10 yıldan fazla, en azından 20 yıl) çalışmanız gerekecekti. Yoksa populasyonda gözlenen azalmanın, uzun dönemli bir eğilimi yansıttığını ya da normal döngünün bir kısmı olduğunu bilmek imkansız olurdu. 3. Negatif geribildirimde, bir işlemin çıktısı ya da ürünü, o işlemi yavaşlatır. Kumul çayırotları gibi, yoğunluğa bağımlı doğum oranı olan poplasyonlarda, ürün birikimi (daha yüksek populasyon yoğunluğuna neden olan daha çok birey), doğum oranını azaltarak, süreci (populasyon büyümesi) yavaşlatır.

Kavram Kontrolü 53.6

1. Tabanı geniş olan bir yaş piramidi, ilerde çoğalmaya başlayacak, genç bireylerinin çok fazla oluşu ile populasyonun büyümeyi sürdüreceğine işaret eder. Buna karşın, daha eşit dağılmış yaş yapısı, daha kararlı bir populasyon büyümesini; tepesi geniş olan yaş yapısı ise, nisbeten daha az sayıda genç birey çoğalacağından populasyon büyüklüğündeki azalmayı öngörür. 2. Dünya nüfusunun büyüme hızı, 1960'ların ortalarından bu yana, 1962' de % 2.2, bugün % 1.2 olarak, düşmüştür. Yine de, büyüme, daha düşük büyüme hızı, artan populasyon büyüklüğü ile dengelendiğinden pek fazla azalmamıştır; Yeryüzüne her yıl eklenen insan sayısı hala çok fazladır - yaklaşık 79 milyon. 3. Herbirimiz ekolojik ayakizini yaşama biçimimiz ile - ne yiyoruz, ne kadar enerji kullanıyoruz, ne kadar atık üretiyoruz- olduğu kadar, ne kadar çocuk sahibi olduğumuz ile de etkileriz. Kaynak talebimizi azaltan seçimler yapmak ekolojik ayakizimizi küçültecektir.

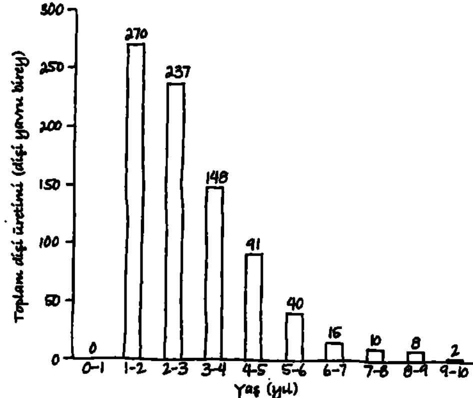
Anahtar Kavramlar Özeti- Soruları

53.1. Ekologlar, doğum oranlarını, her yıl doğan genç bireyleri sayarak, ölüm oranlarını heryıl değişen ergin sayısını gözleyerek hesaplarlar. **53.2.** Üssel populasyon modelinde, her iki populasyonda, r_{max} değerini göze almadan, belirsiz bir büyüklüğe dek büyümeye devam edeceklerdir (bakınız Şekil 53.7). **53.3.** Türlerin taşıma kapasitesini artırmak üzere, Besin teminini artırma, predatörlerinden koruma, yuvalanma ve üreme için uygun alanlar sağlama gibi, yapabileceğiniz çok şey vardır. **53.4.** Yavruların hayatta kalma oranı ve erginlerin tekrar çoğalabilecek kadar uzun yaşama şansı olmak üzere, iki anahtar faktör vardır. **53.5.** Biyotik faktör örneği olarak patojenin neden olduğu bir hastalık; Abiyotik faktörler olarak fırtına ve sel gibi doğal afetler olurdu. **53.6.** İnsan, doğum kontrolü ve aile planlaması ile küresel nüfusu azaltma potansiyelimiz bakımından eşsizdir. İnsanlar ayrıca, kendi diyetlerini ve yaşam biçimlerini de, bilinçli olarak seçme yeteneğindedirler ve bu seçimler yeryüzünün destekleyebileceği insan sayısını etkiler.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1. b 2. a 3. c 4. d 5. e 6. c 7. c 8. d 9. b 10. a

11.



Üretilen toplam dişi yavru sayısı, 1-2 yıllık dişilerde en fazladır. Bu yaş grubunda dişiler için yapılan hesapta: 252 birey × 1.07 dişi yavru/ birey = 270 dişi yavru.

Bölüm 54

Şekil Soruları

Şekil 54.3. *Chthamalus*'lardan farklı olarak, esas nişi ve gerçekleştirdiği nişi aynı olabilirdi. **Şekil 54.16.** En düşük verimlilik durumu, en kısa besin zincirine sahiptir, dolayısıyla besin zinciri en kararlı olmalıdır. **Şekil 54.17.** Dominant tür, *Mytilus* bireylerinin ölümü, diğer türler için boşluk yaratacak, *Pisaster* yokluğunda bile tür zenginliği artacaktır. **Şekil 54.23.** Primer süksesyonun ilk döneminde, topraktaki prokaryotlar atmosferik azotu (N_2), Amonyağa (NH_3) indirgeyeceklerdir. Alanda bitkiler var olana kadar simbiyotik nitrojen fiksasyonu olmayacaktır. **Şekil 54.28.** Modele dahil olmayan diğer faktörler tür sayısına katkıda bulunmalıdır. **Şekil 54.29.** Farklı yer ve habitatlardaki fare populasyonları, Lyme patojenine olan duyarlılıklarında önemli genetik varyasyonlar gösterebilir. Şekil 54.29' da gösterilen sonuçların genelleştirilmesi için, daha ileri çalışmalara gerek olacaktır.

Kavram Kontrolü 54.1

Türler arası rekabet her iki tür üzerinde negatif bir etkiye sahiptir (-/-). Predasyonda, avcı populasyonu, av populasyonu pahasına, yarar görür (+/-). Mutualizm, her iki türünde yarar sağladığı bir simbiyozdur (+/+). 2. Etkili olan türün daha yüksek olan üreme başarısı nedeni ile, rekabet eden türlerden biri lokal olarak ortadan kalkacaktır. 3. İki ispinoz türünün bireyleri, tek bir bitki türünün tohumları üzerinde özelleşmiş olmaları nedeni ile, ayrı habitatlarda, hibridizasyon için üreme bariyerini güçlendirecek şekilde, muhtemelen daha az karşılaşabilirler.

Kavram Kontrolü 54.2

Tür zenginliği, komünitedeki tür sayısı ve görece bolluk ile komünitenin oranları, ikisi de tür çeşitliliğine katkı yapacak çeşitli türler tarafından temsil edildi. Bir türün yüksek oranda olduğu bir komünite, türlerin daha eşit dağıldığı bir komünite ile kıyaslandığında, ikincisi daha çeşitli bulundu. 2. Enerji hipotezi, besin zinciri uzunluğunun, zincir boyunca enerji transferindeki verimsizlik nedeniyle sınırlandığını; dinamik kararlılık hipotezi, uzun besin zincirlerinin kısa zincirlere kıyasla daha az kararlı olduklarını öngörür. Enerji hipotezine göre, besin zincirleri daha yüksek primer verimliliğin olduğu habitatlarda daha uzun olacaktır. Dinamik kararlılık hipotezi besin zincirlerinin öngörülebilir habitatlarda daha uzun olacağını söyler. 3. Tabandan yukarı kontrol modelinde, yeni bir avcının eklenmesinin, daha alt düzeyler özellikle vejetasyon üzerinde çok az bir etkisi olacaktır. Tepeden aşağıya kontrol modeli uygulandığında, artan vaşak sayıları rakun sayısını azaltacak, yılan sayısı artacak, çekirge sayısı azalacak ve bitki biyokütlesi artacaktır.

Kavram Kontrolü 54.3

Yüksek düzeyli müdahaleler genellikle çok yıkıcı olup, birkaç güçlü türün ağırlıkta olduğu bir komünite bırakarak, birçok türü yok ederler. Düşük düzeyli müdahaleler, rekabette üstün olan türün, diğer türü komüniteden dışlamasına fırsat verirler. Fakat ılımlı müdahaleler, rekabette üstün olan türün diğer türü uzaklaştıracak düzeye ulaşmasına engel olarak, komünite içinde daha çok türün bir arada yaşamasını kolaylaştırabilir. 2. Süksesyondaki ilk türler, diğer türlerin gelmesini, toprağın su tutma kapasitesini artırma ya da fideleri rüzgar ve yoğun güneş ışığından koruyacak gölge sağlamak dahil çeşitli yollarla kolaylaştırabilirler. 3. Yüzyıllık bir süre boyunca yangın olmayışı, düşük düzeyli bir değişikliği temsil edecektir. Ara müdahale hipotezine göre, bu değişiklik, rekabetçi baskın türlere, daha az rekabet gücü olan türleri ortadan kaldıracak yeterli süre kazandırması dolayısıyla çeşitliliğin azalmasına neden olmalıdır.

Kavram Kontrolü 54.4

Ekologlar, tropikal bölgelerdeki yüksek tür çeşitliliğinin, daha uzun bir evrimsel geçmiş, daha fazla güneş enerjisi girdisi ve su uygunluğunun sonucu olduğunu öne sürerler. 2. Türlerin adalara göçü, anakaradan uzaklaştıkça azalır, ada alanı ile birlikte artar. Türlerin yok oluşları, daha az izole olmuş adalarda ve büyük adalarda daha düşüktür. Adalardaki tür sayısı, büyük oranda göç alma ve yok olma oranları arasındaki fark tarafından belirlendiğinden, tür sayısı anakaraya yakın olan büyük adalarda en yüksek; anakaradan uzak olan küçük adalarda en düşük değerinde olacaktır. 3. Kuşlar, fazla hareket yeteneklerinden dolayı, adalarda yılan ve kertenkelelerden daha fazla yayılırlar, dolayısıyla daha yüksek tür zenginliğine sahip olmalılardır.

Kavram Kontrolü 54.5

1. Patojenler, hastalık oluşturan mikroorganizma, virüs, viroid ve prionlardır. 2. Kuduz virüsünün dışarı çıkmasını önlemek için, evcil hayvanlar dahil tüm memelilerin ihracatını yasaklayabilirdiniz. Potansiyel olarak da, İngiliz adalarındaki tüm köpekleri virüse karşı aşılayabilirdiniz. Daha pratik bir yaklaşım olarak, İngiliz hükümetinin şu anda yaptığı gibi, ülkeye getirilen ve hastalığın potansiyel taşıyıcıları olan, tüm evcil hayvanları karantina altına almak olabilirdi.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

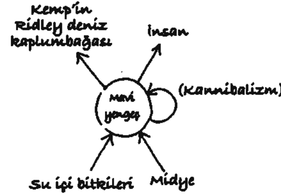
54.1. Rekabet: Av için rekabet eden tilki ve vaşak. Predasyon: Su samuru yiyen bir katil balina. Herbivorluk: Bozkırda otlayan bizon. Parazitizm: Tırtıl üzerine yumurtalarını bırakan parazitoid bir yaban arısı. Mutualizm: Likeni oluşturan fungus ve alg. Kommensalizm: Köpekbalığına tutunmuş bir yapışkanbalığı. Kolaylaştırma: Çiçeklenen bir bitki ve polinatörü. **54.2** Şayet daha fazla tür zenginliği olan bir komünitede bir ya da birkaç tür baskın ise, gerekli değildir. **54.3.** Başlangıçta bulunan türlerden dolayı, müdahale, çok ciddi görünmesine rağmen, ikincil süksesyonu etkilemiş olacaktır. **54.4** Buzullaşma, tropikal sistemlerle kıyaslandığında, kuzey ılıman, boreal ve arktik ekosistemlerde tür çeşitliliğini ciddi olarak azaltmıştır. **54.5.** Patojenin hayat döngüsünü tamamlamasında bir konakçı gereklidir ancak vektör gerekli değildir. Vektörler, sadece patojeni konakçısına taşıyan ara türlerdir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.e 2.d 3.c 4.a 5.b 6.c 7.d 8.b

9. Komünite 1: $H = -$ (0.05 ln0.05 + 0.05 ln0.05 + 0.85 ln0.85 + 0.05 ln0.05) = 0.59

10. Yengeç sayısı, su içi bitkilerinin (*Zostera marina*)" bolluğunu azaltacak şekilde artmalıdır.



Bölüm 55

Şekil soruları

Şekil 55.6 Sulak alanlar, mercan resifleri ve kıyısal alanlar, küresel haritalar üzerinde açıkça gösterilemeyecek kadar küçüktür. **Şekil 55.7** Özellikle azot, fosfor ve demir olmak üzere, besin maddelerinin kullanılabilirliğinin okyanuslarda primer üretimi sınırlandırma olasılığı vardır. **Şekil 55.8** Eğer yeni ördek çiftlikleri, önceden fosforda olduğu gibi, bol miktarda kullanılabilir azot sağlarsa, deneyde fazladan azot katılması fitoplankton yoğunluğunu arttırmayacaktır. **Şekil 55:15** Suyun kullanılabilirliği olasılıkla arazide değişiklik gösteren diğer bir etmendir. Deneyde yer almayan bu tür faktörler sonuçların yorumlanmasını zorlaştıracaktır. Birden fazla faktör de değişkilik gösterebilir. Bu nedenle ekologların, çalıştıkları faktörün aslında gözlenen yanıta neden olduğu ve onunla tam ilişki göstermediği konusunda dikkatli olmaları gerekir.

Kavram kontrolü 55.1

1.Enerji, güneş ışığı olarak girip ısı olarak çıkarak bir ekosistemden geçer. Ekosistem içinde dolaşmaz. 2. Afrika antilobunun çalışma sahanızdan ne kadar biyomas tükettiği ve o biyomasın ne kadar azot içerdiğini bilmeniz gerekir. Ayrıca, idrar ya da dışkıda ne kadar azot biriktiğini bilmeniz gerekir. 3. İkinci yasaya göre, enerji taşınımı ya da dönüşümü sırasında, enerjinin bir kısmı çevreye ısı olarak yayılır. Ekosistemden bu enerji "kaçışı" sürekli güneş ışını girişiyle giderilir.

Kavram Kontrolü 55.2

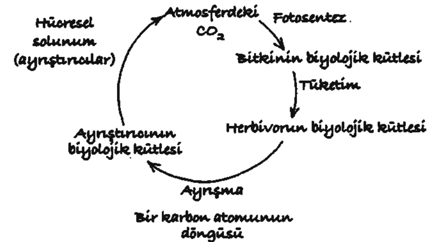
1.Güneş ışınlarının sadece bir bölümü bitkilere ya da alglere çarpar, o grubun sadece bir bölümü fotosentez için uygun dalga boyundadır ve enerjinin büyük bir bölümü yansıma ya da bitki dokularının ısınması sonucu kaybolur. 2.Fosfor kullanılabilirliği ya da toprak nemi gibi faktörlerin düzeyi değiştirilerek ve primer üreticiler tarafından verilen yanıtla ölçülerek 3. Kalvin döngüsününü ilk basamağını katalize eden rubisko enzimi Dünya'da en bol buluna proteindir. Fotsentez yapan organizmalar rubisko üretimi için önemli miktarda azota gereksinim duyarlar. Ayrıca, fosfor hem ATP ve hem de NADPH'ın bir bileşeni ve de Kalvin döngüsündeki bazı metabolitlerin bir bileşeni olarak gereklidir (Şekil 10.19).

Kavram Kontrolü 55.3

1.20 J; 40% 2. Nikotin bitkiyi herbivorlara karşı korur. 3. Şekil 40.20'deki kadının akisine, tırtıl sıcaklığın düzenlenmesi ya da üreme için enerji ayırmayacaktır. Bununla birlikte, büyüme için nispi katkısı kadınınkinden çok daha fazla olacaktır.

Kavram Kontrolü 55.4

1. Örneğin, karbon döngüsü için:



2.Ağaçların uzaklaştırılması, topraktan azot alınımını durdurur. Bu da, o bölgede azotun birikmesini sağlar. Nitrat, yağışla yıkanır ve akarsulara girer. 3. Tropikal bir yağmur ormanında besin maddelerinin çoğu ağaçlarda alıkonur. Böylece, ağaçların kesilmesi ağaçların ekosistemdeki besin maddelerini hızla tüketir. Toprakta kalan besin maddeleri yıkamayla hızla akarsulara ve bol yağışla yeraltı sularına taşınır.

Kavram Kontrolü 55.5

1.Başlıca amaç parçalanmış ekosistemleri daha kararlı bir duruma iyileştirmektir. 2. Biyoremediasyonda, ekosistemlerdeki kirleticileri uzaklaştırmak için genel olarak prokaryotlar, funguslar ya da bitkiler olmak üzere, çeşitli organizmalar kullanılır. Biyolojik birikimde, bozulmuş ekosistemlere gerekli maddelerin girişi için, azot fikse eden bitkiler gibi, organizimalar kullanılır. 3. Kissimmee Nehri projesi su akışını orijinal kanal yönüne döndürür ve kendi kendini sürdüren bir çıktı olarak doğal akışı iyileştirir. Ekologlar Maungatautari parkında çitin bütünlüğünü sürekli olarak korumak zorundadırlar. Bu yaklaşım uzun süre devam edemez.

Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

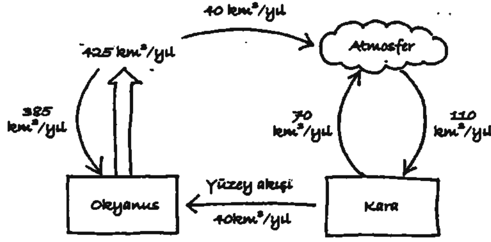
55.1 Enerjinin bir bölümünün kaçınılmaz olarak ısı şeklinde kaybolması nedeniyle enerjinin korunumu yetersiz olduğundan, belli bir primer üretici kütlesi daha küçük bir sekonder üretici kütlesini destekleyecektir. **55.2** NEP'i hesaplamak için, sadece pirmer üreticilerdeki solunumu değil, bir ekosistemdeki bütün organizmaların

solunumunu ölçmeniz gerekir. Bir okyanus suyu örneğinde, primer üreticiler ve diğer organizmalar genellikle birlikte bulunur. Bu durum ilgili solunumların birbirinden ayrılmasını zorlaştırır. **55.3** Koşucu solunumla çok daha fazla kalori yakacaktır. Bu durum onun verimliliğini azaltacaktır. **55.4** Su ve besin maddesi kıtlığı dahil, sıcaklık dışındaki faktörler sıcak çöllerde ayrışmayı yavaşlatacaktır. **55.5** Eğer üst toprak ve derin toprak birbirinden ayrı tutulursa, bitki örtüsünü yeniden oluşturma ve iyileştirme ile ilgili diğer çabalarınızı arttırmak için ilk olarak derindeki toprağı araziye döndürmeniz ve daha sonra daha verimli toprak uygulamanız gerekir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

1.c 2.b 3.d 4.d 5.c 6. e 7. a 8.e

9.



Küresel rakamlara göre , yaklaşık her yıl karalara110 km³ bir yağış düşmektedir.

Bölüm 56

Şekil Soruları

Şekil 56.4 Bir türün tüm alanlardan kaybolduğunu söyleyebilmek için türün tüm yayılış alanını bilmeniz gerekecektir. Aynı zamanda, türün saklanmadığı konusunda emin olmanız gerekir; örneğin bazı hayvanlar toprak altında hibernasyon geçiriyor olabilir ya da bir bitki, spor ya da tohum şeklinde varlığını sürdürebilir. **Şekil 56.9** Hasat edilen örneklerden elde edilen DNA segmentleri bakımından benzerlik gösteren iki örnek, analiz edilir ve kökeni bilinen örneklerden elde edilen segmentlerle karşılaştırılır. Balina araştırmacıları, kaçak faaliyetlerin olup olmadığını belirlemek için tür ve populasyon düzeylerinde bağlantı kurmak üzere bir farklılığı araştırdı; oysa filler üzerinde çalışan araştırmacılar, kaçak avlanmanın yapıldığı yeri tam olarak belirlemek için populasyon düzeyinde bağlantıyı saptadı. Bir diğer farklılık, balina çalışmasında mtDNA kullanılırken fil çalışmasında STRler kullanılmıştır. Böyle yaklaşımların birincil sınırlama, mevcut (ya da üretilmiş) referans veritabanına gereksinim duymasıdır, ve organizmaların DNA'larında örneklerin ilişkilerini ortaya koyacak yeterli miktarda varyasyonlara sahip olması gerekir. **Şekil 56.13** İllinois kuşlarının populasyonu, diğer bölgelerdeki kuşlardan farklı genetik yapıya sahip olduğundan, sadece o populasyonda bulunan faydalı genlerin ve allellerin frekansını mümkün olan en büyük kapsamda korumak isteyeceksiniz. Restorasyon olayında, bir türdeki genetik çeşitliliği korumak, organizma sayısını artırmak kadar önemlidir.

Kavram Kontrolü 56.1

1. Biyoçeşitlilik krizi, tür kayıplarına ilave olarak türler ve populasyonlar içerisindeki genetik çeşitlilik kayıplarını ve tüm ekosistemlerin bozulmasını içerir. 2. Ormanların kesilmesi, nehirlerin yönlendirilmesi ya da doğal ekosistemlerin tarım arazilerine ya da şehirlere dönüştürülmesi gibi habitat bozulmaları, türleri yaşam yerlerinden yoksun bırakır. Doğal olarak yaşadıkları alanlardan insanlar tarafından başka bölgelere taşınan ve böylece yeni ortamlara sokulan türlerin çoğalması, bu türlerin doğal patojenleri ve avcıları tarafından kontrol edilemez ve çoğunlukla orada bulunan yerli türlerin populasyon büyüklükleri rekabet ve avlanma yoluyla indirgenir. Aşırı avlanma, bitki ve hayvan populasyonlarını indirgemiş ya da onları yok olmaya sürüklemiştir. Son olarak, küresel değişim, Dünya'nın yaşamı sürdürme kapasitesini azaltacak boyutta, çevreyi değiştirmektedir. 3. Eğer her iki populasyon birbirinden ayrı çoğalacak olursa, o zaman populasyonlar arasında gen akışı olmayacak ve onlar arasındaki genetik farklılık büyüyecektir. Sonuç olarak, genetik çeşitlilik kaybı, populasyonlar arasında çoğalma olduğu durumdakine göre daha büyük olacaktır.

Kavram Kontrolü 56.2

1. Genetik varyasyonun indirgenmiş olması, çevre değişikliği ile karşı karşıya kalan populasyonun evrim geçirme kapasitesini azaltır. 2. Efektif populasyon büyüklüğü, N_e, 4(15 × 5)/(15 + 5)=15 kuş şeklindedir. 3. Her yıl, büyük Yellowstone ekosistemini milyonlarca kişi kullandığından, insanlar ile ayılar arasındaki teması tamamıyla kesmek mümkün olmayacaktır. Bunun yerine, ayıların öldürüldüğü yerlerde karşılaşılma şekillerini azaltmaya çalışabilirsiniz. Park içerisindeki yollarda hız sınırlarının azaltılmasını tavsiye edebilirsiniz; avlanma mevsimlerinin zamanlaması ve yapılacağı yerleri (park alanı dışında avlanmaya izin verilen yerlerde) ayarlayarak ana ayılar ve yavrular ile teması en aza indirebilirsiniz; çiftlik hayvanı sahiplerine, hayvanlarını korumak için savunma köpeklerinin kullanılması gibi alternatif çözümler sunarak bu iş için finansal teşvik sağlayabilirsiniz.

Kavram Kontrolü 56.3

1. Çok sayıda endemik türün yanı sıra tehlike altına girmiş ya da tehlike altına girmesi beklenen çok sayıda türü barındıran küçük bir alan. 2. Zonlanmış rezervler, orman ürünleri, su, hidroelektrik güç, eğitim fırsatları ve turizm gelirleri gibi sürdürülebilir kaynaklar sağlayabilir. 3. Habitat koridorları, canlıların yama şeklindeki habitatlar arasında yer değiştirme ya da dispersal oranını artırır ve alt populasyonlar arasındaki gen akış hızı da artar. Böylece, onlar, alt populasyonlar arasındaki üremeye atfolunabilir uyum değerinin azalmasının önlenmesine yardım eder. Koridorlar, aynı zamanda, organizmalar yayıldığında organizmalar ve insanlar arasındaki etkileşimi en aza indirebilir; ayılar ya da büyük kediler gibi potansiyel predatörlerin yer aldığı durumlarda, bu tür etkileşimleri istenilen düzeye indirir.

Kavram Kontrolü 56.4

1. Besin maddelerinin eklenmesi, alglerin ve algler üzerinden beslenen organizmaların populasyonlarının patlarcasına çoğalmasına neden olur. Alglerin ve aralarında detritus yiyicilerinde bulunduğu tüketicilerin solunumlarındaki artış, balıkların gereksinim duydukları göl suyu oksijenini tüketir. 2. Yüksek sıcaklıkta ayrışma daha hızlı gerçekleştiğinden, bu topraklardaki organik madde, CO_2'ye çabukça ayrıştırılır; bu olay küresel ısınmayı hızlandırır. 3. Atmosferdeki ozon konsantrasyonunun azalması, canlıların yaşadıkları yer olan Dünya yüzeyine ulaşan UV radyasyon miktarını artırır. UV radyasyonu, DNA'da bozuk timin dimerleri oluşturmak suretiyle mutasyonlara neden olabilir.

Kavram Kontrolü 56.5

1. Sürdürülebilir kalkınma, kalkınmanın insan toplumlarının uzun süreli refahını sağlamak için onları destekleyen ekosistemlerin korunması gerektiğini öngören bir yaklaşımdır; bu olay, biyolojik bilimlerin sosyal bilimlerle, ekonomi bilimiyle ve beşeri bilimlerle bağlantı kurmasını gerektirir. 2. Doğaya ve tüm yaşam formlarına bağlantı sağlayan hislerimiz olan biyofili, türlerin ortadan kalkmasına ya da ekosistemlerin bozulmasına izin vermemeyi ilke edinen çevresel etiğin gelişmesinde önemli bir motivasyon olarak iş görebilir. Eğer çevrenin daha dikkatli ve daha etkili bekçileri olmak istiyorsak, böyle bir etik gereklidir. 3. En azından, populasyon büyüklüğünü ve o populasyondaki bireylerin ortalama çoğalma hızını bilmek isteyeceksiniz. Sürdürülebilir balıkçılığı geliştirmek için, populasyonun kendi orijinal büyüklüğüne yakın olarak kalıp varlığını sürdürmesini sağlayan avlanma oranını araştırarak kısa süreden ziyade, uzun süreli avlanmayı maksimuma çıkarmalısınız.

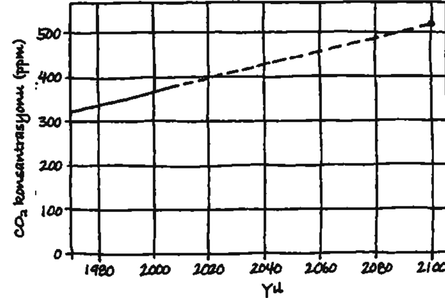
Anahtar Kavramların Özetlerindeki Sorular

56.1 Doğa bize, yararlı çok sayıda hizmet sunar; bunların arasında güvenilir temiz su kaynaklarının sağlanması, yiyecek ve lif üretimi, kirleticilerimizin seyreltilmesi ve detoksifiye edilmesi yer alır. **56.2** Genetik olarak daha fazla çeşitlilik gösteren bir populasyon, çevresel değişimlerden ya da hastalıklardan gelen baskılara karşı ayakta kalma yeteneği daha iyidir; bu durum, verilen bir zaman periyodu içerisinde populasyonun ortadan kalkma olasılığını azaltır. **56.3** Habitatların parçalara bölünmesi, populasyonları yalıtarak populasyonda soy içi üreme ve genetik sürüklenmeye yol açabilir; bu durumda populasyonlar, patojen, parazit ve predatörlerin etkisiyle meydana gelen bölgesel ortadan kalkmalara karşı daha duyarlı hale gelir. **56.4** Daha düşük trofik düzeylerde beslenmek daha sağlıklıdır; çünkü, biyolojik büyütme yüksek trofik düzeylerdeki toksin konsantrasyonunu artırır. **56.5** Koruma biyolojisinin amaçlarından bir tanesi, mümkün olduğu kadar daha fazla sayıda türün korunmasıdır. Habitatların kalitesini koruma ile ilgili sürdürülebilirlik yaklaşımı, organizmaların uzun süre varlıklarını devam ettirebilmeleri için gereklidir.

Kavradıklarınızı Test Ediniz

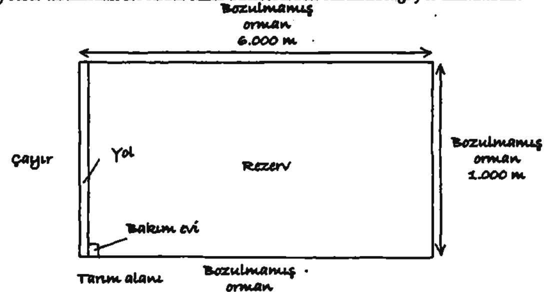
1. d 2. d 3. e 4. a 5. c 6. a

7.



Dünya'nın atmosferdeki CO_2 konsantrasyonu 1974-2009 yılları arasında yaklaşık olarak 330 ppm'den 390 ppm'e çıkmıştır. Eğer bu artış hızı, 1.7 ppm/yıl şeklinde devam edecek olursa, 2100 yılındaki konsantrasyon 540 ppm olacaktır. CO_2 konsantrasyonundaki asıl yükseliş, Dünya'daki insan populasyonunun kişi başına kullandıkları enerji ve toplumların CO_2 emisyonlarını azaltmak için aldıkları önlemlere bağlı olarak daha büyük ya da daha küçük olabilir. CO_2 emisyonlarını azaltmak için, fosil yakıtların yerini yenilenebilir enerji kaynakları ya da nükleer yakıtlar alabilir. İlave bilimsel veriler, birçok nedenle önemli olacaktır; bunlar arasında, CO_2 gibi sera gazları biyosfer tarafından ne kadar hızla atmosferden kaldırılacağı yer almaktadır.

9.



Orman alanını, sığır kuşlarının girebileceği büyüklüğe kadar küçültmek için, yolu, rezervin bir kenarı boyunca yerleştirmelisiniz. Diğer herhangi bir yerleştirme şekli, etkilenmiş habitat alanını artıracaktır. Benzer şekilde, rezervi küçülterek alanı sığır kuşları için elverişli boyuta getirmek için bakım evi binası, rezervin köşesinde yer almalıdır.